

Rumsliga och temporala variationer i undervattensvegetationen i norra Östersjön

Lisa Valkonen

2021

Pro gradu-avhandling

Åbo Akademi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Lisa Valkonen

Åbo Akademi

Miljö- och marinbiologi

Lisa Valkonen, 2021

Rumsliga och temporala variationer i undervattensvegetationen i norra Östersjön
Pro gradu-avhandling, 30 sp

Abstrakt

Kustnära marina ekosystem har en hög biologisk mångfald och är ett av de mest produktiva ekosystemen i världen. Makroalger och vattenlevande kärlväxter är viktiga habitatbildande primärproducenter i undervattensvegetationen. De bidrar till en tredimensionell livsmiljö för flera andra arter i ekosystemet genom att förse dem med föda och skydd, samt genom att fungera som lek område och barnkammare för fisk. Kustvattnet och undervattensvegetationen har genomgått stora förändringar de senaste decennierna. Till exempel har det skett dramatiska förändringar i abundans och artsammansättning, främst på grund av de eutrofa förhållandena i Östersjön. Att fördjupa vår kunskap om arter, samhällen och temporala variationer är därför av yttersta vikt för att bedöma den ekologiska statusen för kustekosystemen och för att bättre kunna skydda dessa värdefulla habitat.

Huvudsyftet med denna studie var att beskriva den rumsliga och temporala variationen i utbredning och artsammansättning av undervattensvegetationen i norra Östersjön. Studien utfördes på sju olika lokaler inom Ålands kustvattenområde. Två av lokalerna var i innerskärgården, två i mellan- och tre i ytterskärgården. Förändringar i artsammansättning, täckning och djupfördelning av undervattensvegetationen undersöktes mellan 2012, 2015 och 2020 i förhållande till olika miljöfaktorer (dvs. temperatur, salthalt, totalfosfor, lutning och vågexponering). På grund av de stora skillnaderna i artsammansättning på hård- och mjukbottenssubstrat delades artsamhället upp i hård- och mjukbottenssamhällen. Förutom de temporala förändringarna undersöktes variationer inom och mellan skärgårdszoner och variationen i djupfördelning av den habitatbildande nyckelarten *Fucus vesiculosus*.

Förändringar i artsammansättning, täckning och antal arter mellan åren observerades. Också variationer i täckning och artantal i de fyra djupintervallen (0–1 m, 1–4 m, 4–7 m och 7–12 m) observerades. Artantalet i djupintervallen på 1–7 meter visade liten variation mellan åren. Den största förändringen i artantal kunde ses i de grundaste (0–1 m) och djupaste (7–12 m) intervallen. Den största skillnaden observerades på

Lisa Valkonen

mjukbotten, där artantalet minskat mellan 2020 och 2015 eller 2012. Dessutom observerades en minskning i djupfördelningen för arterna *Stuckenia pectinata*, *Potamogeton perfoliatus* och *Fucus vesiculosus*. Dessa förändringar är sannolikt resultatet av de direkta och indirekta effekterna av eutrofiering. Alla miljöfaktorer hade en betydande inverkan på artsamhället, även om korrelationen mellan miljöfaktorerna och artsamhället var svag. Den starkaste korrelationen för hårbotten var totalfosfor, salthalt och djup och för mjukbotten var den starkaste korrelationen en kombination av bottenens lutning, totalfosfor och djup.

Förändringar i artsammansättning, täckning och antalet arter mellan och inom skärgårdszoner mellan åren observerades. Artsamhället skilde sig signifikant i innerskärgården på både hård- och mjukbotten. I mellanskärgården skilde sig hårbottensamhället signifikant mellan åren, medan mjukbottensamhället inte visade några signifikanta variationer. Ytterskärgårdens artsamhälle skilde sig signifikant mellan alla år förutom för mjukbottensamhället mellan 2012 och 2015. Minskat maximalt djup för *F. vesiculosus* i mellanskärgården samt minskad täckning av rödalger och ökad täckning av snabbt växande trådalger kan vara en indikation på eutrofiering och av effekter av klimatförändringar.

Sammanfattningsvis kan det konstateras att artsammansättningen, antalet arter och täckningsgrad varierar mellan år, att förändringen är olika på hård- och mjukbotten samt skiljer sig mellan skärgårdszonerna. Orsakerna till variationerna är antagligen en kombination av effekter av eutrofiering samt andra miljöfaktorer. Den här studien bidrar med kunskap om rumsliga och temporala variationer i undervattensmiljön på hård- och mjukbotten.

Nyckelord: Östersjön, eutrofiering, *Fucus vesiculosus*, makroalger, makrofyter

Lisa Valkonen

Åbo Akademi University

Environmental and Marine Biology

Lisa Valkonen, 2021

Spatial and temporal variations in the underwater vegetation in the northern Baltic Sea

M. Sc. Thesis, 30 pp.

Abstract

Coastal marine ecosystems support high biodiversity and are one of the most productive ecosystems in the world. Macroalgae and submerged vascular plants are important habitat-forming primary producers in the underwater vegetation. They contribute to a three-dimensional habitat for several other species in the ecosystem by providing them with food and shelter, as well as by functioning as spawning and nursery grounds for fish. Coastal waters and their submerged vegetation have undergone major changes in recent decades. For example, there have been dramatic changes in the abundance and community composition, mainly due to the eutrophic conditions in the Baltic Sea. Deepening our knowledge about the species, communities and temporal variations is therefore of utmost importance to assess the ecological status of coastal ecosystems and to be able to better protect these valuable habitats.

The main purpose of this study is to describe the spatial and temporal variation in the distribution and community composition of underwater vegetation in the northern Baltic Sea. The study was performed on seven different locations around the Åland Islands. Two of the locations were in the inner archipelago, two in the intermediate and three in the outer archipelago. Changes in the species composition, coverage and depth distribution of the submerged vegetation were investigated between 2012, 2015 and 2020 in relation to environmental factors (i.e. temperature, salinity, total phosphorus, slope and wave exposure). Because of the considerable differences in species composition the community were divided into hard and soft substrate communities. In addition to the temporal changes, variations within and between archipelago zones and the variation in the presence and depth distribution of the habitat-forming key species *Fucus vesiculosus* were investigated.

Variations in the community composition, coverage, and the species richness between the years were observed. Changes in species richness and coverage in the four depth intervals (0–1 m, 1–4 m, 4–7 m and 7–12 m) were observed. The species richness in

the 1–7 meter depth intervals showed little variation between the years. The biggest change in the species richness could be seen in the shallowest (0–1 m) and deepest (7–12 m) intervals. The biggest difference was observed on the soft substrates, where a decrease in species richness was observed between 2020 and 2015 or 2012. Also, a change in depth distribution for the species *Stuckenia pectinata*, *Potamogeton perfoliatus* and *Fucus vesiculosus* was observed. These changes are likely to be the result of the direct and indirect effects of eutrophication. All environmental factors had a significant impact on the community composition, though the correlation between the environmental factors and the community composition was weak. The strongest correlation for the hard bottom substrate was total phosphorus, salinity and depth and for the soft bottom substrate the strongest correlation was slope, total phosphorus and depth.

Variations in the community composition, coverage, and the species richness between and within archipelago zones between the years were observed. The community composition differed significantly in the inner archipelago on both hard and soft substrates. In the intermediate archipelago, the hard substrate community differs significantly between the years, while the soft substrate community did not show any significant variations. The outer archipelago differed significantly between all years except for the soft substrate community between 2012 and 2015. Reduced maximum depth range for *F. vesiculosus* in the middle archipelago as well as reduced coverage of red algae and increased cover of fast-growing filamentous algae may be an indication of eutrophication and of the effects of climate change.

In conclusion, it can be stated that the species composition, number of species and degree of coverage vary between years, that the change is different on the hard and soft substrate and differs between the archipelago zones. The reasons for the variations are probably a combination of the effects of eutrophication and other environmental factors. This study contributes with knowledge about spatial and temporal variations in the underwater environment on the hard and soft substrate.

Keywords: The Baltic Sea, eutrophication, *Fucus vesiculosus*, macroalgae, macrophytes

Innehållsföretäckning

1 Inledning	1
1.1 Östersjöns makrofytsamhälle, dess utbredning och styrande faktorer.....	1
1.2 Målsättning och frågeställningar.....	3
2 Material och metoder	5
2.1 Undersökningsområde.....	5
2.2 Insamling av data	7
2.2.1 Makrofytdata	7
2.2.2 Kartering av undervattensmiljön.....	7
2.2.3 Miljödata	8
2.3 Statistiska analyser	9
3 Resultat.....	10
3.1 Hydrografi.....	10
3.2 Temporala skillnader i makrofytsamhällets artsammansättning och abundans	12
3.2.1 Variationer i artsamhällets djuputbredning.....	15
3.2.2 Miljöfaktorernas påverkan på artsamhället.....	19
3.3 Skillnader mellan och inom skärgårdszonerna	20
3.4 Rumsliga och temporala variationer i <i>F. vesiculosus</i> förekomst och djuputbredning	25
4 Diskussion.....	26
4.1 Skillnader i artsamhället mellan åren och miljöfaktorernas påverkan.....	27
4.1.1 Skillnader i artsamhällets djuputbredning mellan åren.....	30
4.2 Skillnader i artsamhället inom och mellan skärgårdszonerna mellan åren.....	32
4.3 <i>F. vesiculosus</i> variation i förekomst och djuputbredning mellan åren.....	33
4.4 Framtida utsikter och hot	34
4.5 Metodikkritik och förbättringsförslag.....	35
4.6 Slutsatser	36
Referenser	38

Tillkännagivanden

Bilagor

1 Inledning

Kustnära marina ekosystem har en hög biologisk mångfald och utgör en del av de mest produktiva ekosystemen i världen (CONSTANZA 1997). Dessa ekosystem förser även människan med viktiga ekosystemtjänster, så som lagring av koldioxid, skydd, lekrområde och barnkammare för fisk samt är en viktig del av näringskretsloppet (CONSTANZA 1997, RÖNNBÄCK 2007).

De marina ekosystemen är under ökat tryck från olika människodrivna källor (CRAIN et al. 2009, DUFFY et al. 2019). Östersjöns ekosystem är starkt påverkat av både eutrofiering och global klimatförändring samt följderna av dem (ANDERSEN et al. 2015, GRIFFITH et al. 2017). Dessa källor har orsakat en global minskning av fleråriga makroalger och makrofyter, vilket i sig lett till förlust av marina habitat samt ekosystemtjänster (DUFFY et al. 2019). För att på bästa möjliga sätt kunna skydda de här värdefulla habitaterna är det viktigt att ha omfattande kunskap om de marina habitaterna, samhällena och arterna, deras rumsliga och temporala variation samt styrande miljöfaktorer.

1.1 Östersjöns makrofytsamhälle, dess utbredning och styrande faktorer

Östersjön är ett av världens största brackvattenhav. Dess geografiska position samt hydrografiska egenskaper skapar starka horisontella och vertikala miljögradienter i bland annat temperatur, salinitet och syre (SNOEIJIS-LEIJONMALM & ANDRÉN 2017). Temperaturväxlingarna är stora i Östersjön, både mellan årstiderna och åren. Lufttemperaturen är något stabilare på sommaren än på vintern. Isbildningen påverkar temperaturskillnaderna i Östersjön på vintern och har även en stor påverkan på hela Östersjöområdet klimat (HELCOM 2007). Istäcket påverkar förutom klimatet också undervattensvegetationen (KIIRIKKI 1996). Kustekosystemen påverkas förutom av is även av bottenstrukturer och vattenrörelse. Dessa miljöfaktorer bidrar till att skapa ett mosaiklikt mönster av olika habitat som främjar olika organismer, populationer och samhällen (SNOEIJIS-LEIJONMALM & ANDRÉN 2017).

Östersjön anses vara ett ekosystem av låg ekologisk motståndskraft (engelska: resilience). Här lever arter av både marint och limniskt ursprung som har anpassat sig till brackvattensförhållandena i havet. Många av arterna lever i utkanten av sitt toleransområde i artfattiga samhällen med låg funktionell diversitet, och är således mycket känsliga för miljöförändringar (SNOEIJS-LEIJONMALM & ANDRÉN 2017). Habitatbildande makrofyter så som ålgräs, *Zostera marina*, och blåstång, *Fucus vesiculosus*, fungerar som nyckelarter och har en central roll i hela Östersjöekosystemet (SNOEIJS-LEIJONMALM & ANDRÉN 2017). Marina makroalger och kärlväxter bildar basen i ett kustekosystem (KOHLENER & SCHNEIDER 2003). Som fastsittande, sessila, fotosyntetiserande organismer svarar de direkt på de abiotiska och biotiska faktorerna i vattenmiljön och representerar således känsliga bioindikatorer för dess förändringar (KOHLENER & SCHNEIDER 2003).

Undervattensvegetationen i norra Östersjön anses formas främst av abiotiska faktorer (KAUTSKY & VAN DER MAAREL 1990) men även biotiska interaktioner har visat sig vara viktiga för artsammansättningen (LOTZE et al. 2001; HERKUL et al. 2006; KORPINEN et al. 2008; ERIKSSON et al. 2009). I Östersjön bestäms fördelningen av makroalger huvudsakligen av salthalt som kan variera från ungefär 2 promille i Bottenviken till cirka 7 promille i Skärgårdshavet (BERGSTÖM & BERGSTRÖM 1999, RINNE et al. 2011, RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020). Lokalt bestäms artsammansättningen huvudsakligen av bottenstrukturer men även vågexponering och temperatur har en stor påverkan (KAUTSKY & VAN DER MAAREL 1990; KIIRIKKI 1996; BÄCK och RUUSKANEN 2000; ISAEUS 2004). Ljustillgänglighet, som är relaterat till djup och vattnets grumlighet, bestämmer det maximala djupet och djuputbredningen för undervattensvegetationen (ERIKSSON & BERGSTRÖM 2005). Sedimentation har också vistats påverka arters djuputbredning (ERIKSSON & BERGSTRÖM 2005). Exponering samt isskrapning är rådande fysiska störningar i Östersjön (SNOEIJS-LEIJONMALM & ANDRÉN 2017). Isen påverkar artsammansättningen på de grunda områdena genom att skrapa av arter och på så sätt skapa koloniserbara utrymmen för andra arter (KIIRIKKI 1996).

Eutrofieringen kategoriseras som ett av de allvarligaste hoten för artsamhället och artsmångfalden i de kustnära ekosystemen (LARSSON et al. 1985; ELMGREN 2001;

WORM & LOTZE 2006). Fotosyntetiserande arter kan endast leva i den eufotiska zonen, vilket är det område där det finns tillräckligt med ljus för att fotosyntesen ska kunna ske (KAUTSKY et al. 1986; TORN et al. 2006). Ljusförhållanden samt bottensubstrat är starkt påverkade av eutrofiering, till följd av den ökade växtplanktonproduktionen i vattenmassan (BONSDORFF et al. 1997; ERIKSSON & JOHANSSON 2003). Båda faktorerna påverkar också sammansättningen av marina makrofytsamhällen. En minskning i förekomsten av fleråriga arter och ökad förekomst av snabbväxande trådalger samt löst liggande algmattor som orsakar syrebrist har rapporterats (ERIKSSON et al. 1998; KOTTA et al. 2000, 2008; MIDDELBOE & SAND-JENSEN 2000; LEHVO & BÄCK 2001; TORN et al. 2006). Det har även uppmärksamats en förändring i artantal såväl som arters förekomst och abundans (MELZER 1999; MIDDELBOE & SAND-JENSEN 2000; SCHAUMBURG et al. 2004). Minskning i djuputbredning orsakad av eutrofiering har påvisats i norra Östersjön för *F. vesiculosus*, *Polysiphonia fucoides*, *Furcellaria lumbricalis* och *Rhodomela confervoides*, och har också beskrivits för rödalg- och *Sphacelaria*-bälten (KAUTSKY et al. 1986; TORN et al. 2006; ERIKSSON & BERGSTRÖM 2005; ROHDE et al. 2008; SNICKARS et al. 2014; RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020; EVELEEN MAARSE et al. 2020). Djuputbredning av makrofyter är således ett bra mått på vattenkvalitet (NATURVÅRDSVERKET 2003).

Förändringar i vattentemperatur, vattencirkulation och salinitet i samband med klimatförändringar förväntas ha konsekvenser för biologiska processer och biota i Östersjöområdet ((ERIKSSON et al. 2002; HELCOM 2007; BUCAS et al. 2007; CARDOSA et al. 2008). Klimatförändringen kommer med stor sannolikhet att påverka arter som lever i Östersjön, deras utbredning samt deras interaktioner (SALA et al. 2000; HELCOM 2007).

1.2 Målsättning och frågeställningar

Målet med avhandlingen var att beskriva den rumsliga och temporala variationen i undervattensvegetationen i norra Östersjön. Hur artsammansättningen, antalet arter, täckningsgraden och djuputbredningen av undervattensvegetationen förändrades under åren 2012, 2015 och 2020 i förhållande till olika miljöfaktorer (djup, temperatur,

Lisa Valkonen

salthalt, totalfosfor, bottenens lutning och vågexponering). Förutom de temporala förändringarna undersöktes variationer inom och mellan skärgårdszoner och variationen i djupfördelning av den habitatbildande nyckelarten *Fucus vesiculosus* (blåstång).

Hypotes 1: Artsamhället skiljer sig mellan åren.

Hypotesen utgår från att provtagningsårens artsammansättning skiljer sig från varandra med koppling till olika rådande miljöfaktorer.

För att testa hypotesen prövades följande frågeställningar:

1. Förekommer det skillnader i artsammansättning, antalet arter och täckningsgrad mellan åren?
2. Förekommer det skillnader på olika djup i artsammansättning, antalet arter och täckningsgrad mellan åren?
3. Vilken eller vilka är den eller de styrande miljöfaktorerna som reglerar artssammansättningen mellan åren?

Hypotes 2: Artsamhället skiljer sig mellan och inom skärgårdszoner mellan åren.

Hypotesen utgår från att skärgårdszonernas artsammansättning skiljer sig från varandra med koppling till placering samt olika rådande miljöfaktorer.

För att testa hypotesen prövades följande frågeställningar:

1. Förekommer det skillnader i artsammansättning, antalet arter och täckningsgrad mellan och inom skärgårdszoner mellan åren?
2. Förekommer det skillnader i artsammansättning, antalet arter och täckningsgrad mellan och inom lokaler mellan åren?

Hypotes 3: *F. vesiculosus* djuputbredning skiljer sig mellan åren.

Hypotesen utgår från att *F. vesiculosus* förekomst och djuputbredning skiljer sig mellan åren.

För att testa hypotesen prövades följande frågeställningar:

1. Förekommer det skillnader i *F. vesiculosus* djuputbredning mellan åren?
2. Förekommer det skillnader i *F. vesiculosus* djuputbredning inom och mellan skärgårdszoner mellan åren?

2 Material och metoder

2.1 Undersökningsområde

Undersökningsområdet utgjordes av sju lokaler placerade i ytter-, inner- och mellanskärgården i norra Östersjön inom Ålands kustvattenområde (fig. 1). Som fältstation fungerade Husö biologiska station.

Lokalerna var placerade så att de representerade olika delar av skärgården. I allmänhet ökar förhållandet mellan land och vatten samt öarnas storlek från ytter- till innerskärgården, medan vågexponering och djup oftast minskar (GRANÖ et al. 1999; EKEBOM et al. 2003). Närheten till fastlandet leder också till minskad salthalt och ökad landavrinning, temperatur och grumlighet. Dessa gradienter och snabbt föränderliga förhållanden påverkar fördelningen av flera arter, såsom makrofyter, ryggradslösa djur och fisk (KAUTSKY & KAUTSKY 1989, BONSDORFF et al. 1996, SNICKARS et al. 2009). Av undersökningslokalerna räknades två som innerskärgård, två som mellanskärgård och tre som ytterskärgård. Lokalerna Östra Lumparn och Stornäset är belägna i Ålands innerskärgård, Rysshholm och Gomholm hör till mellanskärgården och Torsholma, Södra revet och Langboskär hör till ytterskärgården.



Figur 1. Karta över Ålands kustvattenområde och de sju provtagningslokalerna, Gomholm, Stornäset, Torsholma, Östra Lumparn, Ryssholm, Södra revet och Langboskär. Husö biologiska station och Mariehamn är utmärkta med asterisker.

2.2 Insamling av data

2.2.1 Makrofytdata

Vegetationsinventeringarna från 2012 och 2015 var framställt av Holgersson (2012) och Saarinen (2015). Datat framställt 2020 använde samma metoder som i de två tidigare studierna. Undervattenskarteringarna utfördes under månaderna juli-september.

2.2.2 Kartering av undervattensmiljön

I likhet med tidigare studier utfördes undervattenskarteringarna från mitten av juli till september för att minimera säsongsvariationen i artsamhället. Insamling av data utfördes på sju lokaler inom olika skärgårdzoner i Ålands skärgård. GPS-koordinater, fotografier och beskrivningar från tidigare besök användes för att lokalisera lokalerna.

Karteringen följde samma metodik som används tidigare år. Transektlinan var 50 meter lång och placerades från vattenbrynet ut från land på samma plats och i samma kompassriktning som tidigare år. Riktningen i grader samt lokalens namn och koordinater, maximala djup och dyktid skrevs ner. Även väderförhållanden, datum, övriga kommentarer samt siktdjupet noterades.

Karteringen utfördes längs med transektlinan och vid 15 på förhand slumpmässigt utvalda avstånd från stranden placerades en karteringsruta (fig. 2). Själva karteringen utfördes inom en 50 x 50 cm stor ruta. Inom rutan bedömdes och skrevs ner de observerade arterna (bilaga 1), deras procentuella täckningsgrader, bottentypen och dess täckningsgrad, djupet, avstånd längs transekten och grad av sedimentation på växtligheten. Av arter som inte kunde artbestämmas i fält togs sampel för senare analys med mikroskop och artbestämningslitteratur på stationen (TOLSOY & ÖSTERLUND 2003; MOSSBERG & STENBERG 2003; SCHUBERT & BLINDOW

2004; HÆGGSTRÖM & HÆGGSTRÖM 2008; VIITASALO et al. 2017). *F. vesiculosus* djuputbredning och speciellt dess maximala djup noterades, både utanför transektlinan och efter transekten ifall det var nödvändigt.



Figur 2. Kartering av undervattensmiljön. På bilden syns transektlinan och karteringsrutan. Bild: Walter Vuori.

2.2.3 Miljödata

Miljödatat från områdena som studerades i denna avhandling erhöles från Ålands landskapsregering. Miljövariablerna som användes var totalfosfor ($\mu\text{mol/l}$), salinitet (‰), temperatur ($^{\circ}\text{C}$), exponeringsgrad och strandlinjens lutning, som räknades ut med hjälp av data från transäktlinjerna (bottens lutning = $((\text{djupaste punkt} - \text{grundaste punkt}) / (\text{längsta avståndet från stranden} - \text{närmaste avståndet från stranden}))$). Vågexponeringsvärden extraherades från ett vågexponeringsindex som täckte Finlands territorialvatten, beräknat med hjälp av SWM (Simplified wave model) (ISAEUS 2004).

2.3 Statistiska analyser

Med hjälp av en DCA-analys (Detrended Correspondence Analysis) i PAST delades det biologiska datat in i hård- och mjukbottenarter (bilaga 2). Analysen ordnar arter längs miljögradienter och delar in arterna enligt egenskaper, det vill säga närliggande arter har liknande egenskaper.

Bray Curtis olikhets-matris användes för att kvantifiera skillnaderna i artsamhällen mellan olika lokaler, skärgårdszoner och djup. Utifrån matrisen utfördes en multivariata analyser (PERMANOVA) i PRIMER (CLARKE & GORLEY 2015) för att analysera ifall det förekom skillnader och likheter i artsamhället med år, skärgårdszon, lokal och djup som fixerade faktorer. Eftersom PERMANOVA-analysen är känslig för skillnader i multivariat spridning, kontrollerades spridningens signifikans med en PERMDISP-analys. En SIMPER-analys utfördes för att få fram vilka arter som bäst förklarade variationerna mellan åren. Förutom multivariata analyser jämfördes förändringar i antal arter och artsamhällets täckningsgrad mellan åren med stapeldiagram.

För att undersöka hur miljöfaktorerna bidrog till skillnader i artsamhällena, utfördes en RELATE och en BIOENV-analys. Analyserna beräknar den optimala kombinationen av miljöfaktorer som kan beskriva variation mellan provtagningsåren. Miljödatat log-transformerades, normaliserades och likhetsmatriset var av typ Euclidean distance. Det biologiska datat kvadratrottransformerades och likhetsmatriser var av typ Bray-Curtis och alla analyser baserades på 999 permutationer.

Analyserna för normaldistribution och homogenitet, samt variansanalyserna för *F. vesiculosus* djuputbredning utfördes i R version 3.6.2 (Rstudio Team 2019). För att undersöka skillnader i blåstångens djuputbredning mellan åren analyserades data med envägs-variansanalys (ANOVA).

3 Resultat

3.1 Hydrografi

De hydrografiska parametrarna varierade inte speciellt mycket mellan lokalerna, förutom exponeringsgraden som förväntat var olika för lokalerna (tab. 1). Det hade inte skett någon drastisk förändring mellan åren i någon parameter utan de hydrografiska parametrarna har hållits relativt stabila mellan åren. Den enda miljöfaktorn som visar förändring med åren var totalfosfor, som har ökat i inner- och mellanskärgården. I ytterskärgården har totalfosfor ökat sedan 2015 på två lokaler och minskat på en.

Tabell 1. Bottnens lutning, exponeringsgrad, totalfosfor, salinitet och temperatur uppmätt på lokalerna år 2020, 2015 och 2012. Bottnens lutning och exponeringsgrad är konstanta variabler d.v.s. hålls det samma oberoende tid.

Skärgårdszon		2012	2015	2020
Inner - skärgård	Östra Lumparn			
	Bottnens lutning	0,1		
	Exponering	23637		
	Totalfosfor	13,7	15,3	17,3
	Salinitet	5,6	5,5	5,6
	Temperatur	16,6	16,6	17,6
	Stornäset			
	Bottnens lutning	0,1		
	Exponering	7838		
	Totalfosfor	16,7	16,0	18,0
	Salinitet	5,7	5,6	5,9
	Temperatur	17,2	17,7	18,8
Mellan - skärgård	Ryssholm			
	Bottnens lutning	0,2		
	Exponering	3919		
	Totalfosfor	24,7	19,0	19,7
	Salinitet	6,3	6,1	6,0
	Temperatur	18,6	18,5	18,9
	Gomholm			
	Bottnens lutning	0,1		
	Exponering	32194		
	Totalfosfor	18,0	16,0	19,3
	Salinitet	6,4	6,1	6,1
	Temperatur	17,0	16,5	17,2
Ytter - skärgård	Torsholma			
	Bottnens lutning	0,2		
	Exponering	93044		
	Totalfosfor	13,3	15,3	13,7
	Salinitet	5,9	5,7	5,7
	Temperatur	18,0	18,4	18,6
	Södra revet			
	Bottnens lutning	0,2		
	Exponering	52004		
	Totalfosfor	16,0	13,7	16,3
	Salinitet	6,1	5,8	5,7
	Temperatur	16,7	16,7	17,5
	Langboskär			
	Bottnens lutning	0,0		
	Exponering	15927		
	Totalfosfor	16,0	19,0	16,0
	Salinitet	5,7	5,6	5,7
	Temperatur	18,6	19,1	19,0

3.2 Temporala skillnader i makrofyt-samhällets artsammansättning och abundans

Det fanns en signifikant skillnad i artsammansättning mellan åren ($p < 0,05$) (tab. 2). Endast för mjukbottensamhället mellan år 2020 och 2015 uppvisades inga signifikanta variationer. Mjukbottensamhället var därför mer likartat mellan åren än hårbottensamhället, vilket också återspeglas i likheterna mellan och inom respektive samhälle. Det fanns en signifikant skillnad i spridning för hårbottensamhället mellan 2015 och 2020 samt 2012 och 2015. Mjukbottensamhället skilde sig inte signifikant i spridning.

Resultaten från SIMPER-analysen visar att det för hårbottensamhället var *Ectocarpus siliculosus* som orsakade största skillnaden mellan år 2012 och 2015. Hårbottenarten *Cladophora glomerata* orsakade största skillnaden mellan åren 2015 och 2020 samt mellan åren 2012 och 2020. För mjukbottensamhället var det *Stuckenia pectinata* och *Potamogeton perfoliatus* som var de arter som bidrog till största skillnaden mellan åren (tab. 2).

Tabell 2. Resultaten från SIMPER-analysen, PERMANOVA- analysen samt PERMDISP-analysen för skillnader mellan åren 2012, 2015 och 2020, skilt för hård- och mjukbottensamhällena. De signifikanta värdena är svärtade.

Hårbottensamhället										
SIMPER							PERMANOVA		PERMDISP	
Grupp 1	Grupp 2	Olikheten mellan grupper	Likheten inom grupp 1	Likheten inom grupp 2	Arter	Medel-olikhet	t-värde	p-värde	t-värde	p-värde
2012	2015	80,02	27,76	18,91	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	12,11	2,3358	0,001	3,22	0,01
					<i>Hildenbrandia rubra</i>	11,08				
					<i>Pylaiella littoralis</i>	9,9				
2015	2020	83,75	18,91	27,26	<i>Cladophora glomerata</i>	15,71	3,2974	0,001	2,81	0,01
					<i>Fucus vesiculosus</i>	11,79				
					<i>Hildenbrandia rubra</i>	10,97				
2020	2012	81,63	27,26	27,76	<i>Cladophora glomerata</i>	13,91	4,1019	0,001	0,11	0,92
					<i>Ectocarpus siliculosus</i>	12,57				
					<i>Pylaiella littoralis</i>	9,96				
Mjukbottensamhället										
SIMPER							PERMANOVA		PERMDISP	
Grupp 1	Grupp 2	Olikheten mellan grupper	Likheten inom grupp 1	Likheten inom grupp 2	Arter	Medel-olikhet	t-värde	p-värde	t-värde	p-värde
2012	2015	77,01	28,85	26,37	<i>Stuckenia pectinata</i>	24,91	2,0612	0,009	0,8332	0,481
					<i>Potamogeton perfoliatus</i>	20,71				
					<i>Zostera marina</i>	9,18				
2015	2020	72,43	26,37	33,47	<i>Stuckenia pectinata</i>	24,67	1,5101	0,071	1,9659	0,09
					<i>Potamogeton perfoliatus</i>	16,98				
					<i>Ruppia maritima</i>	10,63				
2020	2012	72,23	33,47	28,85	<i>Stuckenia pectinata</i>	27,06	1,8835	0,007	0,9747	0,429
					<i>Potamogeton perfoliatus</i>	18,22				
					<i>Zostera marina</i>	9,72				

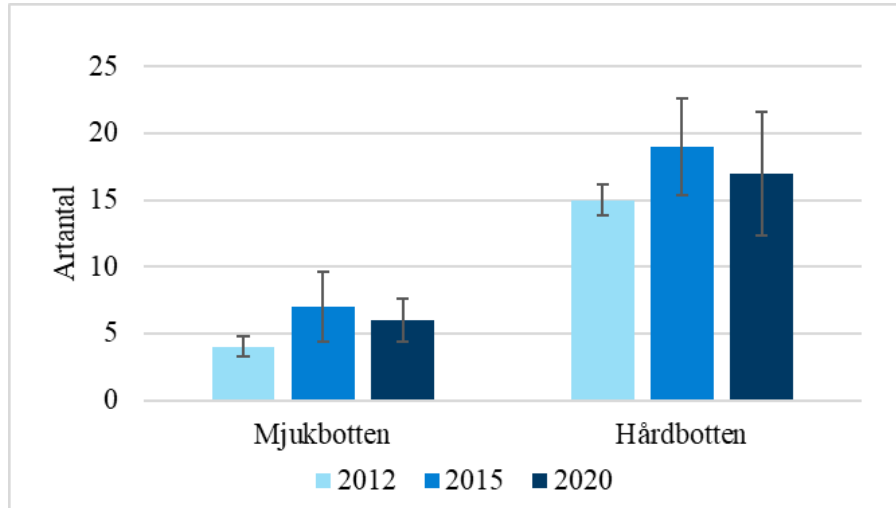
Då man analyserade vilka arter som bidrog mest till variationer i samhället inom åren, var det år 2012 för hårbottenssamhälle *E. siliculosus*, *Pyrella littoralis* och *F. vesiculosus*. År 2015 var det arterna *Hildenbrandia rubra*, *P. littoralis* och *F. vesiculosus* som bidrog mest till variationer på hårbotten. År 2020 var det *C. glomerata*, *F. vesiculosus* samt *P. littoralis* (tab. 3). *S. pectinata* bidrog till variationer på mjukbotten, speciellt år 2012 och 2020. *P. perfoliatus* var också en art som bidrog till variationer inom åren. *S. pectinata* var arten som bidrog till största skillnaderna i mjukbottenssamhället år 2020 och 2012 medan *P. perfoliatus* bidrog till största skillnaderna år 2015 (tab.3).

Artsamhället och artsammansättningen har förändrats genom åren. Vissa arter har försvunnit helt och andra har kommit i deras ställe (bilaga 1). Arter som *Zostera marina* och *Rhodomela confervoides* har inte noterats på lokalerna sedan 2012 medan arterna *Ruppia maritima*, *Zanichellia palustris*, *Cladophora fracta*, *Cara aspera*, *Dictyosiphon foeniculaceus* och *Pseudolithoderma sp.* kom till i artsammansättningen 2015. År 2020 noterades en art som inte tidigare observerats på lokalerna, nämligen *Ulva prolifera*, medan fyra arter *Ranunculus baudotii*, *Ulva linza*, *Spirogyra sp.* och *Battersia arctica* inte längre var en del av artsammansättningen. I hårbottenssamhället har *C. glomerata* blivit vanligare sedan 2012 medan *E. siliculosus* och *P. littoralis* minskat med åren. Det har också skett en tydlig förändring i rödalgsförekomst, då rödalgerna minskat i täckningsgrad sedan 2012 till år 2020. Mjukbottenarten *S. pectinata* utgjorde en större procent av hela artsamhället år 2020 men arten har i sig minskat i täckningsgrad sedan 2012. *Z. marina* har inte observerats alls efter 2012 och utgör därför en art som bidrar till skillnaderna mellan åren.

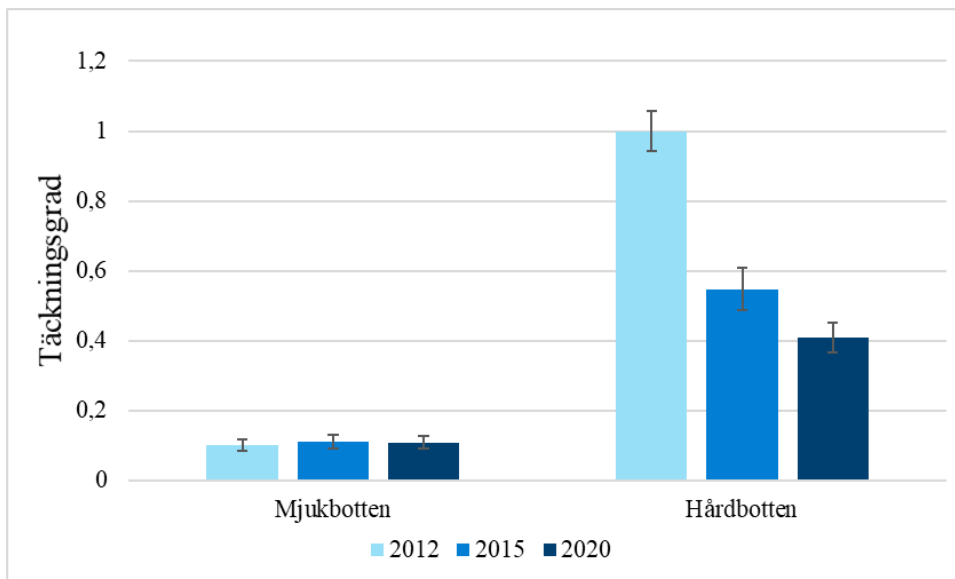
Tabell 3. Resultaten från SIMPER–analysen skilt för hård– och mjukbottenssamhället.

Hårdbottenssamhället							
SIMPER							
År	Arter	Medel abundans	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %	Cum.%	Medel likhet/år
2012	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	3,38	7,89	0,53	28,4	28,4	27,76
	<i>Pylaiella littoralis</i>	2,73	6,59	0,63	23,74	52,14	
	<i>Fucus vesiculosus</i>	2,11	2,95	0,42	10,64	62,78	
2015	<i>Hildenbrandia rubra</i>	2,65	5,35	0,49	28,3	28,3	18,91
	<i>Pylaiella littoralis</i>	2,23	4,44	0,45	23,47	51,78	
	<i>Fucus vesiculosus</i>	2,2	2,88	0,34	15,25	67,03	
2020	<i>Cladophora glomerata</i>	3,43	16,39	0,74	60,11	60,11	27,26
	<i>Fucus vesiculosus</i>	2,02	5,43	0,48	19,92	80,04	
	<i>Pylaiella littoralis</i>	1,39	2,72	0,37	9,99	90,02	
Mjukbottenssamhället							
SIMPER							
År	Arter	Medel abundans	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %	Cum.%	Medel likhet/år
2012	<i>Stuckenia pectinata</i>	2,37	18,03	0,65	62,49	62,49	28,85
	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,67	7,78	0,41	26,98	89,47	
	<i>Zostera marina</i>	1,3	2,94	0,25	10,18	99,66	
2015	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,81	14,62	0,61	55,44	55,44	26,37
	<i>Stuckenia pectinata</i>	1,75	7,57	0,36	28,69	84,13	
	<i>Ruppia maritima</i>	1,01	1,7	0,17	6,44	90,58	
2020	<i>Stuckenia pectinata</i>	2,87	22,32	0,9	66,69	66,69	33,47
	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,16	7,97	0,48	23,81	90,5	

Det observerades en förändring i artantal mellan åren, med liknande mönster på hård- och mjukbotten (fig. 4). Artantalet ökade med några arter från år 2012 till 2015 men hade sjunkit med några mellan år 2015 och 2020. Den totala täckningsgraden skiljer sig också mycket mellan åren (fig. 5). Täckningsgraden har sjunkit från år 2012 till 2015 samt från 2015 till 2020. Mellan åren 2012 och 2020 hade täckningsgraden sjunkit med över hälften.



Figur 4. Artantal på hård- och mjukbotten mellan åren 2012, 2015 och 2020. Standardavvikelsen (SD) är representerad med felstaplar.



Figur 5. Täckningsgrad på hård- och mjukbotten mellan åren 2012, 2015 och 2020. Standardavvikelsen (SD) är representerad med felstaplar och skalan är normaliserad efter högsta förekommande värdet.

3.2.1 Variationer i artsamhällets djuputbredning

Det fanns en signifikant skillnad i hårdbottensamhället i alla djupintervall mellan de flesta provtagningsåren (tab. 4). De artsamhällen som hållits mera stabila och därmed inte visar en signifikant skillnad i PERMANOVA-analysen är djupintervall 0–1 mellan åren 2012 och 2015, samt mjukbottensamhället på djupintervall 1–4 mellan

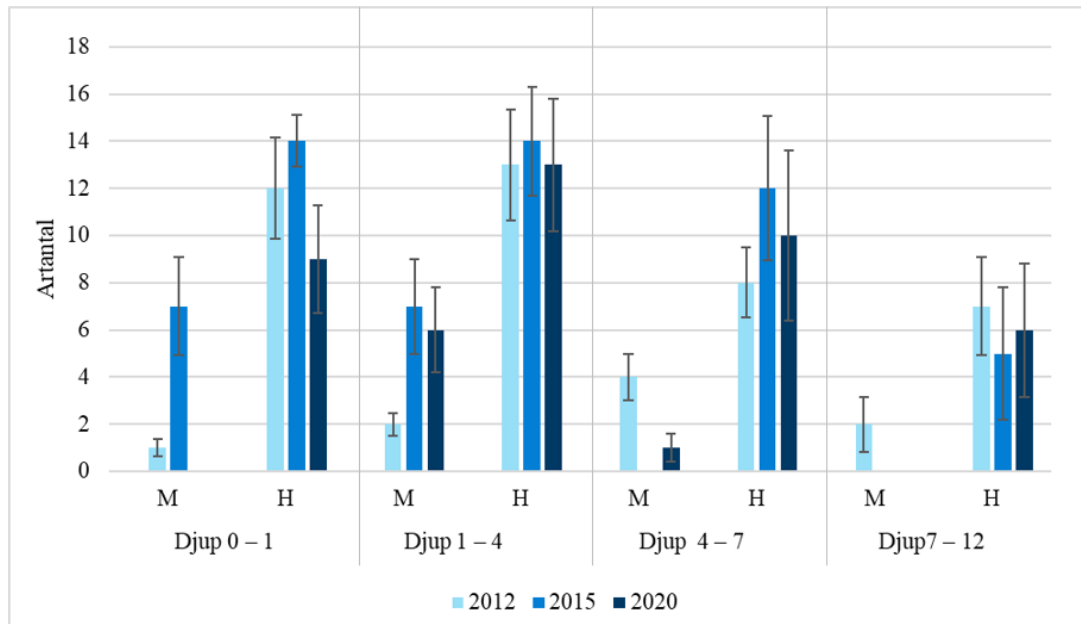
åren 2012 och 2015. För hårbottensamhället på djupintervall 4–7 mellan åren 2012 och 2015 noterades heller ingen signifikant skillnad i artsammansättning. På det djupaste djupintervallet 7–12 meters djup har det inte skett en signifikant förändring mellan åren 2015 och 2020.

Tabell 4. Tabell över PERMANOVA-resultaten för skillnaderna i artsamhället mellan åren på olika djupintervall (0–1 m, 1–4 m, 4–7 m och 7–12 m). Artsamhället är indelat i hård- och mjukbottensamhälle. De signifikanta värdena (<0,05) är svärtade.

PERMANOVA				
Hårbottensamhället			Mjukbottensamhället	
Grupper	t-värde	p-värde	t-värde	p-värde
Djup 0-1 (2012, 2015)	1,3667	0,088	1,2801	0,135
Djup 0-1 (2015, 2020)	2,0215	0,002	1,5408	0,039
Djup 0-1 (2020, 2012)	2,1187	0,009	1,9968	0,027
Djup 1-4 (2012, 2015)	2,8229	0,001	1,436	0,078
Djup 1-4 (2015, 2020)	3,3794	0,001	2,3371	0,001
Djup 1-4 (2020, 2012)	4,3342	0,001	1,6573	0,028
Djup 4-7 (2012, 2015)	1,4631	0,079	NA	NA
Djup 4-7 (2015, 2020)	1,6933	0,025	NA	NA
Djup 4-7 (2020, 2012)	1,9271	0,017	NA	NA
Djup 7-12 (2012, 2015)	2,0419	0,002	NA	NA
Djup 7-12 (2015, 2020)	1,3564	0,102	NA	NA
Djup 7-12 (2020, 2012)	1,7278	0,021	1,1779	0,374

En jämförelse av antal arter per år inom de olika djupintervallen visade att det skett en drastisk förändring i artantal speciellt för mjukbottensamhället (fig. 5). En minskning i artantal från 2012 eller 2015 till 2020 har skett på alla djup på både hård- och mjukbotten. Det övergripande mönstret var en gradvis ökning av artantal från år 2012 till 2015 och sedan en minskning av artantal mellan 2015 och 2020 på djupintervallen 0–1, 1–4 och 4–7. Största förändringen har skett på 0–1 meters djup och 7–12 meters djup. På 0–1 meters djup har mjukbottenarterna ökat från en art år 2012 till i medeltal 7 arter 2015 till att det år 2020 inte observerades en enda mjukbottenart, också en minskning i antal hårbottenarter inom intervallet har skett. På 7–12 meters djup har det inte observerats en mjukbottenart sedan 2012 dock har det skett en lite återhämtning för hårbottenarter från 2015 till 2020. Hårbottensamhället på det

djupaste djupintervallet 7–12 meters djup visade ett motsatt mönster med lägst artantal 2015 också mjukbottensamhället på 4–7 och 7–12 meters djup avvek från mönstret. För mjukbottensamhället observerades inga arter på 4–7 meters djup år 2015 och 7–12 meters djup saknar också mjukbottenarter år 2015 och 2020.



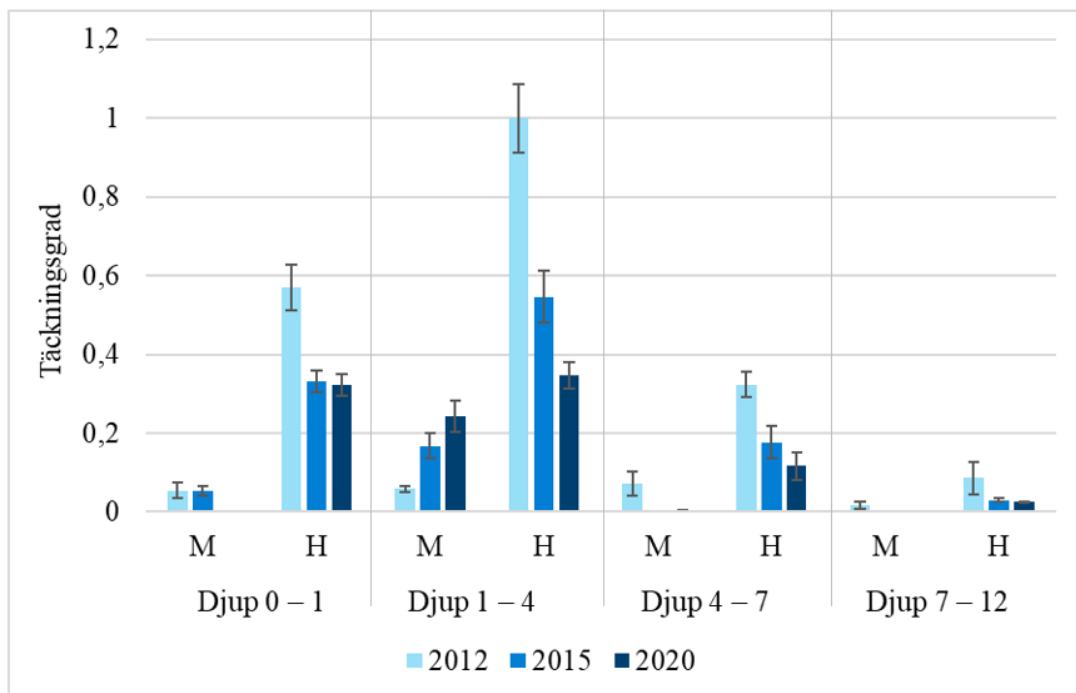
Figur 5. Förändring i artantal indelat i mjukbotten (M) och hårbotten (H) för år 2012, 2015 och 2020 för djupintervall (m) 0–1, 1–4, 4–7 och 7–12. Felstaplarna representerar standardavvikelsen.

Arter som förskjutits mot grundare djup var mjukbottenarterna *S. pectinata* och *P. perfoliatus* samt hårbottenarten *F. vesiculosus*. År 2012 observerades *S. pectinata* på det djupaste djupintervallet 7–12 meters djup och på 4–7 meters djup men har sedan dess förflyttats närmare strandlinjen till 0–1 och 1–4 meters djup. *P. perfoliatus* noterades med relativt hög täckningsgrad på 4–7 meters djup 2012, men saknades 2015 på detta djupintervall. År 2020 noterades arten med mycket låg täckningsgrad på djupintervallet.

Förutom förändringar mjukbottensamhället fanns det också en makroalg som växer på hårt substrat som uppvisar en förändring i djuputbredning. Den nedre djupgränsen för

F. vesiculosus har flyttats från djupintervall 7–12, där arten observerades längs transektlinjen 2012, till djupintervall 4–7 meters djup år 2020.

Det har också skett en förändring i täckningsgrad på de olika djupintervallen mellan åren (fig. 6). På alla intervall har det skett en minskning i täckningsgrad, förutom på mjukbotten på 1–4 meters djup där det skett en ökning med åren. Till skillnad från hårbottensamhället har det för mjukbottenarterna inte skett en lika tydlig minskning i täckningsgrad. På djup 0–1 meter har hårbottenarternas täckningsgrad minskat med nästan hälften sen 2012, men mellan 2015 och 2020 har täckningen inte förändrats. En stor förändring har dock skett på 1–4 meter och 4–7 meters djup. Hårbottensamhällets täckningsgrad har minskat från 2012 till 2015 med närmare hälften och en vidare försämring har skett mellan 2015 och 2020. För hårbottenarter på djup 7–12 meter kunde det också observeras en minskning i täckningsgrad från 2012.



Figur 6. Artsamhällets täckningsgrad indelat i mjukbotten (M) och hårbotten (H) för år 2012, 2015 och 2020 för djupintervall (m) 0–1, 1–4, 4–7 och 7–12. Täckningsgraden är normaliserad efter det högsta förekommande värdet.

3.2.2 Miljöfaktorernas påverkan på artsamhället

Resultaten från RELATE-analysen visar att (Rho) för hårbottensamhället var 0,16 och för mjukbotten 0,3, vilket visar på en låg likhet mellan det biologiska- och miljödatat. Signifikansen var dock 0,1% för både hård- och mjukbotten (mycket mindre än 5%), vilket är ett signifikant resultat. Resultaten från RELATE-analysen stärks av en BIOENV-analys som också visar att korrelationerna mellan miljövariabler var relativt låga, för hårbotten 0,19 och mindre, och för mjukbotten 0,32 och mindre. BIOENV-analysen gav också ett signifikant resultat för båda botten typerna (Rho = 0,1%). Den bästa korrelationen på hårbotten utgjordes av totalfosfor, salinitet och djup och för mjukbotten var bästa korrelationen bottenens lutning, totalfosfor och djup (tab. 5).

Tabell 5. BEST (BIO-ENV) resultat från PRIMER som visar vilka miljövariabler (upp till en kombination på 5 variabler) som bäst förklarar korrelationen mellan miljövariablerna och artsammansättningen.

Mjukbotten		
Antal variabler	Korrelation	Urval
3	0,319	Lutning; Tot-fosfor; Djup
4	0,314	Lutning; Tot-fosfor; Temperatur; Djup
5	0,307	Lutning; Exponering; Tot-fosfor; Temperatur; Djup
4	0,302	Exponering; Tot-fosfor; Temperatur; Djup
5	0,299	Lutning; Tot-fosfor; Salinitet; Temperatur; Djup
4	0,297	Lutning; Exponering; Tot-fosfor; Djup
2	0,296	Tot-fosfor; Djup
3	0,296	Exponering; Temperatur; Djup
3	0,294	Lutning; Temperatur; Djup
4	0,293	Lutning; Exponering; Temperatur; Djup
Hårbotten		
Antal variabler	Korrelation	Urval
3	0,189	Tot-fosfor; Salinitet; Djup
4	0,184	Lutning; Tot-fosfor; Salinitet; Djup
2	0,183	Exponering; Djup
5	0,179	Lutning; Tot-fosfor; Salinitet; Temperatur; Djup
4	0,179	Exponering; Salinitet; Temperatur; Djup
4	0,172	Exponering; Tot-fosfor; Salinitet; Djup
3	0,169	Lutning; Salinitet; Djup
5	0,167	Exponering; Tot-fosfor; Salinitet; Temperatur; Djup
2	0,167	Salinitet; Djup
4	0,166	Lutning; Salinitet; Temperatur; Djup

3.3 Skillnader mellan och inom skärgårdszonerna

Det förekom skillnader i artsamhället mellan och inom skärgårdszonerna mellan åren (tab. 6). Artsamhället skilde sig signifikant i innerskärgården på både hård- och mjukbotten. I mellanskärgården skilde sig hårbottensamhället signifikant mellan åren medan mjukbotten inte uppvisade signifikanta variationer. Ytterskärgårdens artsamhälle skiljer sig signifikant mellan alla år förutom på mjukbotten mellan 2012 och 2015.

Tabell 6. Tabell över PERMANOVA-resultaten för skillnaderna i artsamhället inom och mellan skärgårdszoner mellan år. Artsamhället är indelat i hård- och mjukbottensamhälle. De signifikanta värdena ($<0,05$) är svärtade.

PERMANOVA-analys					
Hårbottensamhället				Mjukbottensamhället	
Zon	År	t-värde	p-värde	t-värde	p-värde
Inner-skärgård	2012, 2015	2,2288	0,002	1,6204	0,026
	2015, 2020	3,3502	0,001	2,42	0,003
	2020, 2012	4,6013	0,001	2,2248	0,003
Mellan-skärgård	2012, 2015	2,2388	0,001	1,1531	0,376
	2015, 2020	1,4873	0,057	1,1509	0,267
	2020, 2012	2,4603	0,001	1,234	0,216
Ytter-skärgård	2012, 2015	2,3794	0,001	1,2128	0,212
	2015, 2020	2,428	0,001	1,9034	0,005
	2020, 2012	2,9798	0,001	1,544	0,042

Då man analysera lokalerna skilt uppvisade innerskärgårdslokalerna Stornäset och Östra Lumparn statistiskt signifikanta skillnader i hårbottensamhället. Östra Lumparn uppvisade också signifikanta skillnader i mjukbottensamhället mellan åren medan Stornäset endast visade signifikanta skillnader mellan åren 2012 och 2015 (tab. 7).

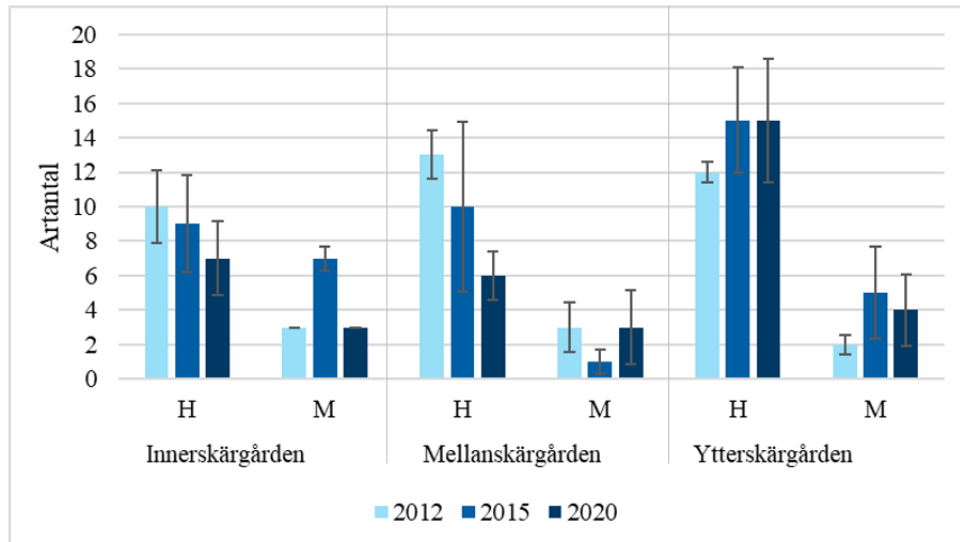
För hårbottensamhället i mellanskärgårdslokalerna var det endast lokalen Gomholm mellan år 2012 och 2015 samt mellan år 2012 och 2020 som visade signifikanta skillnader. I mjukbottensamhället observerades endast signifikanta skillnader för Gomholm mellan åren 2012 och 2020. Rysshholm var den enda lokalen som inte visade några statistiskt signifikanta skillnader mellan åren. Det noterades inte heller några mjukbottenarter på Rysshholm år 2020 så analyserna med data från 2020 gick inte att utföras (NA).

För ytterskärgårdslokalerna Torsholma, Langboskär och Södra Revet var det endast Torsholma mellan åren 2012 och 2015 som inte visade en signifikant skillnad i hårbottensamhället. Vid Torsholma noterades inga mjukbottenarter år 2020 så ingen jämförelse gick att utföras mellan 2012 och 2020 samt 2015 och 2020. För ytterskärgårdens mjukbottensamhälle visade analysen för Langboskär signifikanta skillnader mellan 2012 och 2020 samt mellan 2015 och 2020. Eftersom lokalen Södra revet helt saknade mjukbotten utfördes ingen analys. Hårbottensamhället hade större skillnader än mjukbotten, det vill säga, mjukbottensamhället har hållit sig mera stabilt mellan åren, då man jämför med hårbottensamhället.

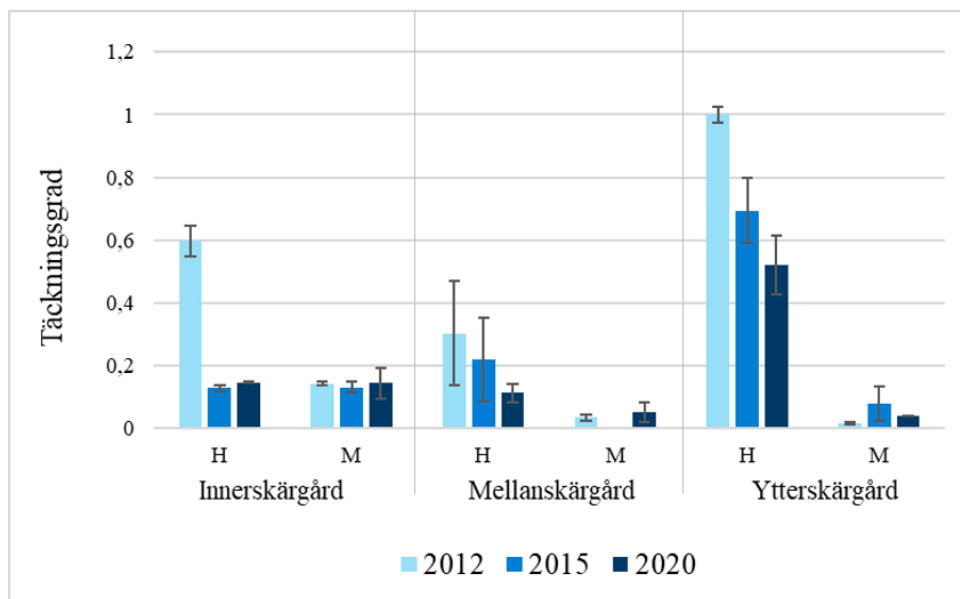
Tabell 7. Tabell över PERMANOVA-resultaten för skillnaderna i artsamhället inom och mellan lokalerna mellan år. Artsamhället är indelat i hård- och mjukbottensamhälle. De signifikanta värdena (<0,05) är svärtade.

PERMANOVA-analys			Hårdbottensamhället		Mjukbottensamhället	
Zon	Lokal	År	t-värde	p-värde	t-värde	p-värde
Inner-skärgård	Stornäset	2012, 2015	2,6685	0,002	2,0188	0,025
		2015, 2020	3,5469	0,004	1,6919	0,063
		2020, 2012	2,0336	0,004	1,7198	0,066
	Östra Lumparn	2012, 2015	2,9118	0,001	1,8879	0,004
		2015, 2020	3,3577	0,001	2,2983	0,003
		2020, 2012	4,8805	0,001	3,8871	0,001
Mellan-skärgård	Gomholm	2012, 2015	2,28	0,002	2,3308	0,116
		2015, 2020	1,2795	0,164	1,4371	0,232
		2020, 2012	2,6918	0,001	1,843	0,016
	Ryssholm	2012, 2015	1,372	0,149	0,96131	0,517
		2015, 2020	3,6559	0,248	NA	NA
		2020, 2012	1,5905	0,059	NA	NA
Ytter-skärgård	Torsholma	2012, 2015	1,315	0,144	1,0933	0,402
		2015, 2020	1,9155	0,013	NA	NA
		2020, 2012	2,272	0,008	NA	NA
	Langboskär	2012, 2015	3,7062	0,001	1,1215	0,204
		2015, 2020	2,9072	0,001	2,462	0,001
		2020, 2012	4,2635	0,001	2,0905	0,01
	Södra revet	2012, 2015	2,0001	0,004	NA	NA
		2015, 2020	2,2612	0,001	NA	NA
		2020, 2012	2,5028	0,001	NA	NA

En variation i artantal mellan åren observerades i alla skärgårdszoner (fig. 7). Det har skett en större förändring i inner- o mellan- än i ytterskärgården. I ytterskärgården har artantalet inte förändrats betydande, på hårbotten har artantalet hållits det samma mellan år 2015 och 2020. Det har också skett en minskning i hårbottensamhällets täckningsgrad i alla skärgårdszoner mellan 2012 och 2020 (fig. 8). Största minskningen i täckningsgrad har skett på hårbotten i innerskärgården om man jämför förändringen mellan 2020 med 2012.



Figur 7. Förändring i artantal indelat i mjukbotten (M) och hårbotten (H) för år 2012, 2015 och 2020 för skärgårdszonerna. Felstaplarna representerar standardavvikelsen.



Figur 8. Förändring i täckningsgrad indelat i mjukbotten (M) och hårbotten (H) för år 2012, 2015 och 2020 för skärgårdszonerna. Skalan är normaliserad efter högsta förekommande värdet. Felstaplarna representerar standardavvikelsen.

I innerskärgården var det på mjukbotten *P. perfoliatus* och *S. pectinata* som orsakade största skillnaden inom zonen, medan det på hårbotten var *C. glomerata*, *E. siliculosus* och *P. littoralis* som bidrog till största skillnaden. I mellanskärgården var

det arterna *S. pectinata* och *P. perfoliatus* på mjukbotten och på hårbotten var det *F. vesiculosus*, *E. siliculosus* och *P. littoralis* som orsakade variation inom zonen. I ytterskärgården på mjukbotten var det *S. pectinata* som bidrog mest till variation men också *Tolypella nidifica* och *Z. palustris* bidrog till variation inom zonen (tab. 8). För hårbottensamhället i ytterskärgården var det *P. littoralis*, *H. rubra* och *F. vesiculosus* som bidrog till skillnaderna inom zonen.

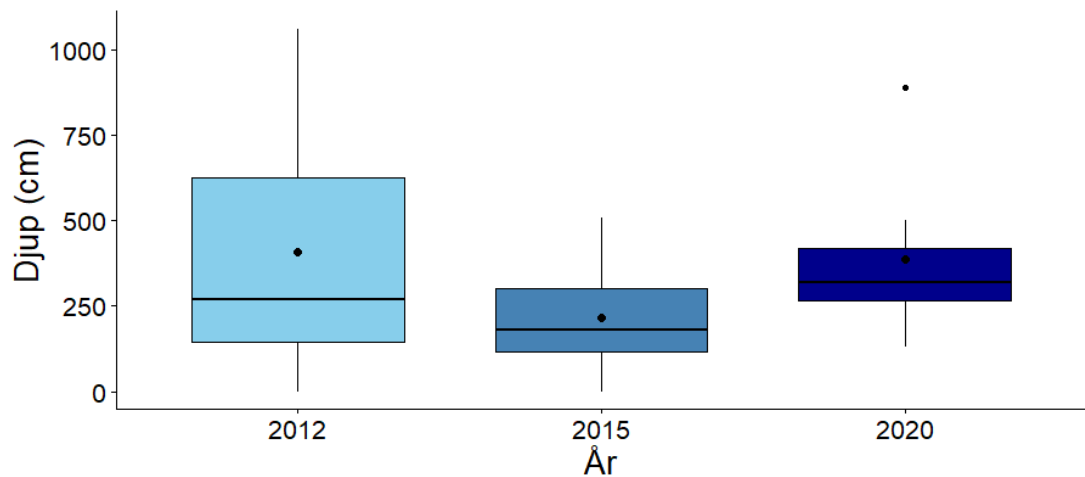
Likheten i artsamhället på mjukbotten var högre i inner- och mellanskärgården än i ytterskärgården. Hårbottensamhället hade högre likhet i inner- och mellanskärgårdszonerna och högsta likheten var i mellanskärgårdszonen. Dock var likheten inom skärgårdszonerna på både hård- och mjukbotten relativt låg (21,21 – 36,82 %) (tab. 8).

Tabell 8. Resultat från SIMPER-analysen för inner- (I), mellan- (M) och ytterskärgården (Y) indelat i mjuk – och hårbotten.

Mjukbotten							
Zon	Arter	Medel abundans	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %	Cum.%	Medel likhet/zon
I	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	2,06	15,8	0,72	48,29	48,29	32,72
	<i>Stuckenia pectinata</i>	2,53	14,4	0,64	44,01	92,3	
M	<i>Stuckenia pectinata</i>	2,41	22,06	0,74	59,92	59,92	36,82
	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	1,61	13,19	0,56	35,83	95,74	
Y	<i>Stuckenia pectinata</i>	2,1	14,51	0,55	64,99	64,99	22,33
	<i>Tolypella nidifica</i>	0,94	4,79	0,34	21,44	86,43	
	<i>Zanichellia palustris</i>	0,74	1,94	0,22	8,67	95,1	
Hårbotten							
Zon	Arter	Medel abundans	Medel likhet	Likhet/SD	Bidragande %	Cum.%	Medel likhet/zon
I	<i>Cladophora glomerata</i>	3,24	12	0,57	49,38	49,38	24,31
	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	3,02	7,28	0,38	29,93	79,31	
	<i>Pylaiella littoralis</i>	1,69	2,99	0,35	12,31	91,62	
M	<i>Fucus vesiculosus</i>	2,81	7,33	0,57	34,56	34,56	21,21
	<i>Cladophora glomerata</i>	1,84	4,12	0,33	19,42	53,98	
	<i>Ceramium tenuicorne</i>	1,64	3,28	0,33	15,44	69,42	
Y	<i>Pylaiella littoralis</i>	2,83	7,24	0,69	28,79	28,79	25,14
	<i>Hildenbrandia rubra</i>	2,9	4,61	0,43	18,32	47,11	
	<i>Fucus vesiculosus</i>	2,42	4,25	0,47	16,89	64	

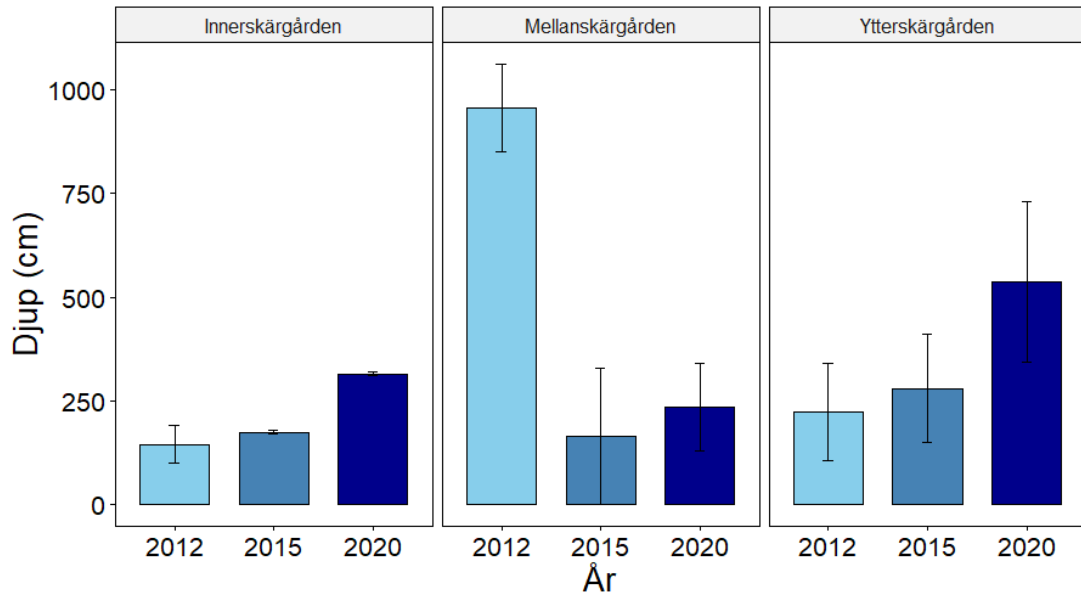
3.4 Rumsliga och temporala variationer i *F. vesiculosus* förekomst och djuputbredning

Det fanns ingen signifikant skillnad i *F. vesiculosus* djuputbredning mellan åren ($p = 0.42$) (fig. 9).



Figur 9. *F. vesiculosus* djuputbredning för åren 2012, 2015 och 2020. Låddiagrammet visar medianen samt nedre och övre kvartilen. Medeltalen för varje år representeras av en punkt.

Man kan dock se en förändring i *F. vesiculosus* djuputbredning mellan skärgårdzonerna (inte signifikant test) (fig. 10). Djuputbredningen har ökat i inner- och ytterskärgården, medan det i mellanskärgården har skett en stor minskning från år 2012 till 2015 med det har dock skett en liten ökning från år 2015 till 2020.



Figur 10. *Fucus vesiculosus* djuputbredning för åren 2012, 2015 och 2020 inom inner- mellan- och ytterskärgården. Felstaplarna representerar standardavvikelsen.

Alla provtagningslokaler uppvisade en förändring i *F. vesiculosus* djuputbredning mellan åren. Arten har observerats på alla sju lokaler men inte under alla år. År 2015 noterades inte arten på en lokal i mellanskärgården (Ryssholm) och 2012 saknades arten vid en av ytterskärgårdslokalerna (Langboskär).

4 Diskussion

Avhandlingen beskriver rumsliga och temporala förändringar i undervattensvegetationens artsammansättning, artantal, täckningsgrad samt djuputbredning i förhållande till olika miljöfaktorer. Den beskriver förändringar på hård- och mjukbotten samt förändringar mellan och inom skärgårdszoner. Avhandlingen behandlar också variationer i *F. vesiculosus* förekomst och djuputbredning. Resultaten talar för att det förekommer rumsliga och temporala skillnader i både artsammansättning, artantal och täckningsgrad i undervattensvegetationen i norra Östersjön.

4.1 Skillnader i artsamhället mellan åren och miljöfaktorernas påverkan

Artsamhället skilde sig signifikant mellan åren på både hård- och mjukbotten. Hårdbottensamhället hade en större variation mellan åren än mjukbottensamhället. Antalet arter varierar på både hård- och mjukbotten mellan åren, och mönstret var det samma. Det hade skett en liten ökning i artantal från 2012 till 2015 men sedan en minskning från 2015 till 2020. Arternas täckningsgrad skilde sig också mycket på hårdbotten mellan åren. Variationen i täckningsgrad mellan åren har hållits relativt stabil på mjukbotten till skillnad från hårdbotten där täckningsgraden minskat med över hälften från 2012 till 2020. Artsammansättning för provtagningsåren skilde sig också från varandra i frågan om vilka arter som var de dominerande arterna i samhället.

Miljöförhållanden har en viktig roll i att forma artsamhällen (GASTON 2000; WALTHER et al. 2002; CLARKE 2003) och är antagligen delaktiga till de observerade variationerna i artsammansättningen. Ofta reagerar undervattensvegetationen och speciellt fleråriga makrofyter långsamt och gradvis på förändring i miljön (MELZER 1999). I norra Östersjön anses undervattensvegetationen formas främst av abiotiska faktorer (KAUTSKY & VAN DER MAAREL 1990) men också biotiska interaktioner påverkar artsamhället (LOTZE et al. 2001; HERKUL et al. 2006; KORPINEN et al., 2008; ERIKSSON et al., 2009). Miljöfaktorerna som analyserades i denna studie var totalfosfor, exponeringsgrad, temperatur, salinitet, djup och bottenens lutning. Alla inkluderade miljöfaktorer hade en signifikant påverkan på både hård- och mjukbottensamhället, men korrelationen mellan miljöfaktorerna och det biologiska datat var relativt låg. Resultaten antydde att en kombination av bottenens lutning, totalfosfor och djup bäst förklarade variationen i mjukbottensamhället, medan det för hårdbottensamhället var totalfosfor, salinitet och djup. Djup var en av tre faktorer som bäst förklarar variationerna på både hård- och mjukbottensamhället. Det observerades variationer för båda samhällena i alla de olika djupintervallen, förutom för mjukbotten på djup 4–7 meter och 7–12 meter där mjukbottenarter helt saknades vissa år. Bottenens lutning var en av faktorerna i kombinationen som bäst förklarar variationer i mjukbottensamhället. Brantare sluttning betyder ofta att sediment inte kan ackumuleras och saknar därför ofta mjukbotten. Det observerades fler mjukbottenarter

och högre täckning i inner- och ytterskärgården som också har en mindre lutning av botten. Hårdbotten påverkades av salinitet, som var högst i mellanskärgården och näst högst i ytterskärgården. Hårdbottenarter verkar påverkas positivt av högre salinitet, artsamhället hade högst täckning och artantal i ytterskärgården. Mängden totalfosfor påverkade båda samhällena och är en faktor kopplat till eutrofiering. På grund av den låga korrelationen mellan det biologiskadatat och de undersökta miljöfaktorerna är det troligt att förändringarna i artsamhället även påverkas av andra miljöfaktorer som inte togs med i analysen, så som till exempel andra faktorer kopplade till eutrofiering, väderförhållanden (KOVTON et al. 2009) samt isläget under tidigare vintrar.

Orsaken till förändringarna i artsamhället har med stor sannolikhet att göra med effekter av eutrofieringen. I många kustområden i världen har en minskning i abundans och djuputbredning av fleråriga makrofyter och makroalger dokumenterats och tillskrivits eutrofieringen (BÄCK & RUUSKANEN 2000; ROHDE et al. 2008). Eutrofa förhållanden föreslås ofta som största orsaken till förlust av enskilda arter och artsamhällen (ROELOFS 1983; SELIG et al. 2007). Det har visats i sötvattenssystem att artsammansättningen är starkt påverkad av näringsbelastningen, särskilt av fosfattillgängligheten (MELZNER 1985; MELZNER 1999; SCHNEIDER & MELZER 2003).

Artsamhället har ändrats över tid. Vissa arter har försvunnit helt och andra har kommit i deras ställe. Till exempel, *Z. marina* observerades inte efter år 2012, då den hittades vid två lokaler. På flera områden i Östersjön har artsamhällen genomgått stora förluster av *Z. marina* (BADEN et al. 2003, MOKSNES et al. 2008, JASCHINSKI & SOMMAR 2008). De här förlusterna har observerats i områden där ljusförhållandet varit dåligt och näringskoncentrationerna varit höga, vilket är kopplat till eutrofiering och föreslagits som en av de främsta orsakerna till förlusten av *Z. marina* (ORTH et al. 2006). Den ökade näringstillförseln gynnar också växtplanktonproduktionen som ökar vattnets grumlighet. Liksom växtplankton gynnas också snabbt växande trådalger av de eutrofa förhållandena. Dessa konkurrerar med makrofyterna om utrymme, ljus och näring (DUARTE 1995). Förutom att orsaka en allmän minskning av ljustillgänglighet kan nedbrytning av dessa snabbväxande trådalger, särskilt i den grunda delen av sjögräsängarna orsaka syrebrist samt bilda vätesulfid i

bottensedimentet (BADEN et al 2003). Detta kväver sjögräset och kan också vara en del av förklaringen till den stora förlusten av *Z. marina* i Östersjön (BADEN et al 2003).

Man kan också se en tydlig förändring i rödalgsförekomst, då rödalger minskat i täckningsgrad sedan 2012 till att år 2020 saknas helt på mellanskärgårdsloken Rysshalm och ytterskärgårdsloken Langboskärr. Andra studier har sett en liknande minskning i täckningsgrad (EVELEENS MAARSE et al. 2020). Ljustillgänglighet bestämmer nedre gränsen för rödalgsbältet (ERIKSSON & BERGSTRÖM 2005) och i samband med eutrofieringen har ljustillgängligheten påverkats, vilket i sin tur med stor sannolikhet har haft en effekt på rödalgsbältet. Den här drastiska förlusten i rödalgsförekomst som observerades i denna avhandling samt i studien av Eveleens Maarse et al. (2020) tyder på att övervakningsinsatser bör riktas mot fleråriga arter som lever på djup som påverkas kraftigt av förändringar i ljustillgänglighet, arter som lever vid den nedre gränsen av den eufotiska zonen. I synnerhet *F.lumbricalis*, *P.fuicoides*, *R. confervoides* och *Sphacelaria spp* samt brunalgen *F.vesiculosus* kan föreslås som lämpliga arter.

Kortlivade filamentösa trådalger, deras förekomst och täckningsgrad varierar mycket mellan år samt mellan olika områden i Östersjön. Trådalger påverkar speciellt hårbottenssamhället genom att konkurrera med de fleråriga arterna, om bland annat ljus, utrymme och näring (BERGER et al. 2003), och bidrar till variationer i hårbottenssamhället mellan år. Trådalger har också en negativ effekt på mjukbottenssamhället där de kan bilda flytande algmattor eller växa som epifyter på mjukbottenarterna (BADEN et al. 2003). Trådalger växer snabbt men kan också försvinna snabbt (WÆRN 1952). Förutom deras varierande bidrag till produktion av biomassa är de dominerande trådalgsarterna inte alltid desamma. Det kan förekomma så kallade "gröna och bruna algår", enligt dominansen av gröna eller bruna trådalger (WÆRN 1952). Intensiteten av isskrapning tillsammans med bottensubstratets struktur bestämmer andelen av de olika trådalgsarterna i vegetationen (KIIRIKKI & LEHVO 1997). Det är möjligt att de isfria vintrarna gör övervintringen av trådformiga alger mer framgångsrika, vilket leder till ett trådformigt algsamhälle med högre mångfald (KIIRIKKI & LEHVO 1997). En långtidsstudie från Askö i norra Östersjön observerade att vegetationsdynamiken påverkades av en kall vinter, som orsakade en

ökning i antalet ettåriga snabbväxande arter och minskning i fleråriga arter (IDESTAM-ALMQVIST, 1998). Olika arter dominerade hårbottensamhället de olika åren. Brunalgen *E. siliculosus* var den dominerande arten 2012 medan *P. littoralis* dominerade år 2015 och år 2020 dominerades av grönalgen *C. glomerata*, vilket passar bra till begreppet ”grönt och brunt algår” introducerat av Waern. Efter vintrar med is och isskrapning tävlar dessa arter om dominansen i den trådformiga algzonen. Resultaten av denna konkurrens beror på arternas individuella övervintringsstrategier samt vinterförhållandena (KIIRIKKI & LEHVO 1997).

Utrymme för kolonisering är ofta begränsad speciellt för marina hårbottensamhällen (DAYTON 1971). De flesta marina makrofyter och makroalger kräver en ren yta att fästa sig vid. Olika slags störning så som stormar och isskrapning resulterar i sådana ytor. Studier har visat att förändring i artsammansättning varierar kraftigt i tid och rum beroende på ett antal abiotiska och biotiska faktorer, såsom störningsintensitet, artens livshistoriska egenskaper, betarnas (herbivoreernas) densitet och på området förekommande arter (SOUSA 1984; TURNER et al. 1998) Även den tid som utrymme blir tillgängligt kan påverka förändringen i artsammansättningen på grund av tidsmässig variation i reproduktion och tillväxt hos arter (DAYTON et al. 1984; QVARFORDT 2006). Variationen i reproduktion och kolonisering av arter samt variationen i förekomsten av fritt utrymme skulle ge upphov till olika artsammansättningar. Endast de arterna med möjlighet att kolonisera sig så att tiden sammanfaller med förekomsten av fritt utrymme skulle kunna kolonisera det utrymmet medan arter som inte har möjlighet att reproducera samt kolonisera sig vid den aktuella tiden skulle vara frånvarande i artsamhället det året. Artsammansättningen varierar således både mellan årstider och mellan år på grund av säsongsmässiga och årliga variationer i kolonisering av arter (DAYTON et al. 1984; QVARFORDT 2006).

4.1.1 Skillnader i artsamhällets djuputbredning mellan åren

Det fanns en signifikant variation i både hård- och mjukbottensamhället i alla djupintervall mellan de flesta provtagningsåren. Det observerades också en förändring i artantal i de olika djupintervallen mellan åren. Förändringen i artantal var större på

mjukbotten jämfört med hårbotten. Största förändringen i artantal observeras för mjukbottensamhället på djup 0–1 meter och djup 7–12 meter. Förändringen mellan åren i artsamhällenas täckningsgrad var större på hårbotten än på mjukbotten. En minskning med åren i hårbottensamhällets täckningsgrad var synlig på alla undersökta djup.

Minskningen i artantal samt täckningsgrad för arter som lever på djup närmare gränsen för ljustillgänglighet har observerats på flera håll i Östersjön (EVELEENS MAARSE et al. 2020), men mycket av forskningen kring arters djuputbredning har fokuserats på en art, hårbottenarten *F. vesiculosus* (KAUTSKY et al. 1986, TORN et al. 2006, SNICKARS et al. 2014, RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020). Den här förändringen har med stor sannolikhet med ljustillgängligheten att göra som är kopplat till eutrofieringen och vattnets grumlighet (ROELOFS 1983; SELIG et al. 2007). Ifall växtligheten inte kan nås av solljuset måste de förflytta sig högre upp mot ytan där fotosyntes är möjligt.

Förändringen i artantal och täckningsgrad på det grundaste djupintervaller 0–1 meters djup kan ha att göra med väderförhållanden och iskrapning men också interspecifik konkurrens kan vara kopplad till denna minskning (VOGTH & SCHRAMM 1991). Den fysiska störningen av is under vintern bestämmer vanligtvis den övre gränsen för artsamhället (WÆRN 1952). Eftersom isen har minskat under de senaste decennierna (SNOEIJIS-LEIJONMALM et al. 2017) överlever arter och individer som vanligtvis skulle skrapas loss av isen under vintern och detta ökar potentiellt konkurrens om substrat med andra arter. Interspecifik konkurrens kan således delvis förklara det minskade artantalet i det grundaste djupintervallet (VOGTH & SCHRAMM 1991).

Arter som har förflyttat sig högre upp i djupintervallet är mjukbottenarterna *S. pectinata*, *P. perfoliatus* och för hårbottensamhället observerades en förändring i djuputbredning för *F. vesiculosus*. Förändringen i arternas djuputbredning är antagligen en följd av bland annat de försämrade vattenkvalitetsförhållandena i Östersjön (BLINDOW et al. 2015).

4.2 Skillnader i artsamhället inom och mellan skärgårdszonerna mellan åren

Artsamhället, artantalet samt täckningsgraden skilde sig inom och mellan skärgårdszonerna samt inom och mellan lokalerna mellan åren. Artsammansättningen var i flera fall ändå mer likartad inom samma lokal olika år än mellan olika lokaler. Analyserna visade inte heller att vissa år skulle karaktäriseras av en speciell artsammansättning på flera lokaler. Liknande resultat har även observerats längs med Sveriges kust av Hansen et al. (2008).

Innerskärgårdens artsamhälle skilde sig signifikant mellan åren. För mellanskärgården var det endast hårbottenssamhället som hade signifikanta skillnader, medan mjukbottenssamhället var relativt stabilt. Två av tre provtagningslokaler i ytterskärgården saknade nästan helt mjukbotten så det gick inte att säga något om mjukbottenssamhället i ytterskärgården, dock fanns det signifikanta skillnader på hårbottenssamhället.

Ytterskärgården är inte lika starkt påverkad av eutrofiering som de andra skärgårdszonerna, vilket kan vara orsaken till att artsammansättningen inte skiljer sig lika mycket som i inner- och mellanskärgårdszonerna. I allmänhet minskar vågexponering och djup från ytter- till innerskärgården (GRANÖ et al. 1999; EKEBOM et al. 2003). Innerskärgårdens närvaro till fastlandet för med sig minskad salthalt och ökad landavrinning, temperatur och grumlighet. Dessa gradienter och snabbt föränderliga förhållanden påverkar fördelningen av många arter (KAUTSKY & KAUTSKY 1989, BONSDORFF et al. 1996, SNICKARS et al. 2009). Skillnader i väderförhållanden genom åren samt den mekaniska störningen av is kan ha stor inverkan på artsammansättningen i de olika skärgårdszonerna (KIIRIKKI & LEHVO 1997; MUNSTERHJELM, 1997; IDESTAM-ALMQVIST, 1998, KOVTUN et al. 2009; BLINDOW et al. 2015). Ytterskärgården är också på grund av dess position och högre exponeringsgrad inte lika påverkad av isläget som de områden närmare land.

4.3 *F. vesiculosus* variation i förekomst och djuputbredning mellan åren

Det observerades ingen signifikant variation i *F. vesiculosus* djuputbredning mellan åren, men mellan skärgårdszoner och på lokalnivå kunde man observera förändring i maximaldjup, dock gjordes ingen statistisk analys. Analyserna som jämförde åren ger därför inte en korrekt bild av *F. vesiculosus* förekomst och djuputbredning.

Det gick att se en förändring i *F. vesiculosus* djuputbredning i alla skärgårdszoner mellan åren. I inner- och ytterskärgården har artens djuputbredning ökat gradvis från år 2012 till 2020. Mellan år 2012 och 2020 har *F. vesiculosus* djuputbredning ökat med ungefär dubbelt i inner- och ytterskärgården. I mellanskärgården har djuputbredningen minskat drastiskt mellan år 2012 och 2015. År 2012 observerades arten på 10 meters djup medan den djupaste observerade individen år 2015 var på endast tre meters djup. Dock denna minskning i djuputbredning mellan åren 2012 och 2015 har det skett en liten ökning i *F. vesiculosus* djuputbredning de senare åren i mellanskärgården.

Förekomsten av *F. vesiculosus* har generellt minskat i många Östersjöområden (KAUTSKY et al. 1986, TORN et al. 2006, SNICKARS et al. 2014, RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020, EVELEEN MAARSE et al. 2020). Många av de faktorer som påverkar dess utbredning är kopplande till de indirekta effekterna av övergödningen i Östersjön. *F. vesiculosus* används som bioindikator inom miljöövervakning för att bedöma till exempel ekologisk status. Arten påverkas bland annat av grumliga vatten som är en effekt av eutrofiering. De försämrade ljusförhållandena tvingar arten närmare strandlinjen och påverkar således dess djuputbredning. Ett friskt blåstångsbälte indikerar på rena vatten och en expanderande djuputbredning tyder på en förbättring i vattenkvalitet (NATURVÅRDSVERKET 2003). Avhandlingens resultat om *F. vesiculosus* djuputbredning skulle kunna tolkas som att vattenkvaliteten har till en viss grad förbättrats i de olika skärgårdszonerna, med den största förbättringen i inner- och ytterskärgården.

Det är de mer exponerade havsområdena i ytterskärgården år 2020 som hade den djupaste förekomsten av *F. vesiculosus*. Dessa lokaler är mer utsatta av vind och vågor och därmed troligtvis mindre påverkade av de negativa effekterna av sedimentering i

den fotiska zonen. Den höga exponeringen minskar tillväxten av trådalger och därmed minskar också konkurrensen om utrymme (BERGER et al. 2003, RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020). Detta visar på att vågexponering kan ha en positiv effekt på *F. vesiculosus* samt dess djuputbredning (ROOS et al. 2004, RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020). I allmänhet har skuggning och konkurrens av utrymme stor negativ effekt på *F. vesiculosus* förekomst samt dess maximala djuputbredning (ROHDE et al. 2008). Då konkurrerande påväxtalger och sediment sköljs bort av vågorna får blåstången bättre ljusstillgänglighet, vilket har betydelse för fotosyntesen och på så sätt påverkar blåstångens förekomst och djuputbredning (ROOS et al. 2004). ”Rena” bottnar medför också områden för *F. vesiculosus* att settla sig och frodas (ROOS et al. 2004).

4.4 Framtida utsikter och hot

Förutom eutrofiering har också processer förknippade med klimatförändringar såsom förändringar i vattentemperatur, salthalt och isbildning sannolikt en påverkan på undervattensvegetationens fördelning, samhällsstruktur samt biologisk mångfald i Östersjöregionen (ERIKSSON et al. 2002; BUCAS et al. 2007; CARDOSA et al. 2008). Klimatförändringar och andra människodrivna (antropogena) miljöförändringar kommer att fortsätta att orsaka förlust av biologisk mångfald under de kommande decennierna (SALA et al. 2000), utöver de höga antalet utrotningar av arter som redan förekommer över hela världen (STOLK 2010). En ökning av temperaturen under de senaste decennierna har redan observerats i Östersjön (ALHEIT et al. 2007, SUIKKANEN et al. 2013). Artmångfalden spelar en viktig roll i ekosystem, så lokala och globala artförluster kan hota stabiliteten hos de ekosystemtjänster som människan är beroende av (McCANN 2000).

Ett mångsidigt och artrikt ekosystem är viktigt för att stabilisera och bibehålla olika ekosystemtjänster vid miljöförändringar (IVES & CARPENTER 2007). Variationer mellan arter i deras respons på olika fluktuationer är ett väsentligt krav för ekosystemets stabilitet, liksom närvaron av arter som kan kompensera för funktionen hos arter som går förlorade (IVES & CARPENTER 2007). Medan mycket av bevisen har fokuserat på konsekvenserna av förändringar i artmångfalden på primärproduktion

i naturliga ekosystem har forskning även funnit liknande samband mellan artmångfald och ekosystemproduktivitet i mänskligt hanterade ekosystem (JACTEL et al. 2005). Undersökningar av akvatiska ekosystem har visat att ekosystemet kan stabilisera sig själv efter storskaliga förändringar i miljön. Ett sjöekosystem i Kanada påvisade att fastän artsmångfalden minskade till följd av försurning, kunde systemet ändra artsammansättningen markant så att ekosystemfunktionen bibehölls (SCHINDLER 1990). Detta antyder att med tillräcklig tid och lämpliga spridningsmekanismer kan nya arter kolonisera samhällen från den regionala artpoolen och kompensera för de arter som lokalt försvunnit (SCHINDLER 1990; FISCHER et al. 2001).

4.5 Metodikkritik och förbättringsförslag

Resultaten över förändringar i *F. vesiculosus* djuputbredning är inte jämförbara med andra studier. Majoriteten av studier som behandlar *F. vesiculosus* djuputbredning fokuserar på själva blåstångsbältet och inte enskilda individers djuputbredning (ERIKSSON & BERGSTRÖM 2005; TORN et al. 2006; RUUSKANEN 2016; RINNE & SALOVIUS-LAURÉN 2020; EVELEEN MAARSE et al. 2020). För att bättre kunna jämföra denna studie med andra studier i Östersjön borde man inkludera observationer och blåstångsbältets djuputbredning.

Det är alltid problematiskt då datat som använts har samlats in av flera olika personer. Då olika personer utfört karteringarna kan det förekomma skillnader i bland annat artbestämning och metodik. Från början var det meningen att avhandlingen skulle jämföra fyra olika år, så att datat skulle ha samlats in med tre års mellanrum men på grund av att datat som samlades in år 2017 inte hade använt samma metodik som de andra åren så måste det året slopas. Detta gjorde då att man måste ta i beaktande skillnaden i tid mellan åren.

För att få en tydligare bild av lokalers artsamhälle skulle transekternas längd kunna ökas från 50 meter till 100 meter för att inkludera större djuputbredning. Ett förslag är att man utöver de 15 slumpvist utvalda rutor också skulle kunna placera en ruta alltid när en ny art påträffas. Man skulle även kunna tillägga en kontinuerlig uppskattning

av makrofyternas djuputbredning längs hela transekten, även på sidan om transekten och utanför transekten ifall det fanns ett behov för det.

4.6 Slutsatser

Avhandlingen har beskrivit den rumsliga och temporala variationen i undervattensvegetationens utbredning och artsammansättning i norra Östersjön. Hur artsammansättningen, täckningsgraden och djuputbredningen av undervattensvegetationen förändrats mellan åren 2012, 2015 och 2020 i förhållande till olika miljöfaktorer (djup, temperatur, salthalt, totalfosfor, bottenens lutning och vågexponering). Förutom de temporala förändringarna beskrivs variationer inom och mellan skärgårdszoner och variationen i djupfördelning av den habitatbildande nyckelarten *Fucus vesiculosus*.

Det kan konstateras att artsammansättningen, antalet arter och täckningsgrad varierar mellan år, att förändringen är olika på hård- och mjukbotten samt skiljer sig mellan skärgårdszonerna. Orsakerna till variationerna är antagligen en kombination av effekter av eutrofiering samt andra miljöfaktorer och biotiska faktorer. Minskat maximal djup för *F. vesiculosus* i mellanskärgården samt minskad täckningsgrad av rödalger och större täckningsgrad av snabbväxande trådalger observerades. Dessa förändringar kan vara en indikation på eutrofiering och av effekterna av klimatförändringar. För att kunna tillskriva förändringarna i artsamhällena till klimatförändringen krävs ytterligare studier av långtidsdata.

Tillkännagivanden

Först och främst vill jag tacka mina handledare Martin Snickars och Floriaan Eveleens Maarse. Tack Martin för att du introducerade mig till ämnet, jag har lärt mig så mycket mer än jag kunde ha förväntat mig och är tacksam för upplevelsen. Tack Floriaan för att du alltid hittar tid för mig och för ditt tålamod då jag skulle lära mig PRIMER. Jag vill också tacka Walter Vuori som var min fältassistent under avhandlingens fältarbete och Maximilian som var en del av vårt fältteam alltid då vi behövde lite extra hjälp. Vill också tacka Husö biologiska station, Tony Cederberg och personalen för all praktisk hjälp under fältarbetet. Vidare vill jag tacka alla som har varit inblandade i denna process på ett eller annat sätt. Ekonomiskt stöd erhöles från Societas pro Fauna et Flora Fennica och Svenska studiefonden som gjorde detta projekt möjligt och för vilket jag är otroligt tacksam. Sist men inte minst vill jag tacka mina vänner, vilka fantastiska studieår vi har delat!

Referenser

- ALHEITI, J., MÖLLMANN, C., DUTZ, J., KORNILOVS, G., LOEWE, P., MOHRHOLZ, V., & WASMUND N. 2005. Synchronous ecological regime shifts in the central Baltic Sea and the North Sea in the late 1980s. *ICES J. Mar. Sci.* 62: 1205–1215.
- ANDERSEN, J. H., CARSTENSEN, J., CONLEY, D. J., DROMPH, K., FLEMING–LEHTINEN, V., GUSTAFSSON, B. G., ... & MURRAY, C. 2017. Long-term temporal and spatial trends in eutrophication status of the Baltic Sea. *Biological Reviews*, 92(1), 135–149.
- BADEN, S., GULLSTÖM, M., LUNDÉN, B., PIHL, L. & ROSENBERG, R. 2003. Vanishing seagrass (*Zostera marina*, L.) in Swedish coastal waters. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 32(5), pp.374–377.
- BERGER, R., HENRIKSSON, E., KAUTSKY, L. & MALM, T. 2003. Effects of filamentous algae and deposited matter on the survival of *Fucus vesiculosus* L. germlings in the Baltic Sea. *Aquat. Ecol.* 37: 1–11.
- BERGSTÖM, L., & BERGSTRÖM, U. 1999. Species diversity and distribution of aquatic macrophytes in the Northern Quark, Baltic Sea. *Nordic Journal of Botany*, 19(3), 375–383.
- BLINDOW, I., DAHLKE, S., DEWART, A., FLÜGGE, S., HENDRESCHKE, M., KERKOW, A. & MEYER, J. 2015. Long-term and interannual changes of submerged macrophytes and their associated diaspore reservoir in a shallow southern Baltic Sea bay: influence of eutrophication and climate. *Hydrobiologia* 778, 121–136 (2016).
- BONSDORFF, E., LEPPÄKOSKI, E. & ÖSTERMAN, C.-S. 1996. Patterns in post-impact successions of zoobenthos following physical and chemical disturbance in the northern Baltic Sea. *Publ. Water Res. Inst. Finl.* 68: 117–121
- BUČAS, M., DAUNYS, D. & OLENIN, S. 2007. Overgrowth patterns of the red algae *Furcellaria lumbricalis* at an exposed Baltic Sea coast: the results of a remote underwater video data analysis. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 75, 308–316.
- BÄCK, S., KAUPPILA, P., KANGAS, P., RUUSKANEN, A., WESTBERG, V., PERUS, J. & RÄIKE, A. 2006. A biological monitoring programme for the coastal waters of Finland according to the EU Water Framework Directive. In *2006 IEEE US/EU Baltic International Symposium* (pp. 1–8).

BÄCK, S., & RUUSKANEN, A. 2000. Distribution and maximum growth depth of *Fucus vesiculosus* along the Gulf of Finland. *Marine Biology* 136, 303–307.

CARDOSO, P. G., RAFFAELLI, D., LILLEB, A. I., VERDELHOS, T. & PARDAL, M. A. 2008. The impact of extreme flooding events and anthropogenic stressors on the macrobenthic communities' dynamics. *Estuar. Coast. Shelf Sci.*, 76, 553–565.

CLARKE, A. 2003. Costs and consequences of evolutionary temperature adaptation. *Trends in Ecology and Evolution*, 18, 573–581.

CLARKE, K. R. & GORLEY, R. N. 2006. PRIMEREÆ (v6): User Manual/Tutorial. PRIMER-E Ltd, Plymouth, UK

COSTANZA, R., D'ARGE, R., DE GROOT, R., FARBER, S., GRASSO, M., HANNON, B., ... & VAN DEN BELT, M. 1997. The value of the world's ecosystem services and natural capital. *nature*, 387(6630), 253–260.

CRAIN, C.M., HALPERN, B.S., BECK, M.W. & KAPPEL, C.V. 2009. Understanding and managing human threats to the coastal marine environment. *The Year in Ecology and Conservation Biology* 1162, 39–62.

DAYTON, P. K. 1971. Competition, disturbance, and community organization: the provision and subsequent utilization of space in a rocky intertidal community. *Ecological Monographs*, 41(4), 351–389.

DAYTON, P. K., CURRIE, V., GERRODETTE, T., KELLER, B. D., ROSENTHAL, R., & TRESKA, D. V. 1984. Patch dynamics and stability of some California kelp communities. *Ecological monographs*, 54(3), 253–289.

DUARTE, C. M. 1995. Submerged aquatic vegetation in relation to different nutrient regimes. *Ophelia* 41: 87–112.

DUFFY, J. E., BENEDETTI-CECCHI, L., TRINANES, J., MULLER-KARGER, F. E., AMBO-RAPPE, R., BOSTRÖM, C., ... & YAAKUB, S. M. 2019. Toward a coordinated global observing system for seagrasses and marine macroalgae. *Frontiers in Marine Science*, 6, 317.

EKEBOM, J., LAIHONEN, P. & SUOMINEN, T. 2003. A GIS-based step-wise procedure for assessing physical exposure in fragmented archipelagos. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 57: 887–898.

ELMGREN, R. 2001. Understanding human impact on the Baltic ecosystem: changing views in recent decades. *Ambio*, 30(4), 222–231.

ERIKSSON, B.K. & BERGSTRÖM, L., 2005. Local distribution patterns of macroalgae in relation to environmental variables in the northern Baltic Proper. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 62, 109–117.

ERIKSSON, B. K., JOHANSSON, G. & SNOEIJIS, P. 1998. Long-term changes in the sublittoral zonation of brown algae in the southern Bothnian Sea. *Eur. J. Phycol.*, 33(3), 241–249

ERIKSSON, B. K., JOHANSSON, G. & SNOEIJIS, P. 2002. Long-term changes in the macroalgal vegetation of the inner Gullmar Fjord, Swedish Skagerrak coast. *J. Phycol.*, 38, 284–296.

ERIKSSON, B.K. & JOHANSSON, G., 2003. Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *European Journal of Phycology* 38, 217–222.

ERIKSSON, B.K., LJUNGGREN, L., SANDSTRÖM, A., JOHANSSON, G., MATTLA, J., RUBACH, A., RÅBERG, S. & SNICKARS, M. 2009. Declines in predatory fish promote bloom-forming macroalgae. *Ecological Applications* 19(8), 1975–1988.

FISCHER, J. M., FROST, T. M., & IVES, A. R. 2001. Compensatory dynamics in zooplankton community responses to acidification: measurement and mechanisms. *Ecological Applications*, 11(4), 1060–1072.

GASTON, K. J. 2000. Global patterns in biodiversity. *Nature*, 405, 220–227

GRANÖ, O., ROTO, M., LAURILA, L. 1999. Environment and land use in the shore zone of the coast of Finland. *Publ. Inst. Geogr. Univ. Turkuensis* 160: 40–49.

GRIFFITH, J. R., KADIN, M., NASCIMENTO, F. J., TAMELANDER, T., TÖRNROOS, A., BONAGLIA, S., ... & KOTTA, J., 2017. The importance of benthic–pelagic coupling for marine ecosystem functioning in a changing world. *Global change biology*, 23(6), 2179–2196.

HÆGGSTRÖM, C. A. & E. HÆGGSTRÖM, 2008. Ålands flora. SkogssjöMedia, Håkan Skogsjö, Mariehamn, 528 s

HERKUL, K., KOTTA, J., KOTTA, I. & ORAV-KOTTA, H. 2006. Effects of physical disturbance, isolation and key macrozoobenthic species on community development, recolonisation and sedimentation processes. *Oceanologia*, 48S, 267–282.

ISAEUS, M. 2004. Factors structuring *Fucus* communities at open and complex coastline in the Baltic Sea. PhD thesis, University of Stockholm.

IVES, A. R., & CARPENTER, S. R. 2007. Stability and diversity of ecosystems. *science*, 317(5834), 58–62.

JASCHINSKI, S., & U. SOMMER. 2008. Top-down and bottom-up control in an eelgrass epiphyte system. *Oikos* 117: 754–762

JACTEL, H., BROCKERHOFF, E., & DUELLI, P. 2005. A test of the biodiversity-stability theory: meta-analysis of tree species diversity effects on insect pest infestations, and re-examination of responsible factors. In *Forest diversity and function* (pp. 235–262). Springer, Berlin, Heidelberg.

KAUTSKY, L. & KAUTSKY, H. 1989. Algal species diversity and dominance along gradients of stress and disturbance in marine environments. *Vegetatio* 83: 159–267

KAUTSKY, N., KAUTSKY, H., KAUTSKY, U. & WAERN, M. (1986). Decreased depth penetration of *Fucus vesiculosus* (L.) since the 1940's indicates eutrophication of the Baltic Sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.*, 28(1–2), 1–8.

KAUTSKY, H. & VAN DER MAAREL, E., 1990. Multivariate approaches to the variation in phytobenthic communities an environmental vectors in the Baltic sea. *Marine Ecology Progress Series* 60, 169–184.

KIIRIKKI, M., 1996. Mechanisms affecting macroalgal zonation in the northern Baltic Sea. *European Journal of Phycology* 31, 225–231.

KIIRIKKI M. & M. LEHVO, 1997. Life Strategies of Filamentous Algae in the Northern Baltic Proper, *Sarsia*, 82:3, 259–267.

KIIRIKKI, M. & RUUSKANEN, A. 1996. How does *Fucus vesiculosus* L. survive ice scraping? *Bot. Mar.*, 39, 133–139.

KORPINEN, S., JORMALAINEN, V. 2008. Grazing and nutrients reduce recruitment success of *Fucus vesiculosus* L. (Fucales: Phaeophyceae). *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 78, 437–444.

KOTTA, J., PAALME, T., MARTIN, G. & MÄKINEN, A. 2000. Major changes in macroalgae community composition affect the food and habitat preference of *Idotea baltica*. *Intern. Rev. Hydrobiol.*, 85, 697–705.

KOTTA, J., PAALME, T., P,SS, T., HERK, L, K. & KOTTA, I. 2008. Contribution of scale-dependent environmental variability on the biomass patterns of drift algae and

associated invertebrates in the Gulf of Riga, northern Baltic Sea. *J. Mar. Syst.*, 74, 116–123.

KOVTUN, A., TORN, K., & KOTTA, J. 2009. Long-term changes in a northern Baltic macrophyte community. *Estonian Journal of Ecology*, 58(4), DOI: 10.3176/eco.2009.4.03

LARSSON, U. R., ELMGREN, R. & WULFF, F. 1985. Eutrophication and the Baltic Sea: causes and consequences. *Ambio*, 14, 10–14.

LEHVO, A. & BÄCK, S. 2001. Survey of macroalgal mats in the Gulf of Finland, Baltic Sea. *Aquat. Conserv. Mar. Freshwater Ecosyst.*, 11, 11–18.

LINDER 2009. Vilka faktorer påverkar blåstångens (*Fucus vesiculosus*) förekomst i Östersjön? Independent project in biology. Uppsala universitet

LOTZE, H.K., WORM, B. & SOMMER, U. 2001. Strong bottom-up and topdown control of early life stages of macroalgae. *Limnology and Oceanography* 46, 749–757.

LUNDBERG, C., JAKOBSSON, B. M., & BONSDORFF, E. 2009. The spreading of eutrophication in the eastern coast of the Gulf of Bothnia, northern Baltic Sea—An analysis in time and space. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 82(1), 152–160.

MCCANN, K. S. 2000. The diversity–stability debate. *Nature*, 405(6783), 228–233.

MELZER, A. 1985. Indikatorwert und Ökologie makrophytischer Wasserpflanzen in bayerischen Fließ- und Stillgewässern. *Münchener Beiträge zur Abwasser-, Fischerei- und Flußbiologie* 39, 407–430.

MELZER, A. 1999. Aquatic macrophytes as tools for lake management. *Hydrobiology*, 395/396, 181–190.

MIDDELBOE, A. L. & SAND-JENSEN, K. 2000. Long-term changes in macroalgal communities in a Danish estuary. *Phycologia*, 39, 245–257.

MOKSNES, P. O., GULLSTRÖM, M., TRYMAN, K., & BADEN, S. 2008. Trophic cascades in a temperate seagrass community. *Oikos*, 117(5), 763–777.

MOSSBERG, B & L. STENBERG, 2003. Den nya nordiska floran. Wahlström & Widstrand. PDC Tangen. Norge. 928 s.

NATURVÅRDSVERKET, 2003. Bioindikatorer som miljö kvalitetsnormer - Redovisning av ett regeringsuppdrag. Rapport 5294.

ORTH, R.J., CARRUTHERS, T.J., DENNISON, W.C., DUARTE, C.M., FOURQUREAN, J.W., HECK, K.L., HUGHES, A.R., KENDRICK, G.A., KENWORTHY, W.J., OLYARNIK, S. AND SHORT, F.T., 2006. A global crisis for seagrass ecosystems. *Bioscience*, 56(12), pp.987–996.

QVARFORDT, S. 2006. Phytobenthic communities in the Baltic Sea-seasonal patterns in settlement and succession (Doctoral dissertation, Institutionen för systemekologi).

RINNE, H., SALOVIUS-LAURÉN, S., & MATTILA, J. 2011. The occurrence and depth penetration of macroalgae along environmental gradients in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 94(2), 182–191.

RINNE, H., & SALOVIUS-LAURÉN, S. 2020. The status of brown macroalgae *Fucus* spp. and its relation to environmental variation in the Finnish marine area, northern Baltic Sea. *Ambio*, 49(1), 118–129.

ROELOFS, J. G. M., 1983. Impact of acidification and eutrophication on macrophyte communities in soft waters in The Netherlands I. Field observations. *Aquatic Botany*, 17(2), 139–155.

ROHDE, HIEBENTHAL, WAHL, KAREZ & BISCHOF. 2008. Decreased depth distribution of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Western Baltic: effects of light deficiency and epibionts on growth and photosynthesis. *European journal of phycology*. 43:143– 150

ROOS, C., RÖNNBERG, O., BERGLUND, J. & ALM, A., 2004. Long-term changes in macroalgal communities along ferry routes in a northern Baltic archipelago. *Nordic Journal of Botany*. 23: 247–259

RSTUDIO TEAM. 2019. RStudio: Integrated Development for R. RStudio, Inc., Boston, MA URL <http://www.rstudio.com/>.

Ruuskanen, A. 2016. The occurrence and monitoring of macroalgae in the coastal waters of Uusimaa. The description of national macrophyte monitoring and application in Uusimaa 1993–016. In Finnish. Centre for Economic Development, Transport and the Environment. Report 100.

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(7), 534–544.

SALA, O. E., CHAPIN, F. S., ARMESTO, J. J., BERLOW, E., BLOOMFIELD, J., DIRZO, R., ... & WALL, D. H. (2000). Global biodiversity scenarios for the year 2100. *science*, 287(5459), 1770–1774.

SCHAUMBURG, J., SCHRANZ, C., HOFMANN, G., STELZER, D., SCHNEIDER, S. & SCHMEDTJE, U. 2004. Macrophytes and phytobenthos as indicators of ecological status in German lakes - a contribution to the implementation of the Water Framework Directive. *Limnologica*, 34, 302–314.

SCHINDLER, D. W., 1990. Experimental perturbations of whole lakes as tests of hypotheses concerning ecosystem structure and function. *Oikos*, 25–41.

SCHNEIDER, S. & MELZER, A., 2003. The trophic index of macrophytes (TIM)—a new tool for indicating the trophic state of running waters. *Int. Rev. Hydrobiol.* 88 (1), 49–67.

SCHUBERT, H. & BLINDOW, I., 2004. Charophytes of the Baltic Sea. A.R.G. Gantner Verlag Kommanditgesellschaft, 332 s

SELIG, U., EGGERT, A., SCHORIES, D., SCHUBERT, M., BLÜMEL, C., & SCHUBERT, H., 2007. Ecological classification of macroalgae and angiosperm communities of inner coastal waters in the southern Baltic Sea. *Ecological indicators*, 7(3), 665–678.

SNICKARS, M., RINNE, H., SALOVIUS-LAURÉN, S., ARPONEN, H., & O'BRIEN, K., 2014. Disparity in the occurrence of *Fucus vesiculosus* in two adjacent areas of the Baltic Sea—current status and outlook for the future.

SNICKARS, M., SANDSTROM, A., LAPPALAINEN, A., MATTILA, J., ROSQVIST, K. & URHO, L., 2009. Fish assemblages in coastal lagoons in land-uplift succession: The relative importance of local and regional environmental gradients. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 81: 247–256.

SNOEIJIS-LEIJONMALM, P., & ANDRÉN, E., 2017. Why is the Baltic Sea so special to live in? In *Biological oceanography of the Baltic Sea* (pp. 23–84). Springer, Dordrecht.

SNOEIJIS-LEIJONMALM, P., SCHUBERT, H., & RADZIEJEWSKA, T. (Eds.), 2017. *Biological oceanography of the Baltic Sea*. Springer Science & Business Media.

SOUSA, W. P., 1984. The role of disturbance in natural communities. *Annual review of ecology and systematics*, 15(1), 353–391.

STORK, N. E., 2010. Re-assessing current extinction rates. *Biodiversity and Conservation*, 19(2), 357–371.

SUIKKANEN S., PULINA S., ENGSTRÖM-ÖST J., LEHTINIEMI M., LEHTINEN S. & BRUTEMARK A., 2013. Climate change and eutrophication induced shifts in northern summer plankton communities. *PLoS ONE* 8: e66475.

TOLSTOY, A. & ÖSTERLUND, K., 2003. Alger vid Sveriges österjsökust: en fotoflora. ArtDatabanken SLU, 282 s.

TORN, K., KRAUSE-JENSEN, D. & MARTIN, G., 2006. Present and past depth distribution of bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) in the Baltic Sea. *Aquatic Botany*, 84(1), 53–62.

TURNER, M. G., BAKER, W. L., PETERSON, C. J., & PEET, R. K., 1998. Factors influencing succession: lessons from large, infrequent natural disturbances. *Ecosystems*, 1(6), 511–523.

VIITASALO, M., KOSTAMO, K., HALLANARO, E.-L., VILJANMAA, W., KIVILUOTO, S., EKEBOM, J. & BLANKETT, P., 2017. Meren aarteet. Löytöretki Suomen vedenalaiseen meriluontoon. Gaudeamus. Tallinna Raamatutrükikoda OÜ. Tallinn, 518 s.

VOGT, H., & SCHRAMM, W., 1991. Conspicuous decline of *Fucus* in Kiel Bay (western Baltic): What are the causes? *Marine ecology progress series. Oldendorf*, 69(1), 189–194.

WALTHER, G. R., POST, E., CONVEY, P., MENZEL, A., PARMESAN, C., BEEBEE, T. J., ... & BAIRLEIN, F., 2002. Ecological responses to recent climate change. *Nature*, 416(6879), 389–395.

WÆRN, M., 1952. Rocky-shore algae in the Öregrund archipelago. - *Acta Phytogeographica Suecica* 30: 1–298.

WORM, B. & LOTZE, H., 2006. Effects of eutrophication, grazing, and algal blooms on rocky shores. *Limnology and Oceanography* 51, 569–579.

Bilagor

Bilaga 2. Artlista för åren 2012, 2015 och 2020.

2020	2015	2012
Phanerogama		
<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Potamogeton pectinatus</i>	<i>Potamogeton pectinatus</i>
<i>Potamogeton perfoliatus</i>	<i>Potamogeton perfoliatus</i>	<i>Potamogeton perfoliatus</i>
<i>Ruppia maritima</i>	<i>Ranunculus baudotii</i>	<i>Zostera marina</i>
<i>Zanichellia palustris</i>	<i>Ruppia maritima</i>	
	<i>Zanichellia palustris</i>	
Chlorophyta		
<i>Cladophora glomerata</i>	<i>Cladophora glomerata</i>	<i>Cladophora glomerata</i>
<i>Cladophora rupestris</i>	<i>Cladophora fracta</i>	<i>Cladophora rupestris</i>
<i>Ulva intestinalis</i>	<i>Cladophora rupestris</i>	<i>Ulva intestinalis</i>
<i>Ulva prolifera</i>	<i>Ulva intestinalis</i>	<i>Tolypella nidifica</i>
	<i>Ulva linza</i>	
	<i>Spirogyra sp.</i>	
Charophyta		
<i>Chara aspera</i>	<i>Chara aspera</i>	
<i>Tolypella nidifica</i>	<i>Tolypella nidifica</i>	
Pheophyta		
<i>Chorda filum</i>	<i>Chorda filum</i>	<i>Chorda filum</i>
<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	<i>Dictyosiphon foeniculaceus</i>	<i>Ectocarpus siliculosus</i>
<i>Ectocarpus siliculosus</i>	<i>Ectocarpus siliculosus</i>	<i>Elachista fucicola</i>
<i>Elachista fucicola</i>	<i>Elachista fucicola</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>
<i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Fucus vesiculosus</i>	<i>Pylaiella littoralis</i>
<i>Pylaiella littoralis</i>	<i>Pylaiella littoralis</i>	<i>Stictyosiphon tortilis</i>
<i>Battersia arctica</i>	<i>Pseudolithoderma sp.</i>	
	<i>Stictyosiphon tortilis</i>	
Rhodophyta		
<i>Ceramium tenuicorne</i>	<i>Ceramium tenuicorne</i>	<i>Ceramium tenuicorne</i>
<i>Coccotylus/Phyllophora</i>	<i>Furcellaria lumbricalis</i>	<i>Coccotylus/Phyllophora</i>
<i>Furcellaria lumbricalis</i>	<i>Hildenbrandia rubra</i>	<i>Furcellaria lumbricalis</i>
<i>Hildenbrandia rubra</i>	<i>Polysiphonia fibrillosa</i>	<i>Hildenbrandia rubra</i>
<i>Polysiphonia fibrillosa</i>	<i>Polysiphonia fucoides</i>	<i>Polysiphonia fucoides</i>
<i>Polysiphonia fucoides</i>		<i>Rhodomela confervoides</i>

Bilaga 3. DCA-analys (Detrended Correspondence Analysis) i PAST som delar in det biologiska datat i hård- och mjukbottenarter. Arterna innanför cirkeln är mjukbottenarter.

