

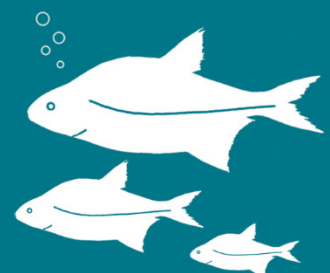
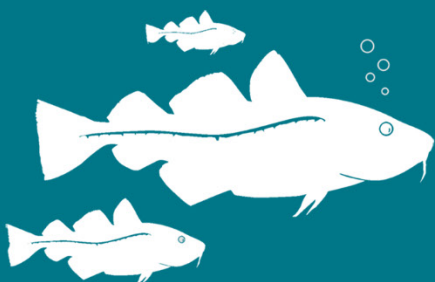


Aqua notes 2022:1

Spiggens påverkan på rekryteringsområden för abborre och gädda i Östersjön

Ulf Bergström och Märten Erlandsson

Sveriges lantbruksuniversitet, SLU
Institutionen för akvatiska resurser



Sammanfattning

Storspigg har visat sig ha en negativ påverkan på rekryteringen av rovfiskar längs Östersjökusten, framför allt gädda och abborre, genom predation på ägg och larver. Detta leder till minskade rovfiskbestånd i kustzonen och en förlust av viktiga ekosystemfunktioner. I den här studien har vi kvantifierat omfattningen av denna störning med hjälp av rumslig och statistisk modellering där vi undersöker hur utbredning och abundans av rovfiskens reproduktionsområden förändrats över tid.

I analyserna nyttjar vi data från de omfattande undersökningar av kustfiskens reproduktion längs ostkusten som gjorts med hjälp av tryckvåg från slutet av 1970-talet och framåt. Vi har tillämpat tre olika analysmetoder för att skatta förändringen i reproduktionsområden, i syfte att få en uppfattning om spannet i uppskattningarna. Vi har nyttjat två modeller från redan publicerade vetenskapliga artiklar, och även utvecklat en ny modell. Den ena av de två publicerade modellerna beskriver utvecklingen i täthet abborre och spigg över tid (Eriksson m fl 2021), medan den andra beskriver utvecklingen av ytor med rovfiskdominans (Eklöf m fl 2020). Den nyutvecklade modellen beskriver i sin tur förändringar i ytan lämpliga reproduktionsområden för abborre och gädda. De olika analyserna har i någon mån varierande geografisk täckning, som mest omfattande kuststräckan från norra Skåne län till södra Gävleborgs län.

Sammantaget visar analyserna på betydande nedgångar i reproduktionen av abborre och gädda längs centrala Östersjökusten de senaste 30-40 åren. Resultaten visar att ytan fungerande reproduktionsområden för abborre och gädda minskat med i storleksordningen 40-65%, medan tätheten abborryngel kan ha minskat med så mycket som 80 %. Det är framför allt tidigare mycket produktiva rekryteringsområden för abborre och gädda längs öppna kuststräckor och i mellan- och ytterskärgårdar som gått förlorade. De tydliga sambanden mellan spigg och rekrytering av abborre och gädda indikerar att spiggen har varit en starkt bidragande orsak till nedgången, och framför allt att spiggen sannolikt blockerar en återkomst av abborre och gädda till områden där reproduktionen slagits ut. Förlusten av lokala rovfiskbestånd i skärgårdarna har en negativ påverkan inte bara på fisket, utan minskar även kustekosystemets förmåga att motstå de negativa effekterna av övergödning. En angelägen fråga för kommande forskning är att förstå mekanismerna bakom den dramatiska spiggökningen, och att identifiera metoder för att stärka reproduktionen och återetablera bestånd av abborre och gädda i de störda områdena.

Summary

Three-spined stickleback has been shown to negatively affect the recruitment of coastal predatory fish in the Baltic Sea, especially Eurasian perch and northern pike, through predation on their eggs and larvae. This causes a decline in the populations of predatory fish, and a loss of important ecosystem functions. In this study, we have assessed the magnitude of this disturbance using spatial statistical modelling, where we have estimated changes in the abundance and distribution of perch and pike recruitment areas over time.

The analyses are based on an extensive dataset on juvenile fish abundance along the Swedish Baltic Sea coast, sampled using small underwater detonations, since the late 1970s onwards. We have applied three different analytical methods to assess changes in recruitment areas. Two of the models are from published papers, while the third method has been developed as part of this study. The first of the published models describes changes in the abundance of perch and stickleback over time (Eriksson et al. 2021), while the second one estimates changes in the areal extent of fish reproduction areas dominated by predatory fish (Eklöf et al. 2020). The new model quantifies changes in the areal extent of potential recruitment areas of perch and pike over time. The three methods differ somewhat in their extent, but they are all focusing on the area from the northern parts of the county of Skåne in the south to the southern parts of the county of Gävleborg in the north.

All three methods suggest that there have been substantial declines in the recruitment of perch and pike along the Swedish Baltic coast during the last 30-40 years. The results show that the spatial extent of recruitment areas of these two predatory fish has declined by 40-65%, while the abundance of young-of-the-year perch may have declined with as much as 80%. The losses of recruitment areas have occurred primarily along open coasts and in outer parts of archipelagos, areas that were previously very productive. The clear relationship between stickleback and the recruitment success of perch and pike indicates that stickleback may explain a large part of the observed losses, and especially that stickleback may prevent a recovery of perch and pike populations in areas where their recruitment is failing. The loss of local populations of predatory fish has had a negative effect not only on fisheries, but also on the ability of the ecosystem to withstand eutrophication. A key question for future research is to understand the mechanisms behind the dramatic increase in stickleback, and to identify methods for strengthening the reproduction and re-establishing populations of perch and pike in disturbed areas.

Innehållsförteckning

1. Bakgrund	6
2. Metoder och resultat	7
2.1. Modell 1. Förändring i abundans abborre och spigg 1996-2017 längs kuststräckan Östergötlands län-Uppsala län	7
2.2. Modell 2. Förändring i områden med rovfiskdominans 1980-2017 längs kuststräckan Kalmar län-Uppsala län	9
2.3. Modell 3. Förändring i ytan uppväxtområde för abborre och gädda från perioden 1979-2004 till 2005-2019 längs kuststräckan norra Skåne till södra Gävleborgs län.....	11
3. Diskussion.....	17
Referenser.....	19

1. Bakgrund

Storspigg (*Gasterosteus aculeatus*) kan ha en starkt negativ påverkan på rekryteringen av viktiga kustfiskar i Östersjön genom predation på ägg och larver (Bergström m fl 2015, Byström m fl 2015, Nilsson m fl 2019). Detta har visat sig kunna leda till minskade bestånd av abborre (*Perca fluviatilis*) och gädda (*Esox lucius*) i många skärgårdsområden. Den här nedgången i rovfiskbestånd kan i sin tur påverka hela ekosystemets funktion genom trofiska kaskader, med förstärkta övergödningseffekter som följd (Donadi m fl 2017, Eklöf m fl 2020).

Storspiggen har ökat kraftigt längs den svenska Östersjökusten de senaste årtiondena, framför allt i området från Kalmar sund i söder till norra Kvarnen i norr. De senaste åren finns indikationer på att spiggen även ökar i Hanöbukten i södra Östersjön (Olin m fl 2022). Denna ökning leder till att spiggen successivt tar över allt större områden i kustzonen. Den här ”spiggvågen” sprider sig långsamt från ytterskärgården mot innerskärgården, och innebär att lokala bestånd av abborre och gädda försvagas eller till och med slås ut (Eklöf m fl 2020).

För att få en uppfattning om omfattningen av denna störning kartlägger vi här historiska och nutida reproduktionsområden för abborre och gädda i relation till spiggens utbredning med hjälp av rumsrig modellering, i syfte att uppskatta förlusten av produktionsområden för kustens rovfiskar. Analyserna utgör en del av projektet Spigg i Östersjön, som finansierats av Havs- och vattenmyndigheten (HaV dnr 1049-20).

2. Metoder och resultat

I analyserna nyttjas data från de omfattande undersökningar av kustfiskens reproduktion längs ostkusten som gjorts med tryckvåg (små undervattensdetonationer) från 1980-talet och framåt (beskrivs i Eklöf m fl 2020). En utförlig beskrivning av undersökningsmetoden återfinns i gällande övervakningsmanual (Bergström m fl 2021).

För att skatta förlust av reproduktionsområden tillämpas tre olika modeller. Varje enskild modell är förknippad med osäkerheter, och genom att nyttja flera olika modeller kan man få en uppfattning om spannet i uppskattningarna av förlusten. Den ena av de två publicerade modellerna beskriver utvecklingen i täthet abborre och spigg över tid (Eriksson m fl 2021), medan den andra beskriver utvecklingen av ytor med rovfiskdominans (Eklöf m fl 2020). Den nyutvecklade modellen beskriver i sin tur förändringar i ytan lämpliga reproduktionsområden för abborre och gädda. De olika analyserna fokuserar på södra Östersjökusten men har lite varierande yttäckning, som mest omfattande kuststräckan från norra Skåne län till södra Gävleborgs län. Det här är det område där tillgången till yngeldata är tillräcklig för att göra dessa analyser.

2.1. Modell 1. Förändring i abundans abborre och spigg 1996-2017 längs kuststräckan Östergötlands län-Uppsala län

Den första modellen är beskriven i Eriksson m fl (2021). Där användes data från åren 1996-2017 för att beskriva utvecklingen i tätheten årsyngel över tid längs kuststräckan från Östergötlands län till Uppsala län. Abundanser av abborre och spigg (antal per provtagningspunkt) sammanställdes som medelvärden per vik och år utgående från rottransformerade data från enskilda provtagningspunkter (för att minska påverkan från enskilda avvikande höga värden inom vik). Totalt omfattade detta dataset 7553 provtagningspunkter som bildade 480 unika år- och vikkombinationer. Antalet provtagna vikar varierade mycket mellan år och för att ge enskilda år lika stor vikt nyttjades därför medelvärden per år i de statistiska

analyserna. Linjära modeller med förklaringsvariablerna år + djup + latitud + longitud anpassades till datat, och den bästa modellen valdes ut med AICc.

I den slutliga modellen för abborre ingick förklaringsvariablerna år och djup. Modellen hade en förklaringsgrad på 54%. För storspigg hade den bästa modellen enbart faktorn år som förklaringsvariabel, och förklaringsgraden var 66%. En jämförelse av förändringen i abundanser (tillbakatransformerade till linjär skala) mellan 2017 och 1996 visar att abundansen för abborre minskat till en femtedel under perioden, medan spiggen ökat med en faktor 40 (Fig. 1).

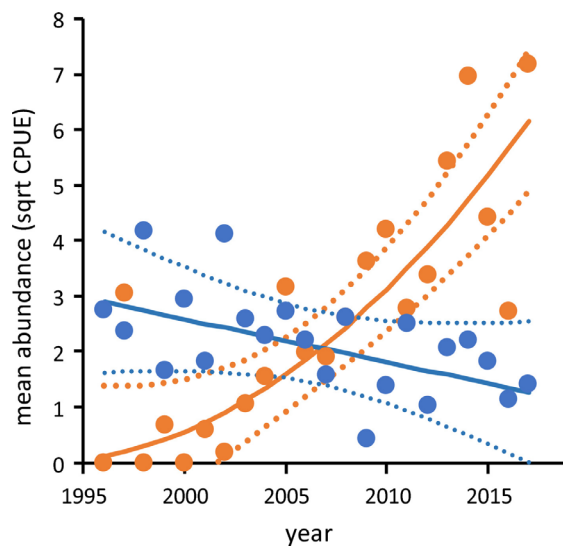


Fig. 1. Förändringar i abundansen årsyngel av abborre (blått) och storspigg (orange) längs kuststräckan från Östergötlands län till Uppsala län under 1996-2017. Datat bygger på provtagning med tryckvåg och medelvärden per år har använts i analyserna. De heldragna linjerna anger hur mängden abborre och spigg förändrats över tid enligt modellen. Notera att abundanserna (y-axeln) är rottransformerade. Figuren kommer från Eriksson m fl (2021).

2.2. Modell 2. Förändring i områden med rovfiskdominans 1980-2017 längs kuststräckan Kalmar län-Uppsala län

I Eklöf m fl (2020) har yngeldata för hela kuststräckan från Blekinge till Norrbotten använts för att statistiskt beskriva förändringar i dominansförhållandena mellan yngel av rovfisk (abborre och gädda) och storspigg. Datat omfattade yngelprovtagningar från 1980 till 2017, med totalt 13 000 prover i 833 år-vikkombinationer. Dessa medelvärden per vik användes för att skatta relativ rovfiskdominans, beräknad som $(\text{abundans abborre} + \text{gädda}) / (\text{abundans abborre} + \text{gädda} + \text{spigg})$. Rovfiskdominansen användes som responsvariabel i binomiala GLM-modeller med förklaringsvariablerna år + avstånd till utsjön + år * avstånd till utsjön + vågexponering + latitud. AIC användes för att identifiera den bästa modellen. Den slutliga modellen innehöll alla dessa variabler, och hade en förklaringsgrad på 24 %. Interaktionen mellan avstånd till utsjön och år hade stor påverkan på modellen, så att områden med rovfiskdominans återfanns allt längre från utsjön över tid. Detta speglar hur spiggen spritt sig från ytterskärgården mot de inre delarna, och samtidigt slagit ut reproduktionen för abborre och gädda.

Denna modell använde vi för att göra kartprediktioner över områden med rovfiskdominans per år, och dessa kartor har vi sedan använt för att skatta förändringen över tid i hur stora ytor som varit rovfiskdominerade. Vi definierade alla ytor där andelen rovfisk i förhållande till spigg översteg 50 % som rovfiskdominerade. Enbart de områden som var grundare än 4 m och hade en vågexponering med värden lägre än 10 000 (enligt SWM-modellen) togs med i beräkningarna, för att sälla bort de områden som inte utgör lämpliga rekryteringsområden. Beräkningarna gjordes för kuststräckan Kalmar län - Uppsala län, som omfattar merparten av de provpunkter som ingick i modelleringen.

En jämförelse av kartprediktionerna visar att ytan reproduktionsområden som är rovfiskdominerade minskat med 50 % från 1980 till 2017 längs kuststräckan från Kalmar län till Uppsala län. Ett utsnitt som visar förändringen över tid i Stockholms skärgård visas i Fig. 2.

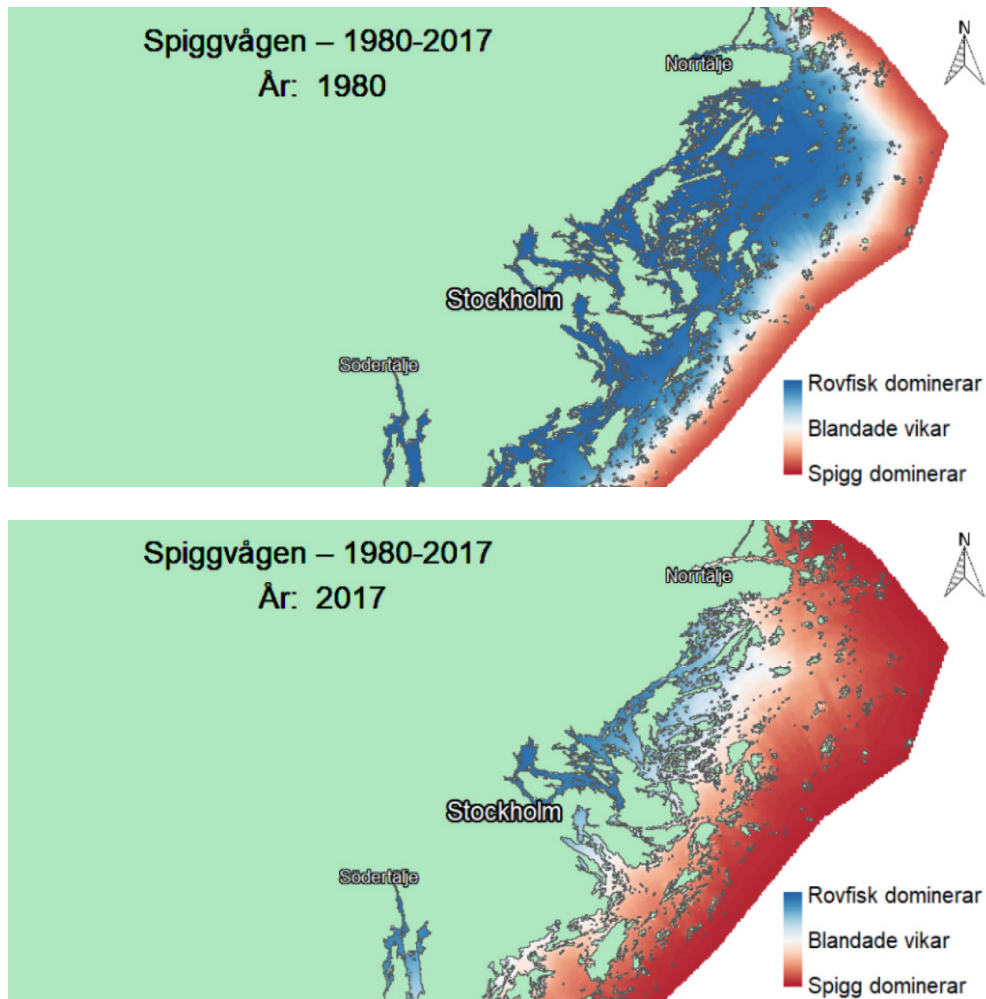


Fig. 2. Illustration av rovfisk- respektive spiggdominerade områden i Stockholms skärgård 1980 samt 2017. Kartorna visar prediktioner från en statistisk modell som kalibrerats med fältdata över tätheter av rovfisk- och spiggyngel längs svenska kusten. Modellen presenteras i Eklöf m fl (2020). Modellen är giltig för grunda (<4 m djup) och vågskyddade områden (<10 000 SWM), men appliceras här på hela ytan för att visualisera förändringen, den så kallade spiggvågen.

2.3. Modell 3. Förändring i ytan uppväxtområde för abborre och gädda från perioden 1979-2004 till 2005-2019 längs kuststräckan norra Skåne till södra Gävleborgs län

I den här modellen har vi nyttjat tillgängliga yngeldata från Valjeviken i norra Skåne till Gävlebukten i södra Gävleborgs län för att kartlägga utbredningen av uppväxtområden för abborre och gädda under två perioder, en tidig (1979-2004) och en sen (2005-2019). Dessa två perioder motsvarar i stora drag perioden före samt efter den kraftiga spiggökningen i Östersjön, även om den lokala variationen är betydande (Ljunggren m fl 2010, Olin m fl 2022). Genom att inkludera rekryteringsområden för spigg som en förklaringsvariabel i modellerna utvärderar vi samtidigt hur utbredningen av abborrens och gäddans uppväxtområden förhåller sig till spiggens.

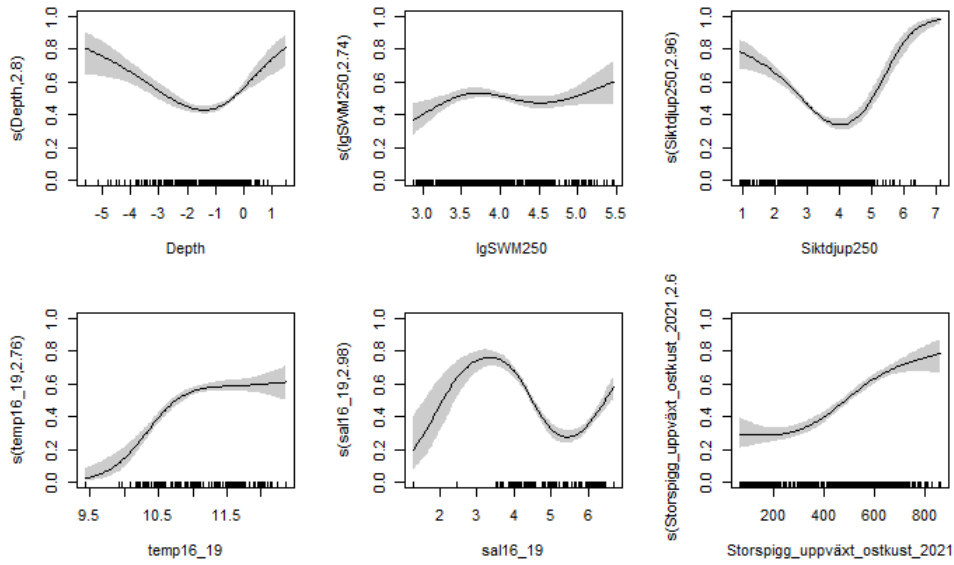
I den här analysen anpassades binomiala GAM-modeller till datat på förekomst av årsyngel av abborre respektive gädda i varje punkt provtagen med tryckvåg, det vill säga samma typ av fältdata som i Eklöf m fl (2020) och Eriksson m fl (2021), men mera data (fler år, större geografisk utsträckning) och en annan typ av modell. Som förklaringsvariabler i modellen har vi använt variablerna djup, vågexponering, siktdjup, temperatur (medelvärde för juli-september åren 2016-2018), salthalt (medelvärde för juli-september åren 2016-2018) och sannolikhet för förekomst av storspigg. De ingående miljövariablerna testades för eventuell samvariation med hjälp av variance inflation factor, och de låga värdena (under 3) visade att samvariationen var låg och alla variabler kunde inkluderas i modellerna. Den sistnämnda variabeln bygger på en separat artutbredningsmodell för spigg (se Erlandsson m fl 2021). Spiggkartan är alltså densamma för båda perioderna, och representerar rumsliga skillnader i påverkan från spigg medan förändringar i spigg över tid inte fångas upp. Även siktdjup och temperatur har förändrats betydligt över studieperioden, men samma karta används i modellerna. Samma resonemang som för spiggkartan tillämpas här, dvs att variablerna är ämnade att fånga upp rumsliga skillnader som beskriver utbredningen av arterna. För en noggrann beskrivning av förklaringsvariablerna, se Erlandsson m fl 2021. Till skillnad från analysen med Modell 2 har vi i de här modellerna inte tagit med avstånd till utsjön som förklaringsvariabel, eftersom den ingår som en viktig variabel i utbredningsmodellen för spigg.

Modellen för den tidiga perioden bygger på fiskyngeldata från totalt 4 295 och för den sena perioden från 6 952 provtagningspunkter. Modellen tar till skillnad från Modell 1 därmed inte hänsyn till rumslig korrelation inom vikar. Denna variation kommer åtminstone delvis att fångas upp av de miljövariabler som används i

modellen, där djup, vågexponering och siktdjup alla har finskaliga gradienter i de undersökta skärgårdsområdena. För abborre är alla förklaringsvariabler signifikanta i modellerna för båda perioderna. Förklaringsgraden för modellerna är relativt låga, 16.2 % för den tidiga modellen och 14.4 % för den sena. De låga förklaringsgraderna beror delvis på att vi här delat in datat i två perioder i stället för att ta hänsyn till den årsvisa variationen, och att det skett förändringar i utbredningen av abborrens rekryteringsområden även inom de två perioderna. De partiella responskurvorna visar några intressanta skillnader mellan de två perioderna (Fig. 3). Dels ser man att under den tidiga perioden återfanns fungerande rekryteringsområden för abborre i områden med höga värden i siktdjupskartan och områden som idag utgör uppväxtområde för storspigg, oberoende av vågexponering. Det kan tolkas som att goda uppväxtområden återfanns längs öppna kuststräckor och i mellan- och ytterskärgård. Under den sena perioden är det i stället områden med låg vågexponering, lågt siktdjup och ont om uppväxtområde för spigg som utgör de bästa miljöerna för rekrytering av abborre. Framför allt uppväxtområdena för spigg har en stor inverkan på modellen under den sena perioden. Det här speglar sammantaget en omfattande förlust av tidigare fungerande rekryteringsområden för abborre längs öppna kuststräckor och i ytterskärgårdar. Under den senare perioden är det främst vågskyddade, avsnörda vikar och innerskärgårdsområden som kvarstår som viktiga rekryteringsområden för abborre.

För att jämföra ytorna lämpliga rekryteringsområden för abborre gjordes sannolikhetskartorna för de två perioderna om till kartor som visar enbart förekomst (lämpligt) och icke-förekomst (olämpligt, Fig. 4). Denna indelning baserades på true skill statistic (Allouche m fl 2006). När man summerar ytorna som kategoriserats som lämpliga/olämpliga för de två perioderna visar beräkningen att det skett en minskning av lämpliga uppväxtområden för abborre med 64 %.

A. Perioden 1978-2004



B. Perioden 2005-2019

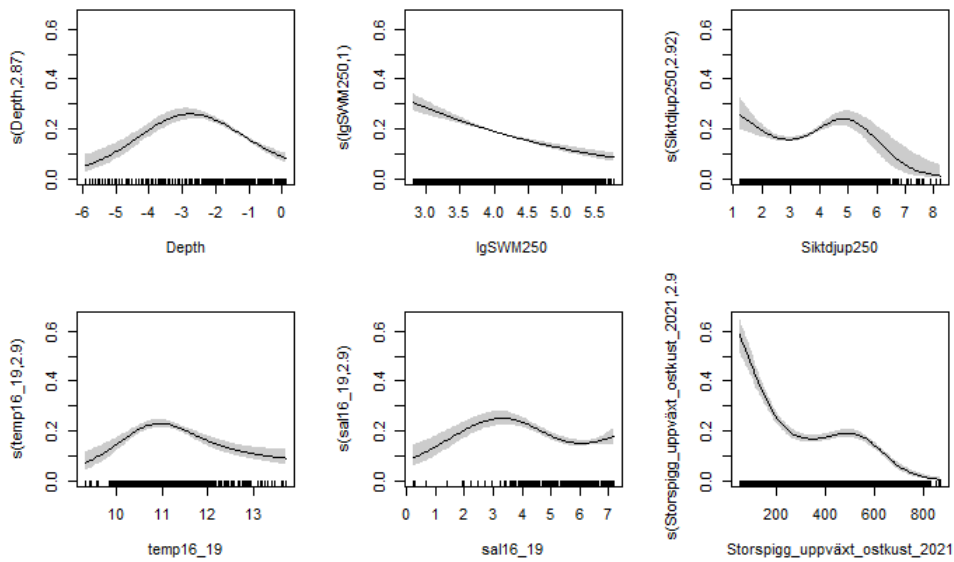


Fig. 3. Partiella responskurvor som beskriver effekter av de olika förklaringsvariablerna på förekomst av årsyngel av abborre under perioden 1978-2004 (A), samt 2005-2019 (B). Skalan på y-axeln anger sannolikhet för förekomst givet att övriga variabler ligger på medelvärde för provtagningarna. Notera framför allt skillnaden i respons på vågexponering (lgSWM250), sikt djup och storspiggens uppväxtområden mellan perioderna.

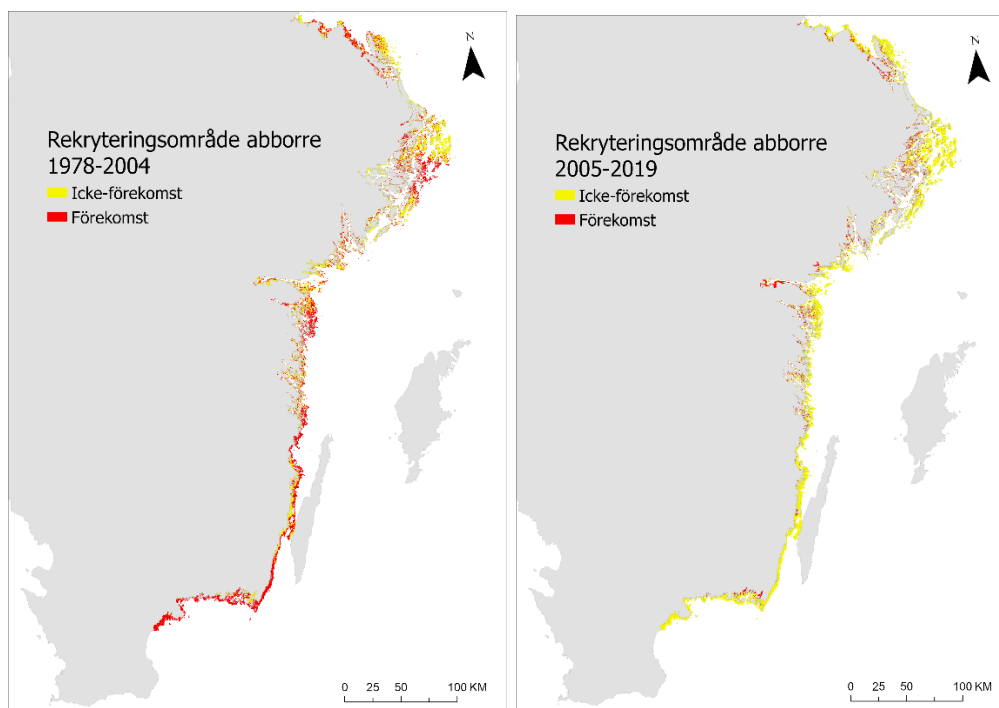
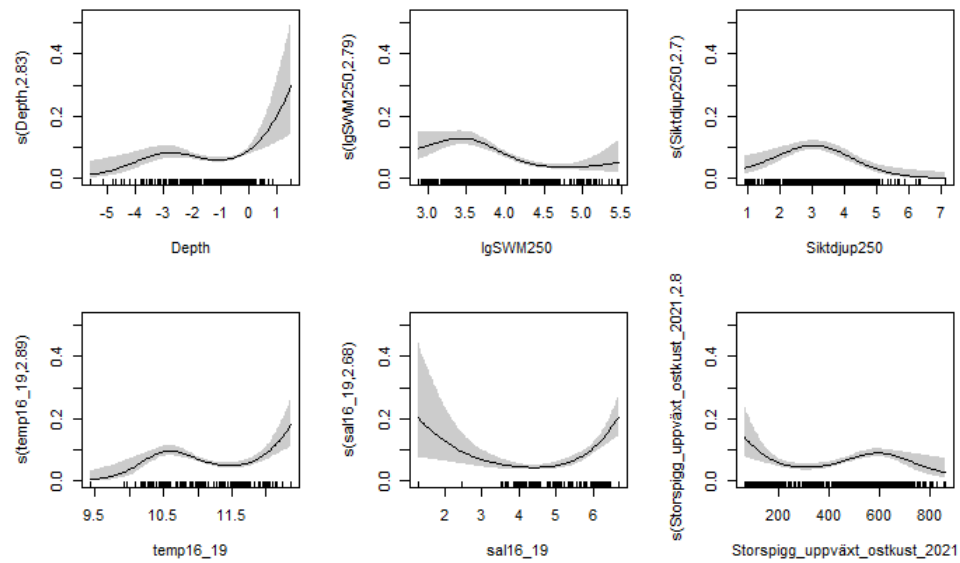


Fig. 4. Predikterad utbredning av lämpliga rekryteringsområden för abborre (i rött) under perioderna 1978-2004 och 2005-2019 längs kusten från norra Skåne till södra Gävleborgs län.

För gädda var alla förklaringsvariabler signifikanta både för modellen över den tidiga och den senare perioden. Förklaringsgraden var låg för den tidiga modellen, 11.6 %, men lite bättre för den sena, 23.5 %. I den tidiga modellen visar de partiella responskurvorna att de viktigaste variablerna var siktdjup, djup och temperatur, medan uppväxtområden för spigg, salthalt och vågexponering inte var avgörande för förekomsten av gäddyngel (Fig. 5). Den senare modellen hade tydligare mönster där gäddan föredrar områden som är vågskyddade, har bra siktdjup, hög salthalt och låg sannolikhet för spiggförekomst.. Under den senare perioden är det främst skyddade skärgårdsområden i Blekinge och norra Skåne som kvarstår som goda rekryteringsområden för gädda. Under den tidiga perioden indikerar responskurvorna att reproduktionsområdena karakteriserades av hög temperatur och lågt siktdjup, vilket motsvarar inner- och mellanskärgårdsområden längs hela kuststräckan. Dock saknas provtagningar nere i Blekinge under den tidiga perioden, vilket gör jämförelsen av responskurvor vanskelig. Trots vissa svårigheter med tolkningen av responskurvorna visar modellerna sammantaget på en förlust av tidigare fungerande rekryteringsområden även för gädda. En jämförelse av ytorna lämpliga rekryteringsområden för gädda (framtagen med samma metod som för abborre) visar att det skett en minskning med 40 % över perioden (Fig. 6).

A. Perioden 1978-2004



B. Perioden 2005-2019

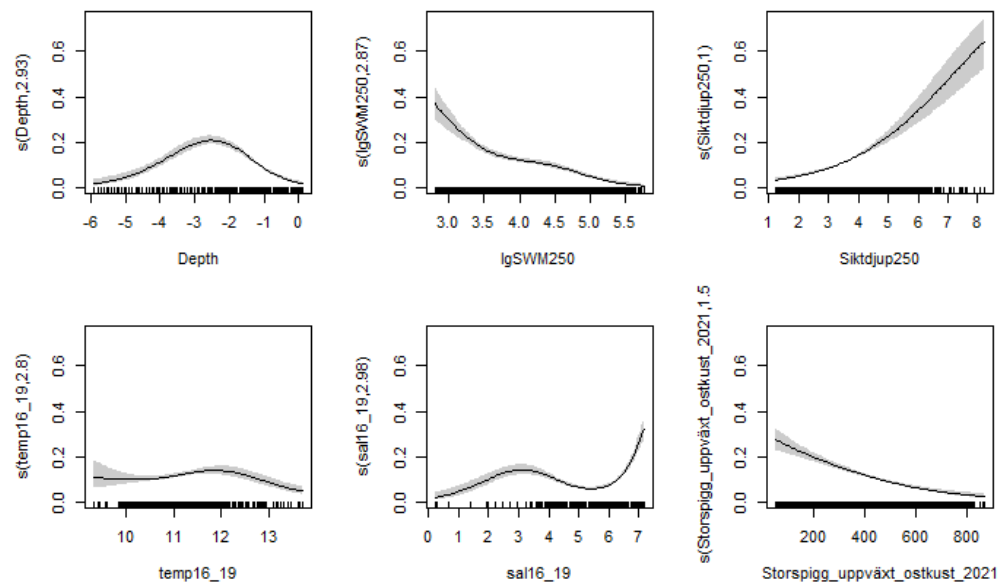


Fig. 5. Partiella responskurvor som beskriver effekter av de olika förklaringsvariablerna på förekomst av årsyngel av gädda under perioden 1978-2004 (A), samt 2005-2019 (B). Skalan på y-axeln anger sannolikhet för förekomst givet att övriga variabler ligger på medelvärde för provtagningarna. Notera framför allt skillnaden i respons på vågexponering, siktdjup och storspiggens uppväxtområden mellan perioderna.

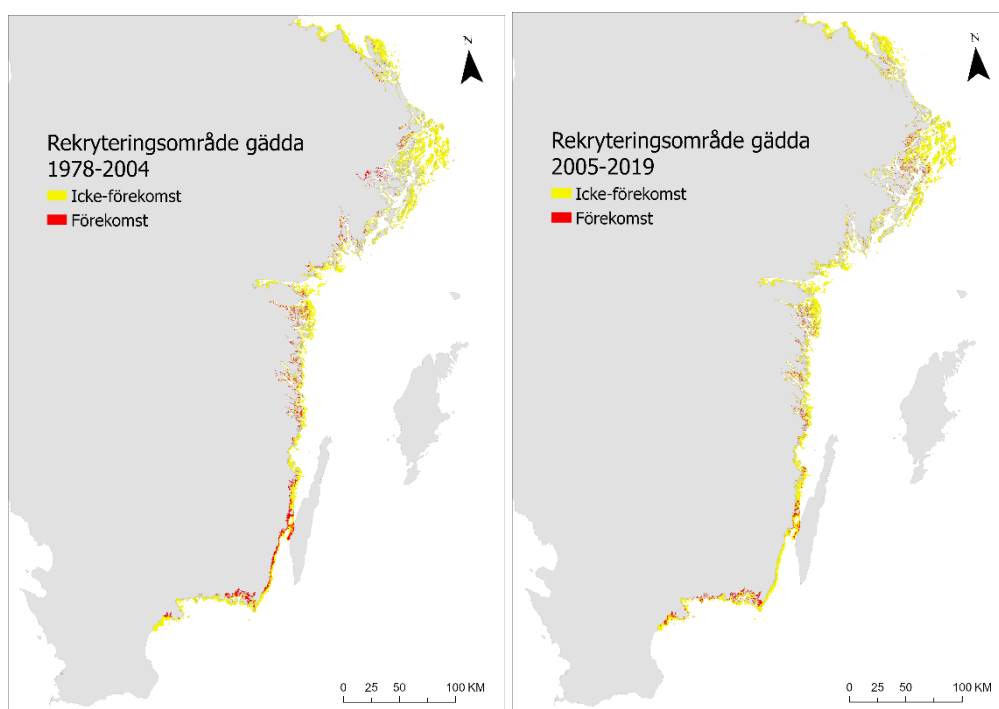


Fig. 6. Predikterad utbredning av lämpliga rekryteringsområden för gädda (i rött) under perioderna 1978-2004 och 2005-2019 längs kusten från norra Skåne till södra Gävleborgs län.

3. Diskussion

Tillsammans ger analysen av de tre modellerna en bild av hur fiskreproduktionen förändrats över tid. Modell 1 uppskattar att tätheterna av abborre har minskat med 80 % i området Östergötland län-Uppsala län från 1996-2017. Enligt Modell 2 har hälften av abborrens och gäddans reproduktionsområden tagits över av storspigg sedan 1980 längs kuststräckan Kalmar-Uppsala län. Modell 3 visar att abborrens reproduktionsområden från norra Skåne län till södra Gävleborgs län har minskat med 64 % när man jämför perioden 2005-2019 med 1979-2004. För gädda visar motsvarande jämförelse på en minskning med 40 % mellan perioderna.

Det är tydligt att spiggen har haft en negativ inverkan på rovfiskens reproduktion längs svenska Östersjökusten (se Olin m fl för översikt). Svårigheten ligger i att kvantifiera i vilken omfattning reproduktionen hos abborre och gädda påverkats av storspiggen. Genom att tillämpa tre olika modeller som mäter olika aspekter av förhållandet mellan rovfisk och spigg har vi försökt få en uppfattning om osäkerheten i beräkningarna. De tre modellerna baseras dock alla på överlappande prover från yngelprovtagningar med tryckvåg och utgör därför inte oberoende uppskattningar. Det saknas provtagning med andra metoder som skulle kunna användas som jämförelsematerial. Dessutom är provtagningen ojämnt fördelad både mellan områden och över tid, vilket kan ha påverkat skattningarna. För att kunna följa den fortsatta utvecklingen är det därför viktigt att så många län som möjligt följer upp yngelproduktionen med tryckvågsmetoden.

Den nyutvecklade modellen över rekryteringsområden för abborre och gädda (Modell 3) karaktäriserar förändringen i utbredning av de två arterna. För båda arterna är det tydligt att utbredningen av spigg utgör en av de viktigaste förklaringsvariablerna i den nutida modellen (2005-2019), vilket också påvisades av Eklöf m fl (2020). Fungerande rekryteringsområden för abborre och gädda återfinns idag främst i vågskyddade vikar i innerskärgården. Därmed har stora grundområden längs mer exponerade kuststräckor och närmare öppet hav förlorat sin tidigare viktiga roll som föryngringsområden. Ett flertal orsaker kan ha bidragit till denna förlust. Fiske, predation från säl och skarv, och habitatförlust till följd av fysisk påverkan och övergödning har sannolikt alla bidragit (Olin m fl 2022). Samtidigt bekräftar de analyser som presenteras i den här rapporten tidigare fältstudier (Appelberg m fl 2013, Byström m fl 2015, Nilsson m fl 2019), där de tydliga sambanden mellan spigg och rekrytering av abborre och gädda indikerar att spiggen har varit en starkt bidragande orsak till nedgången, och framför allt att spiggen sannolikt blockerar en återkomst av abborre och gädda till områden där reproduktionen slagits ut.

Förlusten av lokala rovfiskbestånd i skärgårdarna har en negativ påverkan inte bara på fisket, utan minskar även kustekosystemets förmåga att motstå de negativa effekterna av övergödning (Eklöf m fl 2020). En angelägen fråga för kommande forskning är att förstå mekanismerna bakom den dramatiska spiggökningen, och att identifiera metoder för att stärka reproduktionen och återetablera bestånd av abborre och gädda i de störda områdena.

Referenser

- Allouche O, Tsoar A, & Kadmon R. 2006. Assessing the accuracy of species distribution models: prevalence, kappa and true skill statistic (TSS). *Journal of Applied Ecology* 43: 1223-1232.
- Appelberg M, Bergenius M, Bergström U, Casini M, Gårdmark M, Hjelm J, Huss M, Kaljuste O, Olsson J, Sahlin U, Wennhage H, Werner M. 2013. PLAN FISH: Planktivore management - linking food web dynamics to fisheries in the Baltic Sea. Final report. <https://res.slu.se/id/publ/64582>
- Bergström U, Olsson J, Casini M, Eriksson BK, Fredriksson R, Wennhage H, Appelberg M. 2015. Stickleback increase in the Baltic Sea - a thorny issue for coastal predatory fish. *Estuarine and Coastal Shelf Science* 163: 134-142.
- Bergström U, Sundblad G, Fredriksson R, Karås P, Sandström A, Halling C 2021. Fisk i kustvatten - Yngelprovfiske med tryckvåg. Övervakningsmanual, Havs- och vattenmyndigheten. <https://www.havochvatten.se/vagledning-foreskrifter-och-lagar/vagledning/ovriga-vagledning/undersokningstyper-for-miljoovervakning/undersokningstyper/fisk-i-kustvatten---yngelprovfiske-med-tryckvag.html>
- Byström P, Bergström U, Hjältén A, Ståhl S, Jonsson D, Olsson J 2015. Declining coastal piscivore populations in the Baltic Sea - where and when do sticklebacks matter? *Ambio* 44(3): 462-471.
- Donadi S, Austin Å, Bergström U, Eriksson BK, Hansen J, Jacobson P, Sundblad G, van Regteren M, Eklöf J 2016. A cross-scale trophic cascade from large predatory fish to algae in coastal ecosystems. *Proceedings of the Royal Society B* 284: 20170045.
- Eklöf J, Sundblad G, Erlandsson M, Donadi S, Hansen J, Eriksson BK, Bergström U 2020. A spatial regime shift from predator to prey dominance in a large coastal ecosystem. *Communications Biology* 3: 1-9.
- Eriksson BK, Yanos C, Bourlat S, Donadi S, Fontaine MC, Hansen JP, Jakubavičiūtė E, Kiragosyan K, Maan M, Merilä J, Austin Å, Olsson J, Reiss K, Sundblad G, Bergström U, Eklöf JS 2021. Habitat segregation of plate phenotypes in a rapidly expanding population of three-spined stickleback. *Ecosphere* 12, e03561.
- Erlandsson M, Fredriksson R, Bergström U 2021. Kartering av viktiga uppväxtområden för fisk i grunda kustområden i Östersjön. *Aqua reports* 2021:17, Sveriges lantbruksuniversitet.
- Ljunggren L, Sandström A, Bergström U, Mattila J, Lappalainen A, Johansson G, Sundblad G, Casini M, Kaljuste O, Eriksson BK 2010. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea is coincident with an offshore system shift. *ICES Journal of Marine Science* 67: 1587-1595.

Nilsson J, Flink H, Tibblin P 2019. Predator-prey role reversal may impair the recovery of declining pike populations. *Journal of Animal Ecology* 88: 927–939.

Olin A, Olsson J, Eklöf J, Eriksson BK, Kaljuste O, Briekmane L, Bergström U. Increases of opportunistic species in response to ecosystem change: the case of the Baltic Sea three-spined stickleback. *ICES Journal of Marine Science* 79: 1419–1434.