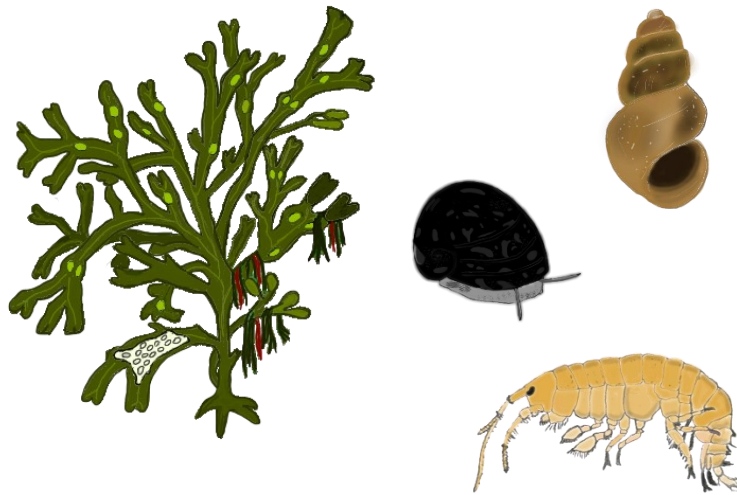


Variation i blåstångens (*Fucus vesiculosus*) evertebratsamhällen längs en djupgradient



Wiljam Eklund

Pro gradu-avhandling i miljö- och marinbiologi

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

Handledare: Sonja Salovius-Laurén

Biträdande handledare: Tiina Salo & Karl Weckström

2023

ÅBO AKADEMI

Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Miljö- och marinbiologi

Wiljam Eklund, 2023

Variation i blåstångens (*Fucus vesiculosus*) evertebratsamhällen längs en djupgradient

Pro gradu-avhandling, 38 s. + bilagor

Sammanfattning

Forskning kring marin artmångfald (biodiversitet) har ökat i hastig takt och vattenväxtlighet och makroalger anses vara viktig för att upprätthålla den. I Östersjön betraktas blåstången (*Fucus vesiculosus*) som en av de viktigaste habitatbildande arterna som upprätthåller artmångfalden i kustområden. Vattendjupet är en av de mest centrala faktorerna som påverkar hur arter är utspridda och både bottensubstratet och vattenmassan vid kustområden är sällan enhetligt likadana längs djupgradienter. Marina arters utbredning begränsas också av miljöförändringar som inte påverkar olika djup i samma grad. Blåstångens djuputbredning har till exempel förflyttats mot grundare vatten i norra Östersjön som en konsekvens av långvarig områdesspecifik övergödning. Det finns fortfarande kunskapsluckor om undervattensmiljön vid flera havsområden och specifikt gällande hur vattendjupet påverkar evertebratsamhällen som lever bland makroalgerna. Eftersom blåstångens evertebratsamhällen utgör en viktig länk inom kustekosystemens födovävar, är information om deras djuputbredning viktigt för olika typer av övervakning och skyddsåtgärder.

För att undersöka hur djupet påverkar artsammansättningen och artmångfalden hos blåstångens evertebratsamhällen, gjordes provtagningar från fyra djup (1, 3, 5 och 7 m) på nordvästra Åland. Resultaten visade att artantalet i blåstången stegvis ökade med djupet, med största artantalet vid 7 meters djup. Högsta individtäthet och biomassa observerades också i de djupaste blåstångsproven. Artsammansättningen varierade längs djupet med en högre förekomst av musslor (*Mytilus*, *Cardiidae*, *Macoma*), snäckor (*Hydrobia* och *Limapontiidae*), och maskar (*Platyhelminthes*, *Cyanophthalma* och *Piscicola*) bland djupare blåstången. Den grundaste blåstången

hade en högre förekomst av tångmärlor (*Gammarus*). Artsammansättningen styrs sannolikt av skillnader i bottensubstratet, blåmusslornas främjande effekt som habitatbildare, evertebraternas födoval, och skillnader i vågexponering längs djupgradienten. Eftersom resultaten visade att artantalet, individtätheten och biomassan av evertebrater ökar med djupet är blåstångens minskade djuputbredning i Östersjön oroväckande.

Nyckelord: Biodiversitet, artsammansättning, djuputbredning, skärgården, Ålands hav, Östersjön.

ÅBO AKADEMI UNIVERSITY

Faculty of Science and Engineering
Environmental- and Marine Biology

Wiljam Eklund, 2023

Variation in *Fucus*-associated invertebrate communities along a depth gradient

MSc Thesis, 38 pp. + appendix

Abstract

Research on marine biodiversity has expanded rapidly and aquatic vegetation is considered important for maintaining it. In the Baltic Sea, bladderwrack (*Fucus vesiculosus*) is considered one of the most important habitat-forming species that maintains biodiversity in coastal areas. Water depth is one of the most central factors influencing species dispersal, as both the bottom substrate and coastal waters are rarely uniformly similar along depth gradients. The distribution of marine species is also limited by environmental changes that affect depths differently. For example, the depth distribution of bladderwrack has shifted towards shallower waters in parts of the northern Baltic Sea as a consequence of long-term area-specific eutrophication. There are still gaps in our knowledge about the underwater environment at several sea basins and specifically about how water depth affects invertebrate communities associated with aquatic vegetation. Since bladderwrack invertebrate communities are an important link within coastal food webs, information about their depth distribution is important for various monitoring and protection measures.

To investigate how depth affects the species composition and species diversity of bladderwrack invertebrate communities, samples were taken from four depths (1, 3, 5 and 7 m) (n = 5) in northwestern Åland. The results showed that the number of species in bladderwrack gradually increased with depth, with the largest number of species at a depth of 7 meters. Highest abundance and biomass were also observed in the deepest bladderwrack samples. The species composition varied along the depths with a higher abundance of bivalve molluscs (*Mytilus*, *Cardiidae*, *Macoma*), gastropods (*Hydrobia* and *Limapontiidae*), and worms (Platyhelminthes,

Cyanophthalma and *Piscicola*) among the deeper bladderwracks. The shallowest bladderwrack had a higher abundance of amphipods (*Gammarus*). The species composition is likely controlled by differences in the bottom substrate, the facilitating effect of blue mussels as habitat formers, the invertebrates' selective feeding, and differences in wave exposure along the depth gradient. Since the results show an increasing species richness, abundance, and biomass of invertebrates with depth, the reduced depth distribution of bladderwrack in the Baltic Sea is worrying.

Key words: Biodiversity, species composition, depth distribution, archipelago, Åland Islands, Baltic Sea.

Innehållsförteckning

1	Introduktion	1
1.1	Östersjöns vattenväxtlighet	1
1.2	Blåstångens evertebratsamhällen	2
1.3	Blåstångens djuputbredning i norra Östersjön.....	3
1.4	Miljöförhållanden som påverkar blåstången	3
1.5	Djupets inverkan på blåstångens evertebratsamhällen	4
1.6	Frågeställning	6
2	Material och metoder.....	7
2.1	Forskningsområdet.....	7
2.2	Provtagningsdesign	8
2.3	Analysmetoder och mätvariabler	9
2.4	Databehandling och statistiska analyser	11
3	Resultat	13
3.1	Miljöförhållanden vid forskningsområdet	13
3.2	Blåstångens morfologiska egenskaper.....	15
3.3	Evertebratemas artmångfald.....	17
3.3.1	Artantal.....	17
3.3.2	Diversitetsindex.....	20
3.4	Evertebratemas individtäthet.....	22
3.5	Evertebratemas biomassa.....	23
3.6	Samhällsstrukturen.....	25
3.6.1	Vanligaste taxa bland blåstången	28
4	Diskussion.....	32
4.1	Artmångfalden och mängden evertebrater vid olika djup.....	32
4.2	Vad orsakar skillnaderna i evertebratsamhällen vid olika djup?	33
4.3	Vilken betydelse har variationen i evertebraternas djuputbredning?	36
4.4	Förslag på fortsatt forskning	37
4.5	Slutsatser.....	38
5	Tillkännagivanden	38
6	Litteraturförteckning.....	39
	Bilagor	46

1 Introduktion

1.1 Östersjöns vattenväxtlighet

Inom marina och terrestra ekosystem, är artmångfalden en av de viktigaste faktorerna som inverkar på hur ekosystemfunktionerna framträder (Tilman et al. 2014). Efter att FN:s fördrag om konventionen om biologisk mångfald (eng. *Convention on Biological Diversity*) ingicks 1992, har forskning kring artmångfald ökat enormt och är fortfarande ett tyngdpunktsområde inom marin forskning, med målet att förhindra förlusten av biologisk mångfald (Liu et al. 2011). I kustekosystemen är den habitatbildande vattenväxtligheten (inklusive makroalger) en förutsättning för att artmångfalden och ekosystemfunktionerna upprätthålls (Bruno och Bertness, 2001; Bulleri et al., 2021). I havsområden med naturligt låg artmångfald, som norra Östersjön, ökar vattenväxtlighetens betydelse längs kusterna, eftersom det är endast få arter som anses bilda liknande habitat (Kautsky et al., 2017). De djursamhällen som lever bland växtligheten är beroende av habitatstrukturen och mängden djur i förhållande till den är ofta direkt proportionell till biomassan av växter eller makroalger (Hansen et al., 2011; Kautsky et al., 2017). I Östersjön har blåstången (*Fucus vesiculosus*) länge betraktats vara en av de viktigaste habitatbildande arterna som upprätthåller artmångfalden vid kustområden (Kautsky et al., 2017).

Östersjöns kustområden karakteriseras av två olika bottentyper, hård- och mjukbottenssubstrat, eller en blandning av dessa. Bottenssubstratet bestämmer vilken typ av vattenväxtlighet som kan växa där; makroalger är typiska för hårbotten och kärlväxter samt kransalger för mjukbotten (Kautsky et al., 2017). Blåstången är en flerårig brunalg som växer på hårbotten vid de flesta havsområden i Östersjön. I Finland påträffas den vid kusten och längs med skärgårdens flertaliga öar från östra Finska Viken upp till Kvarken (HELCOM, 2013a). Förändringar i temperatur och salinitet har också en direkt effekt på blåstången genom att påverka överlevnaden och etableringen av nya plantor (Wahl et al. 2012). Saliniteten har också visats påverka blåstångens utbredning och morfologi (Ruuskanen och Bäck, 1999; Rinne och Salovius-Laurén, 2020), vilket innebär att mindre och smalare plantor ofta förekommer i områden med lägre salinitet (Ruuskanen och Bäck, 1999).

1.2 Blåstångens evertebratsamhällen

Blåstången formar ett levnadshabitat som uppehåller ett mångfaldigt organismsamhälle; bestående av evertebrater, fiskar och alger (Rindi och Guiry, 2004; Schagerström et al., 2014) som utgör en väsentlig del av kustekosystemen. Till blåstångs-associerade arter tillhör bland annat tånggråsuggorna (*Idotea*-släktet) och deras biologiska interaktioner med blåstången, som t.ex. betningstrycket, har studerats i stor omfattning (Jormalainen et al., 2001; Leidenberger et al., 2012; Rugiu et al., 2021). Massförekomst av *Idotea baltica* har kopplats till en minskad utbredning av blåstång vid Sveriges sydöstra kust (Engkvist et al., 2000; Nilsson et al., 2004) och föreslogs också vara en av orsakerna till minskad djuputbredning i Finland (Rinne och Salovius-Laurén, 2020). En annan av de vanligaste kräftdjur som förekommer bland blåstången är tångmärlorna (*Gammarus* sp.). Eftersom de är mobila omnivorer som betar på växtligheten och mikroberna som bildas på ytorna, äter dött organiskt material, och är en födoresurs för fiskar, anses de vara en viktig länk i kustekosystemens födovävar. (Kolding, 1981; Korpinen och Westerbom, 2010; Kautsky et al., 2017). Några andra vanliga betare som hittas bland blåstången är tusensnäckor (*Hydrobia* sp.) och båtsnäckor (*Theodoxus fluviatilis*) (Kersen et al., 2011). Mera stillasittande arter är också typiska bland blåstången såsom blåmusslor (*Mytilus trossulus/edulis*) och havstulpaner (*Amphibalanus improvisus*) (Kersen et al., 2011). Blåmusslor, såsom blåstången, är en av de viktigaste habitatbildande arterna i norra Östersjön som upprätthåller en hög artmångfald och individtäthet (Koivisto och Westerbom, 2010). De innehar förmågan att höja på mängden näringsämnen i omgivande sedimentet och utgöra ett gömställe för andra evertebrater (Norling och Kautsky, 2007).

Slamkrabban (*Rhitropanopeus harrisi*) och *Sinelobus vanhaareni* tillhör de invasiva kräftdjuren som hittas bland blåstången. Slamkrabban har bland annat observerats påverka artmångfalden av blåstångens evertebratsamhällen, eftersom snäckor, kräftdjur och fjädermyggslarver minskat drastiskt efter slamkrabbans etablering (Jormalainen et al., 2016). Effekterna av *S. vanhaareni* är oklara, men den är främst en detritusätare och har observerats leva på mycket varierande djup och utnyttja olika miljöer (Gagnon et al., 2022).

1.3 Blåstångens djuputbredning i norra Östersjön

Makroalger växer endast i den eufotiska zonen, den solbelysta delen av vattnet, som kan sträcka sig till ca 20 meters djup i Östersjön eller till <5 m vid grumliga förhållanden (Kautsky et al., 2017). Både observationer och experiment har visat att blåstångens tillväxt och djuputbredning är starkt beroende av ljus (Rhode et al. 2008) och därmed är eutrofiering ett stort hot för dess överlevnad i Östersjön (Kautsky et al. 1986).

Via långtidsuppföljningar i Östersjön har det observerats att blåstången inte växer lika djupt som tidigare (Kautsky et al. 1986; Torn et al., 2006; HELCOM, 2018; Rinne och Salovius-Laurén, 2020). Denna förändring har inte varit lika stark inom alla havsområden i Finland, utan varierat beroende på långvariga områdesspecifika miljöförhållanden (Snickars et al., 2014; Rinne och Salovius, 2020). Till exempel i Bottenhavet har blåstången högre täckningsgrad och djuputbredning (6–7 m), jämfört med Skärgårdshavet där den slutar på djup under 3 m (Snickars et al., 2014). Denna stora skillnad tros vara knuten till Skärgårdshavets försämrade vattenkvalitet sedan 1970, medan Bottenhavet varit mindre påverkat (Snickars et al. 2014). Blåstången visar också geografisk variation i dess djuputbredning inom Finska viken, där den växer djupare i öst jämfört med väst (Ruuskanen, 2016). Ett av havsområdena i sydvästra Finland där blåstång fortfarande kan växa ner till 6–7 m är Ålands hav och framför allt Norrhavet (Rinne och Salovius, 2020; ÅlandSeaMap, 2021). Havsområden, som vid norra Åland, där blåstångens djuputbredning förblivit relativt oförändrad och fortfarande når djupare vatten är ett optimalt forskningsområde för att undersöka djuprelaterade skillnader hos evertebratsamhällen.

1.4 Miljöförhållanden som påverkar blåstången

Stora delar av Östersjön påverkas mer eller mindre av övergödning (Bonsdorff et al. 1997; Fleming-Lehtinen et al. 2015; HELCOM, 2018; Murray et al. 2019), vilket medför negativa effekter på makroalger samt djursamhällen som använder den som habitat (Bonsdorff et al. 1997; Rinne et al. 2022). Under övergödda förhållanden ökar tillväxten av växtplankton i vattenkolumnen, vilket gör vattnet grumligt och minskar på ljusstillgången till djupare vatten. Detta minskar tillgången till ljus och koldioxid som

blåstången kräver för sin fotosyntes (Eriksson och Bergström, 2005; Rhode et al. 2008). Förutom detta, ökar näringsämnen också tillväxten av trådalger som konkurrerar med blåstången och på mängden epifyter som växer på den (Worm et al., 2000; Berger et al. 2004). Denna ökning i primärproduktionen resulterar i stora mängder av organisk sedimentering, vilket hindrar etableringen av unga blåstångsruskor i djupare delar av ljusstillgängliga hårbottenar (Eriksson och Johansson, 2003).

Även vågaktivitet och andra vattenrörelser, som strömmar och uppvällning, påverkar sammansättningen av makroalger och deras djursamhällen (Hurd, 2000; Cacabelos et al., 2010; Wahl et al., 2012) eftersom marina arter ofta har anpassat sig till olika exponeringsgrader (MarLIN, 2020; Kersen et al., 2011). Blåstången har i regel en högre täckningsgrad samt växer djupare vid mera exponerade (utsatta) områden (Rinne et al. 2011). Detta beror troligen på att hårbottensubstrat är vanligare och landavrinningen av näringsämnen förblir mindre längre ute i skärgården (Kautsky et al., 2017). I allmänhet påverkas de grundaste blåstångsbälten i högre grad av kraftiga vågrörelser, istäcken och värmeböljor, medan de djupaste ruskorna och deras fauna påverkas av eventuell brist på ljus och låga syrehalter (Kautsky et al., 2017; Wahl et al., 2012). Makroalger som växer djupare är också tåligare för lägre ljusnivåer och har ofta en smalare bål (thallus) (Kautsky et al., 2017).

1.5 Djupets inverkan på blåstångens evertebratsamhällen

Vattendjupet är en av de mest centrala faktorerna som påverkar artsammansättningen i ett vattenområde, både inom globala och lokala ekosystem (Kautsky et al., 1990; Costello et al., 2015; Saarinen, 2015; Kautsky et al., 2017; Zhou et al., 2017; Chaikin et al., 2021). Djupet påverkar hur arter är utspridda, eftersom både bottensubstratet och vattenmassan vid kustområden är sällan enhetligt likadan längs djupgradienter. På grund av havsvattnets kemiska egenskaper och ständiga rörelser som samverkar med klimatet, kan det förekomma skikt i vattenkolumnen på grund av temperatur- och salinitetsskillnader (Snoeijs-Leijonmalm et al., 2017). Dessa kan vara ett resultat av solvärme, sötvattenavrinning, havsströmmar eller vågor. Miljövariabler som temperatur, salinitet, pH, näringsmängd, och vågrörelser förändras med djupet, vilket gör att växt- och djursamhällen måste anpassa sig till dem (Snoeijs-Leijonmalm et al., 2017). Organismer kan då tänkas anpassa eller förflytta sig till olika vattendjup som

respons på förändringar i vattenmiljön eller själva habitatstrukturen (Pinsky et al., 2013).

Eftersom betningstrycket också kan variera med djupet, kan blåstången prioritera kemiska skyddsmekanismer (phlorotanniner) istället för tillväxt (Jormalainen och Ramsay, 2009). Detta kan resultera i skillnader i storlek och skyddsmekanismer vid olika djup. Betning kan också ha en positiv effekt för blåstången eftersom betare också äter blåstångens påväxt (epifyter och periphyton) och kortlivade trådalger som konkurrerar med blåstång om utrymme, näring och solljus (Wahl et al. 2012). Då motverkar betningen den kraftiga tillväxten av epifyter och trådalger som sker på grund av höga näringsförhållanden (Worm et al., 2010). Flera evertebrater så som tångmärlor, båtsnäckor och tånggråsuggor uppvisar dessutom olika preferenser för epifyter eller blåstång, vilket varierar mellan arter, med tiden och djupet (Hansen et al. 2011, Saarinen et al. 2018, Kahma, 2022).

Biologiska interaktioner, som predation eller konkurrens, tillsammans med artspecifika miljökrav påverkar organismers tillväxt, reproduktion och överlevnad (Begon et al. 2006). Närvaron av predatorer, som fisk, påverkar t.ex. indirekt makroalger och dess evertibratsamhällen via deras roll i födovävarna (Wikström och Kautsky, 2007; Korpinen et al., 2007b). Blåstångens täthet har observerats minska när fiskar är frånvarande och betare inte utsätts för predation, vars effekt också varierat med djupet (Korpinen et al. 2007b).

Eftersom miljövariabler och biologiska interaktioner kan förändras starkt vid olika djup, är det möjligt att evertibratsamhället bland blåstången uppvisar varierande migrations-, reproduktions-, eller födobeteende på olika djup. Beteenden kan vara ett resultat av dygnsvariationer (Marklund et al. 2001; Weckström och Salovius-Laurén, 2023), en reaktion på ogynnsamma miljöförändringar så som värmeböljor (Pinsky et al. 2013; Chaikin et al. 2021) eller preferenser för olika typer av växtlighet (Hansen et al. 2011, Saarinen et al. 2018). De främjande effekterna av blåmusslor som lever tillsammans med blåstången har också visat olika effekter på associerade evertibratsamhällen beroende på djupet och exponeringsgraden (Westerbom et al. 2019). Det finns också observationer som tyder på att olika evertibrater föredrar olika djup. Till exempel uppvisar de marina tångmärlorna habitatselektion genom att migrera emellan makroalger på olika djup som en del av deras

reproduktionsbeteende (Kolding, 1981). Blåmusslor och tusensnäckor har också observerats i högre täthet vid djupare områden (Korpinen et al. 2007b; Saarinen, 2015). Forskning från norra Östersjön där djupets betydelse för makroalgers evertebratsamhällen studerats (Korpinen et al. 2007a & 2007b; Saarinen, 2015; Westerbom et al. 2019) har beaktat provtagningar från endast två olika djup och därav finns det ansats att utöka forskningen till en djupgradient som sträcker sig längs med hela blåstångsbältet.

Information om vattendjupets inverkan på evertebrater och vilka specifika miljökrav de har, saknas också från biologiska databaser (MarLIN, 2020; BISE, 2022) och ekologiböcker. Bland IUCN:s rödlistade arter är evertebraterna en av de mest underrepresenterade organismgrupperna när det gäller kunskap om deras utrotningsstatus (Eisenhauer et al. 2019). Artsammansättningen vid olika djup påverkas dessutom på olika sätt av miljöproblem, som klimatförändring och eutrofiering (Kautsky et al. 1986; Bonsdorff et al. 1997; Pinsky et al. 2013; Chaikin et al. 2021).

1.6 Frågeställning

Målsättningen med denna pro gradu-avhandling är att undersöka hur evertebratsamhällen associerade med blåstång, samt själva blåstången, förändras längs en djupgradient i ytterskärgården på Åland. Frågeställningarna för avhandlingsarbetet är följande:

1. Hur skiljer sig artmångfalden, individtätheten, och biomassan hos blåstångens evertebrater på olika djup?
2. Hur skiljer sig samhällsstrukturen och vanligaste evertebrat taxa på olika djup?

Denna avhandling bidrar med ny kunskap om Ålands undervattensmiljö, vilken fortfarande hör till de mindre utforskade havsområdena i Finland (LIFE20, 2021) Resultaten bidrar till att utöka kunskapen om makroalger och biodiversiteten som den upprätthåller på olika djup i norra Östersjön. Information om viktiga nyckelarters utbredning och artsammansättningen bland dem utgör en viktig del av baskunskapen

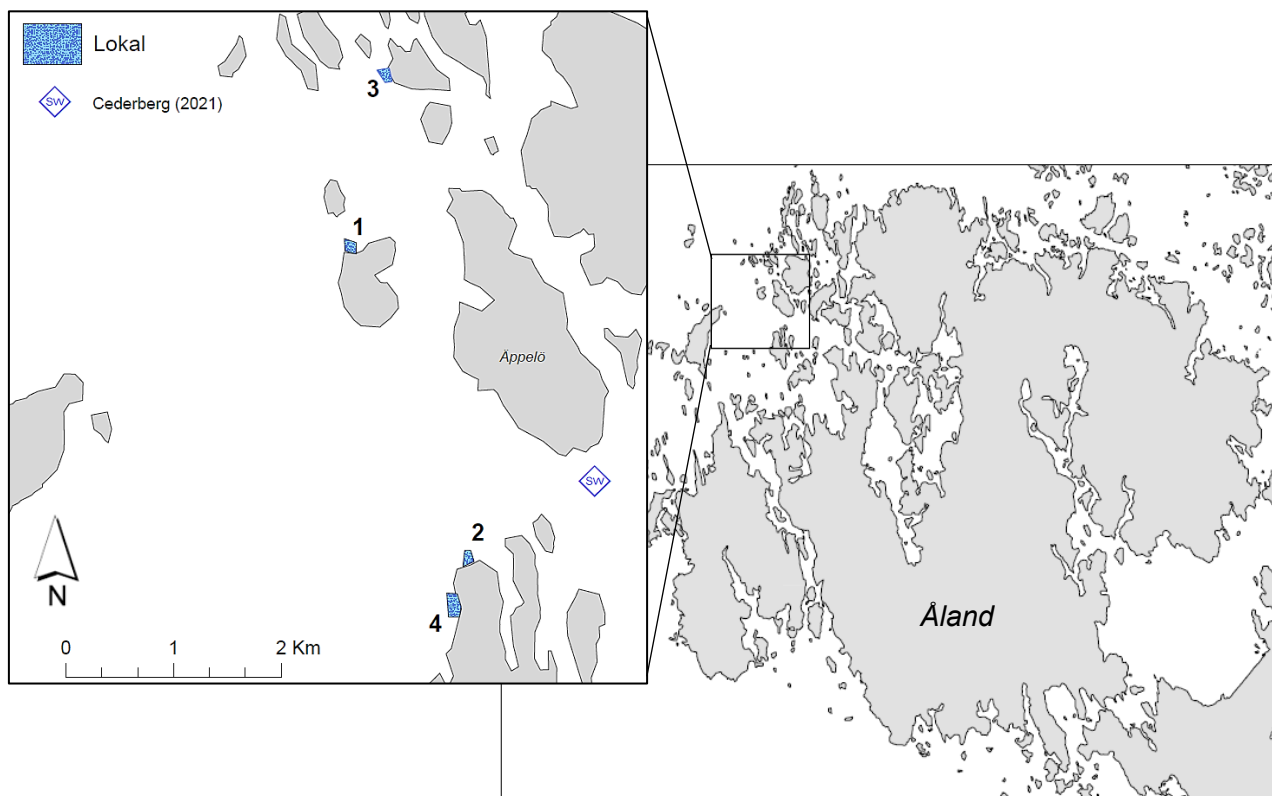
som används när uppföljningsprogram och marina skyddsområden skall planeras (HELCOM, 2021; BISE, 2022).

2 Material och metoder

2.1 Forskningsområdet

Forskningsområdet är beläget i ytterskärgården på nordvästra Åland, kring öarna vid Finbofjärden (Figur 1). Sammanlagt tolv lokaler besöktes före provtagningen påbörjades och av dessa valdes fyra som hade en tillräcklig djuputbredning av blåstång. Provtagningsområdena granskades med en Deep Trekker DTG 3 undervattensrobot utrustad med videokamera för att säkerställa blåstångens djuputbredning vid önskade djup. Alla områden ligger inom ytterskärgården och har en relativt liknande exponeringsgrad. Alla lokaler provtogs under en period på 3 veckor, mellan 18.7 - 9.8.2022. Alla provtagningar gjordes under samma tid på dygnet, mellan kl. 10-14.

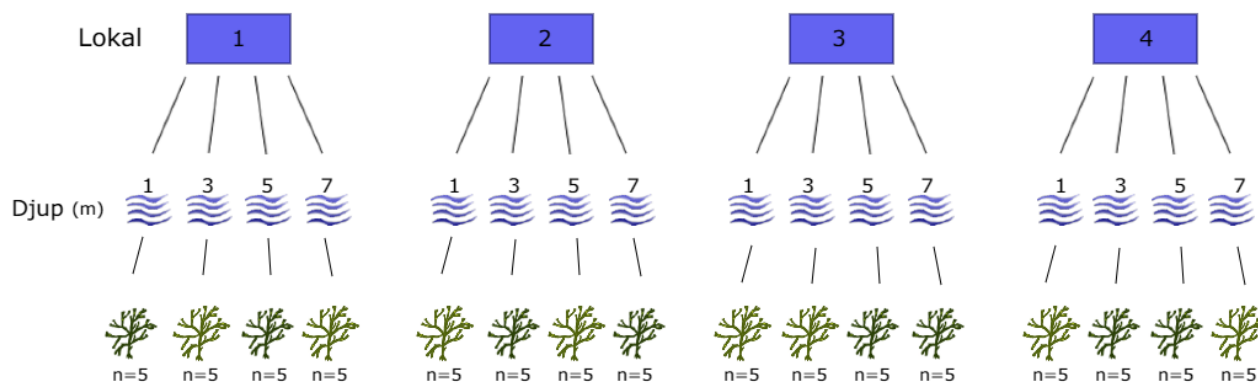
Vattenkvaliteten har regelbundet undersökts i området på en meters djup under en långtidsuppföljning, vilket visat en liten linjär ökning mellan åren 1993–2020 i ytvattentemperatur, närsalter (fosfor och kväve) och klorofyll a. Saliniteten och siktdjupet har minskat linjärt under samma tidsperiod (Cederberg, 2021). Under provtagningsmånaderna (Maj-September) har ytvattentemperaturen varierat mellan 5 och 23 °C, saliniteten mellan 4,5 – 6,5, och siktdjupet mellan 2 och 8 m (Cederberg, 2021). Området är alltså ett måttligt exponerat hårbottenområde med relativt högt siktdjup, vilket möjliggjort att blåstången kan växa ner till > 7 m.



Figur 1: Karta över provtagningslokalerna på nordvästra Åland. 1) Bockskär, 3) Bässkär, 2 & 4) Torsholma.

2.2 Provtagningsdesign

För att samla in heltäckande information om evertebratsamhällen bland blåstången längs en djupgradient, gjordes provtagningen vid fyra lokaler, där fem blåstångsprov samlades in från fyra olika djup (1, 3, 5 och 7 meter \pm 0,5 m) vid varje lokal (Figur 2). Sammanlagt 80 blåstångsruskor samlades in. Denna typ av design är hierarkisk (eng. nested), eftersom de olika provtagningsdjupen är grupperade inom lokalerna och kan påverkas av provtagningsstidpunkten och miljöomständigheterna i området. Provtagningsdjupen är alltså inplacerade inom deras individuella lokaler och beaktas som replikat inom dem. Hur denna typ av variansanalys beräknas presenteras senare i Tabell 1 under rubrik 2.4.



Figur 2: Illustration av provtagningsdesignen som användes.

Blåstångsprovtagningen gjordes med dykning genom att först estimeras blåstångens täckningsgrad (%) vid provtagningsdjupen. Provtagningen påbörjades sedan från den djupaste punkten uppåt till följande djup. Blåstången togs tillvara genom att omsluta den med en nätpåse och försiktigt rycka loss den från substratet. Blåstångsruskorna vid varje djupintervall valdes enligt storlek (25 ± 5 cm) för att få mera jämförbara resultat. I mån av möjlighet togs proven med avstånd från varandra (minst 1,5 m isär) för att minska störning orsakat av dykningen. Avståndet mellan de olika djupen uppgick till minst 5 meter. Efter dykningen togs vattenprover från lokalerna med en Limnos vattenprovtagare. De insamlade blåstångsruskorna transporterades till fältstationen där de förvarades i kyla tills analysen.

Blåstångsbältets bottensubstrat delades in i fyra kategorier (berg, stenar, stenblock, och blandsediment) och täckningsgraden för dessa estimerades i procentskala (0–100 %). För att notera miljöförhållanden som kan påverka lokalerna och möjligtvis förklara en del av resultaten, mättes följande abiotiska variabler vid varje lokal från 1, 4 och 7 m: vattentemperatur, salinitet, pH, syrehalt, grumlighet, Secchi-djupet, vindstyrka, molnighet, och lufttemperatur.

2.3 Analysmetoder och mätvariabler

Under fältarbetet fungerade Husö biologiska station som fältstation för förvaring av prov, provgenomgång och vattenprovsanalys. Först uppskattades täckningsgraden av epifyter på blåstången på en skala från 0 till 6, varefter de avlägsnades. Sedan sköljdes, skakades och handgranskades blåstången ovanför ett ämbar för att avlägsna

evertebraterna. Epifyterna granskades också under mikroskop och alla evertebrater samlades in. Alla insamlade evertebraterna sållades genom ett 0,5 mm såll och förvarades i 70 % etanol. Efter att alla evertebrater var avlägsnade från blåstången och epifyterna, mättes blåstångens längd och bredd, täckningsgraden av tångbark (*Electra crustulenta*) från 0 till 6, mängden havstulpaner (*Amphibalanus improvisus*) och apikala förgreningar räknades. Därefter roterades blåstången 20 varv i en salladsslunga för att avlägsna vatten och sedan vägdes våtvikten med 0,01 grams noggrannhet. Blåstångsruskorna torkades 48 timmar i 65 °C värme och torrvikten vägdes med 0,0001 grams noggrannhet.

Alla insamlade evertebrater artbestämdes till lägsta möjliga taxonomiska nivå och deras antal räknades. Därefter vägdes alla evertebratsamplen med 0,0001 grams noggrannhet för alla 80 prov. En ytterligare vägning gjordes också där blåmusslorna (*Mytilus trossulus*) var avlägsnade. Alla evertebratsampel granskades minst två gånger under mikroskop, där den andra granskningen gjordes för att säkerställa en korrekt artbestämning och artantal. Individantalet för olika arter i samplen räknades enbart en gång.

Variabler som analyserades för blåstångs-associerade evertebraterna var mångfalden (artantalet, Shannons diversitetsindex och Pielous jämnhet), individtätheten (eng. abundance), biomassan och samhällsstrukturen (multivariat samhällsanalys). För att ta hänsyn till möjliga storleksskillnader hos de insamlade blåstångsruskorna och få jämförbar data mellan de olika lokalerna och djupen, standardiserades alla faunans mätvariabler, exklusive artantal, enligt blåstångsruskans torrsvikt. Detta är metoden som används inom blåstångsforskning, eftersom större/längre blåstångsruskar anses innehålla mera evertebrater (Kautsky et al. 2017; Rinne et al. 2022). De flesta av figurerna i resultatdelen (3.1 - 3.5.1) presenteras enligt denna standardiseringsmetod. Individtätheten definieras därmed som antalet individer per gram torkad blåstång, och biomassan som gram fauna per gram torkad blåstång.

Trots en försiktig provtagningsmetodik, så hamnar det ofta en liten mängd sediment i provtagningspåsen då blåstångens rycks loss. När individantalet räknades, ignorerades tomma skal i mån av möjlighet, eftersom tomma blåmusslor och tusensnäckor förekommer i sedimentet vid djupare områden.

2.4 Databehandling och statistiska analyser

Inför statistiska analyser utlämnades en del taxa på grund av att det inte uppfyllde kriterierna som bestämts för studien, dvs; evertebrater i storleken < 0,5 mm som inte huvudsakligen lever bland blåstången (se Tabell 2).

Tabell 2. Lista på taxa som inte beaktades i statistiska analyser

Utlämnad taxa	Total antal	Orsak
<i>Hydrachnidia</i>	73	Flesta <0.5 mm
<i>Copepoda</i>	17	<0.5 mm
<i>Pisces</i>	10	Vertebrat
<i>Oligochaeta</i>	6	<0.5 mm
<i>Bathyporeia pilosa</i>	5	Klassas som botten djur, har sannolikt kommit med sediment i ett av proven
<i>Nematoda</i>	3	<0.5 mm
<i>Cercopagis</i>	2	<0.5 mm
<i>Corophium volutator</i>	2	Klassas som botten djur, från samma prov som <i>B. Pilosa</i>

Dessutom grupperades en del av arterna till en högre taxonomisk nivå (Tabell 4). Detta gjordes för arter som tillhörde samma släkte (*Praunus inermis* och *P. flexuosus*), för arter som liknar varandra väldigt mycket till utseendet (*Bithynia tentaculata* och *Hydrobia* snäckor), och arter som inte alltid kunde bestämmas på art nivå på grund av deras utvecklingsstadier (de tre *Idotea* arterna). Därav är det sammanlagt 24 taxa som beaktades i de statistiska analyserna.

Statistiska analyser gjordes med R version 4.2.2 (2022-10-31). För att undersöka skillnader i evertebratsammansättningen mellan djupen vid de olika lokalerna, användes en hierarkisk variansanalys (nested ANOVA). För parvisa jämförelser användes Tukeys HSD post-hoc test med Bonferroni korrigering. Post hoc testen urskiljer inte mellan hierarkiska analyser och därför inkluderas endast skillnader inom lokalerna. För att undersöka variationen i artsammansättningen mellan lokalerna och djupen användes multivariata test; PERMANOVA illustrerat med en nMDS, baserat på Bray-Curtis olikhet (dissimilarity). Den multivariata variansanalysen gjordes med BiodiversityR paketet, med nested.npmanova

funktionen (Kindt och Coe, 2005). För att undersöka vilka arter som förklarar eventuella skillnader mellan djupen i nMDS anordningen, användes envfit funktionen i Vegan paketet och en SIMPER analys (Oksanen et al. 2022). Eftersom denna analys inte beaktar hierarkiskt data, så ignorerades den hierarkiska grupperingen och analysen gjordes med endast djup som påverkande faktor (resultaten från denna analys i Bilagorna).

Signifikansnivån som användes i denna avhandling är p-värden $\leq 0,05$ (5 %). Trots att djupen har samma benämning vid alla lokaler, behandlas de som skilda enheter när analyserna utförs. Variansanalysen (ANOVA) beskriver effekten som djupen och lokalerna kan ha på provtagningsdjupen.

Tabell 3. Variansanalystabell för att testa noll hypoteser för den hierarkiska forskningsdesignen. MS = kvadratisk medelvärde (Mean Square), ϵ = residualvariansen för varje sampel, sammanslaget för alla sampel. Modellerad efter Quinn och Keough (2002)

Förklaring	Faktor	Tecken	Frihetsgrader, df	F-förhållandet
Mellan lokaler	Lokal	A	A-1	$\frac{MS_A}{MS_{B(A)}}$
Djup inom lokaler	Djup(Lokal)	B	A(B-1)	$\frac{MS_{B(A)}}{MS_{Res}}$
Sampel inom djup	Residual	Res	AB(n-1)	σ_{ϵ}^2

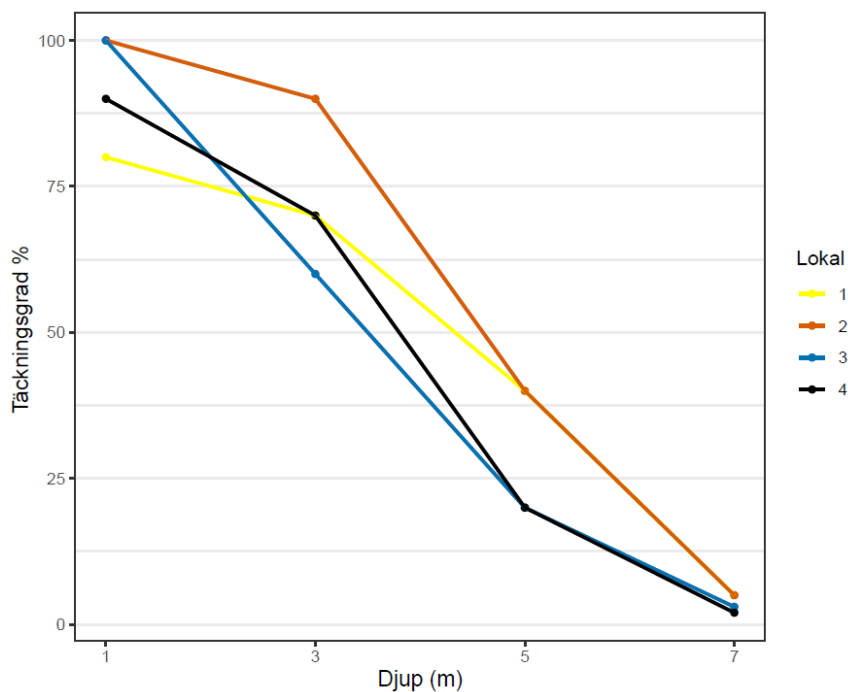
För mätvariabler som inte uppfyllde antaganden för variansanalys, dvs. normalfördelning och homogena varianser, transformerades alla värden antingen med kvadratroten eller tiologaritmen: individtäthet (log), biomassa (kvadratroten), tångmärlor (kvadratroten), *Hydrobia*-snäckor (kvadratroten), tånggråsuggor (log) och båtsnäckor (kvadratroten). Artantalet, Shannons diversitetsindex och Pielous jämnhet var normalfördelade. Blåmusslornas individtäthet och biomassa uppfyllde inte antaganden eftersom blåmusslor saknades från 15 blåstångsprov, därav gjordes inte en variansanalys för blåmusslorna.

3 Resultat

3.1 Miljöförhållanden vid forskningsområdet

Lufttemperaturen var hög under hela provtagningsperioden och varierade mellan 18 och 22°C under själva provtagningsdagarna. Under provtagningen var vattentemperaturen vid lokalerna 1 och 2 kring 16°C och steg till 18 °C när lokalerna 3 och 4 provtogs. Saliniteten var oförändrat 5,1 och syrehalten kring 60 % mellan alla lokaler och djup. pH-värdet varierade från 7,7 till 8,1 mellan lokalerna och uppmättes vara 0,1–0,2 lägre vid 7 meters djup jämfört med 1 meters djup inom alla lokalerna (se Bilaga 1 för exakta värden).

Blåstångens täckningsgrad minskade längs med djupgradienten och de djupaste provtagningspunkterna vid 7 meter hade endast en täckningsgrad på några procent. På grundaste provtagningspunkterna vid 1 meter var täckningsgraden som högst och blåstången täckte ofta hela strandlinjen (Figur 3).

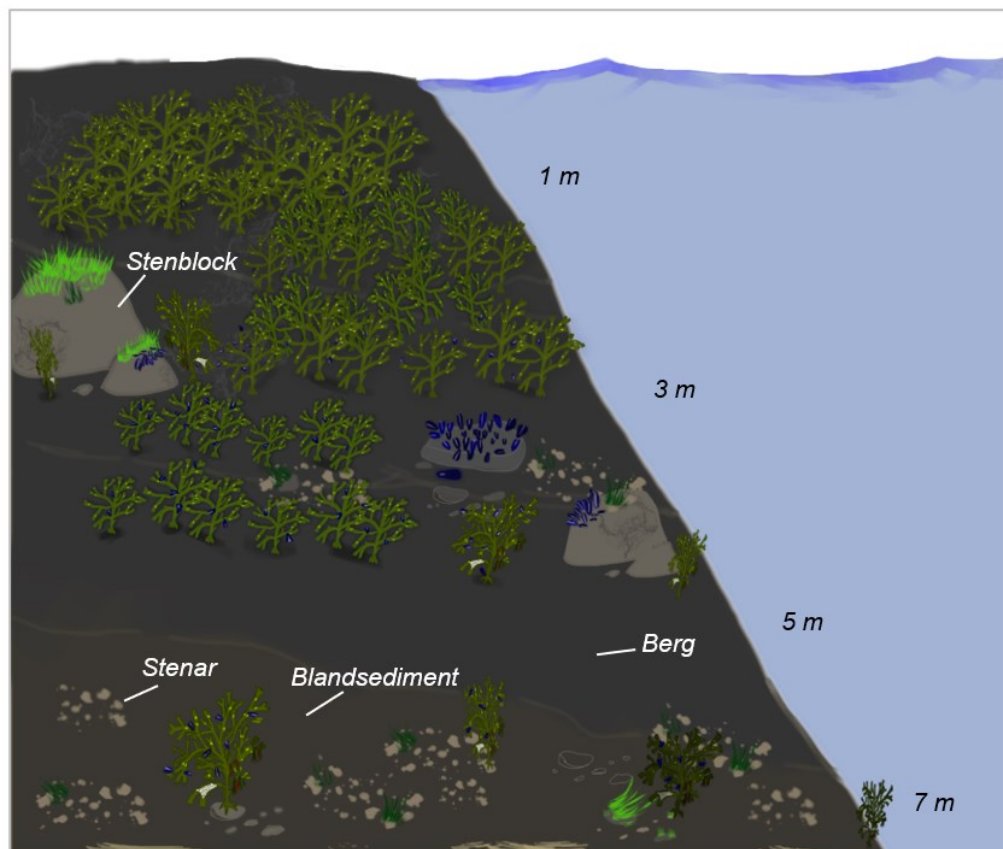


Figur 3: Uppskattade täckningsgraden av blåstång vid de fyra provtagna djupen och lokalerna (färg) (n = 1).

Bottensubstratet varierade mellan lokalerna och djupen. Ner till 5 meters djup bestod substratet till största del av berg och övergick sedan till ett mera blandat substrat med sand, lera och organiskt material vid 7 meters djup (Tabell 4 och Figur 4).

Tabell 4. Uppskattade täckningsgraderna av olika typ av bottensubstrat vid lokalerna

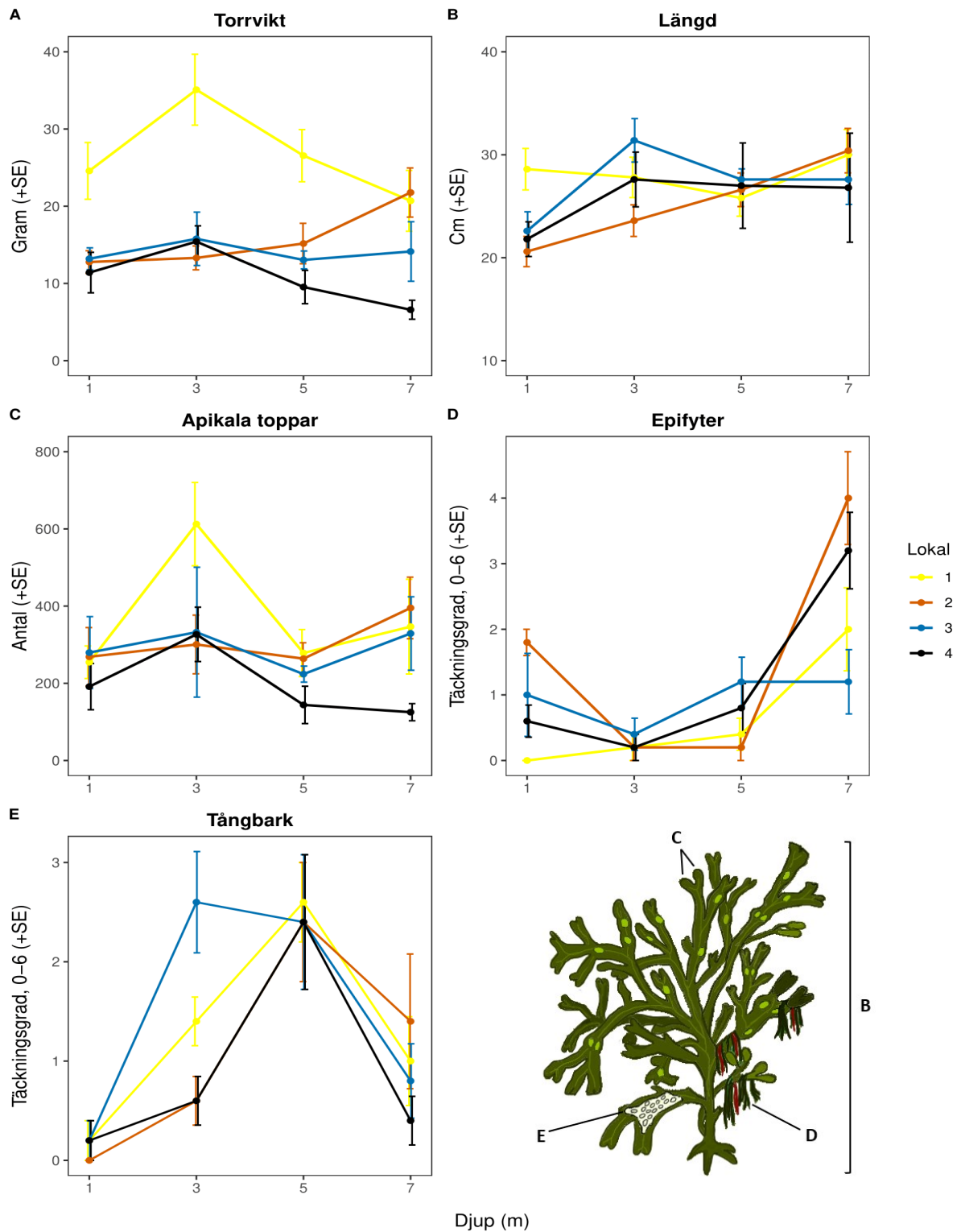
Lokal	Djup (m)	Berg (%)	Stenblock (%)	Stenar (%)	Blandsediment (%)
1	1	80	20		
	3	90	10		
	5	100			
	7	50		20	30
2	1	100			
	3	100			
	5	50		50	
	7	50		30	20
3	1	100			
	3	80	20		
	5	60	40		
	7		25	5	70
4	1	70	30		
	3	80	20		
	5	33	33		33
	7			50	50



Figur 4: Förenklad illustration av lokalerna som undersöktes samt hur täckningsgraden av blåstången och bottensubstratet såg ut vid de flesta lokaler.

3.2 Blåstångens morfologiska egenskaper

Den uppmätta torrvikten från blåstångsruskorna varierade mellan 10 och 20 g vid de flesta djup och lokaler (Figur 5A). Alla ruskor från lokal 1 var i allmänhet större jämfört med de andra lokalerna. Längden på ruskorna var för det mesta inom eftersträvade 25 ± 5 cm, men lite mindre vid 1 meters djup vid tre av lokalerna (Figur 5B). Antalet apikala förgreningar på blåstången var i medeltal kring 200–300, med några undantag (Figur 5C). Epifyternas täckningsgrad på blåstången var som högst vid 7 meters djup (Figur 5D). Epifyternas täckningsgrad var också hög vid 1 meters djup men största delen satt fast vid bålen och kunde inte avlägsnas, därav är den verkliga täckningsgraden högre vid 1 meter än det som ses i Figur 5D. Tångbarken hade högsta täckningsgraden vid 5 meters djup, där den täckte ungefär $2/6$ av ytan på varje blåstångsruska inom varje lokal (Figur 5E).



Figur 5: Medelvärden på de olika egenskaperna som mättes för blåstången från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdeets medelfel (SE). A) Blåstångsruskornas torrsvikt B) Blåstångens längd C) Antalet apikala förgreningar D) Täckningsgraden av epifyter på blåstången E) Täckningsgraden av tångbark fast på blåstången.

3.3 Evertebraternas artmångfald

3.3.1 Artantal

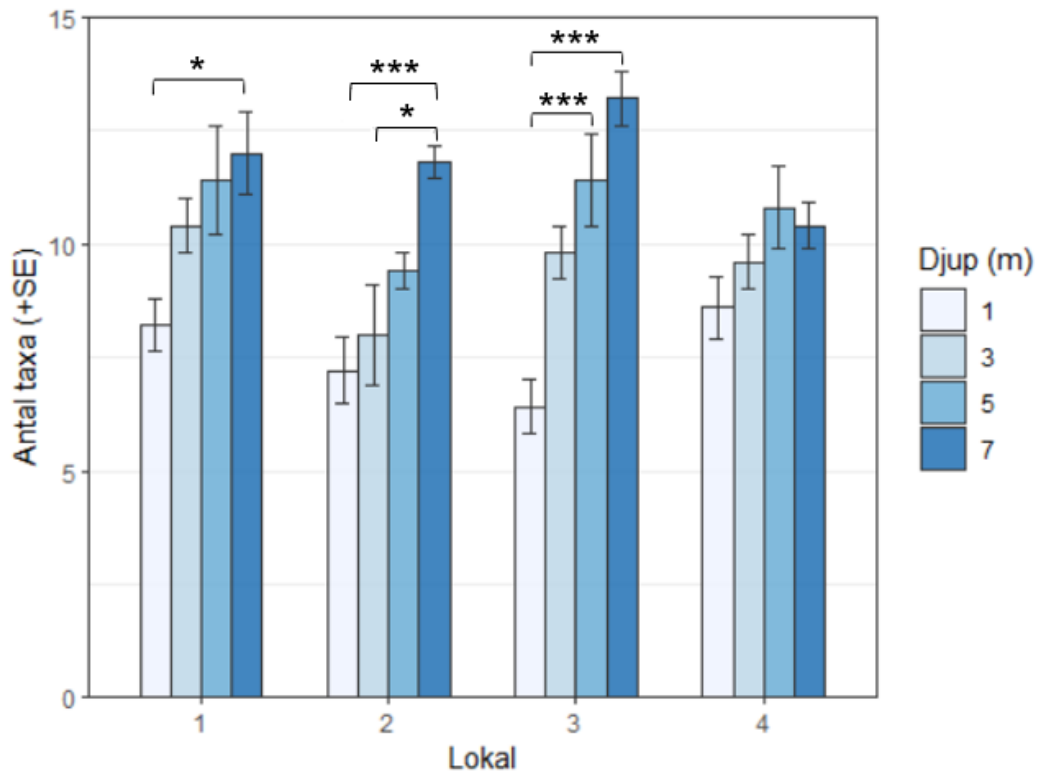
Från de 80 blåstångssampel som samlades hittades sammanlagt 39 olika arter, tillhörande 35 släkten från 9 olika taxonomiska klasser (Tabell 5).

Tabell 5. Lista på alla arter som hittades vid undersökningen, deras totala antal och gruppering. Tecknet '-' indikerar att arten inte grupperades med någon annan art

Arter	Taxonomisk klass	Total antal	Gruppering
<i>Hydrobia ulvae/ventrosa</i>	Gastropoda	6805	<i>Hydrobia</i>
<i>Bithynia tentaculata</i>			
<i>Mytilus trossulus</i>	Bivalvia	5645	-
<i>Theodoxus fluviatilis</i>	Gastropoda	3526	-
<i>Gammarus</i> sp.	Crustacea	2738	-
<i>Idotea</i> juveniler	Crustacea	1256	<i>Idotea</i> sp.
<i>I. balthica</i>		511	
<i>I. chelipes</i>		66	
<i>I. granulosa</i>		30	
		= 1863	
<i>Jaera albifrons</i>	Crustacea	770	-
<i>Cerastoderma glaucum</i>	Bivalvia	732	Cardiidae
<i>Parvicardium hauniense</i>			
Chironomidae	Insecta	442	Chironomidae
<i>Chironomus</i> sp.			
<i>Platyhelminthes</i>	-	173	-
<i>Radix balthica</i>	Gastropoda	115	-
<i>Leptocheirus pilosus</i>	Crustacea	110	-
<i>Cyanophthalma obscura</i>	Enopla	51	-
<i>Praunus inermis</i>	Crustacea	48	<i>Praunus</i> sp.
<i>P. flexuosus</i>		1	
<i>Potamopyrgus antipodarum</i>	Gastropoda	42	-
<i>Prostoma graecense</i>	Hoploneurtea	24	-

<i>Limapontia capitata</i>	Gastropoda	15	Limapontiidae
<i>Alderia modesta</i>		3	
<i>Macoma balthica</i>	Bivalvia	18	-
<i>Piscicola geometra</i>	Clitellata	9	-
<i>Physa fontinalis</i>	Gastropoda	7	-
<i>Calliopius laeviusculus</i>	Crustacea	7	-
Trichoptera	Insecta	5	-
<i>Mysis relicta</i>	Crustacea	4	<i>Mysis</i> sp.
<i>M. mixta</i>		1	
<i>Hediste diversicolor</i>	Polychaete	2	
Polychaete		1	Polychaete
<i>Sinelobus vanhaareni</i>	Crustacea	1	-

Variationsanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på artantalet, $F(12, 64) = 7,158$, $p < 0.001$, medan effekten av lokal var icke-signifikant, $F(3, 12) = 2,582$, $p = 0.061$. Artantalet ökar stegvis för varje djup och medelvärdet är som högst hos djupare blåstångsruskorna vid 5 eller 7 meter. Medelantalet från de 24 grupperade taxan för de olika djupen kan ses i Figur 6. TukeyHSD post hoc testet visade att signifikanta skillnaderna i artantalet fanns mellan de grundare (1–3 m) och djupare (5–7 m) provtagningspunkterna vid lokal 1, 2 och 3 (Tabell 6). Skillnaderna mellan djupen i lokal 4 var icke-signifikanta.



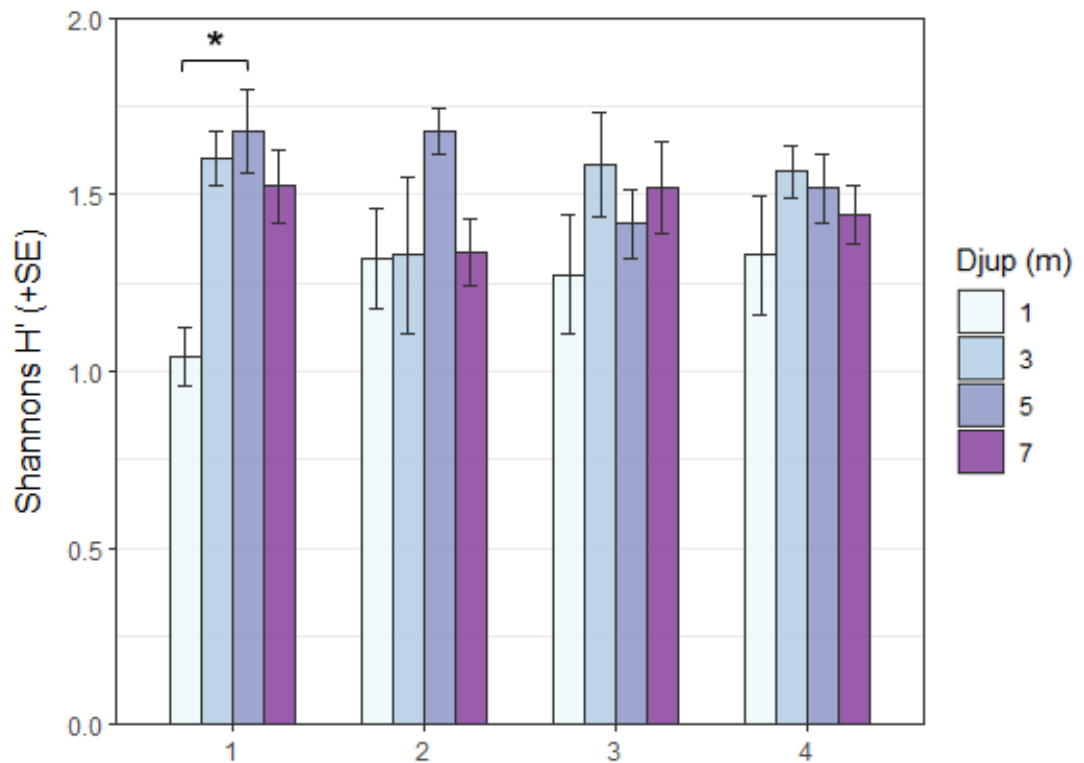
Figur 6: Medelvärden av artantalet från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel (SE=Standard error). Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

Tabell 6. Signifikanta post hoc resultat från artantalets variansanalys. Värdet innanför parenteserna anger standardavvikelsen (SD=Standard Deviation)

Lokal	Djup	Medelvärde (SD)	Skillnad	P värde
1	1 / 7	8,2 (1.3) / 12,0 (2.0)	3,8	0,048
2	1 / 7	7,2 (1.6) / 11,8 (0.8)	4,6	0,005
2	3 / 7	8,0 (2.4) / 11,8 (0.8)	3,8	0,048
3	1 / 7	6,4 (1.3) / 13,2 (1.3)	6,8	< 0,001
3	1 / 5	6,4 (1.3) / 11,4 (2.3)	5,0	0,001

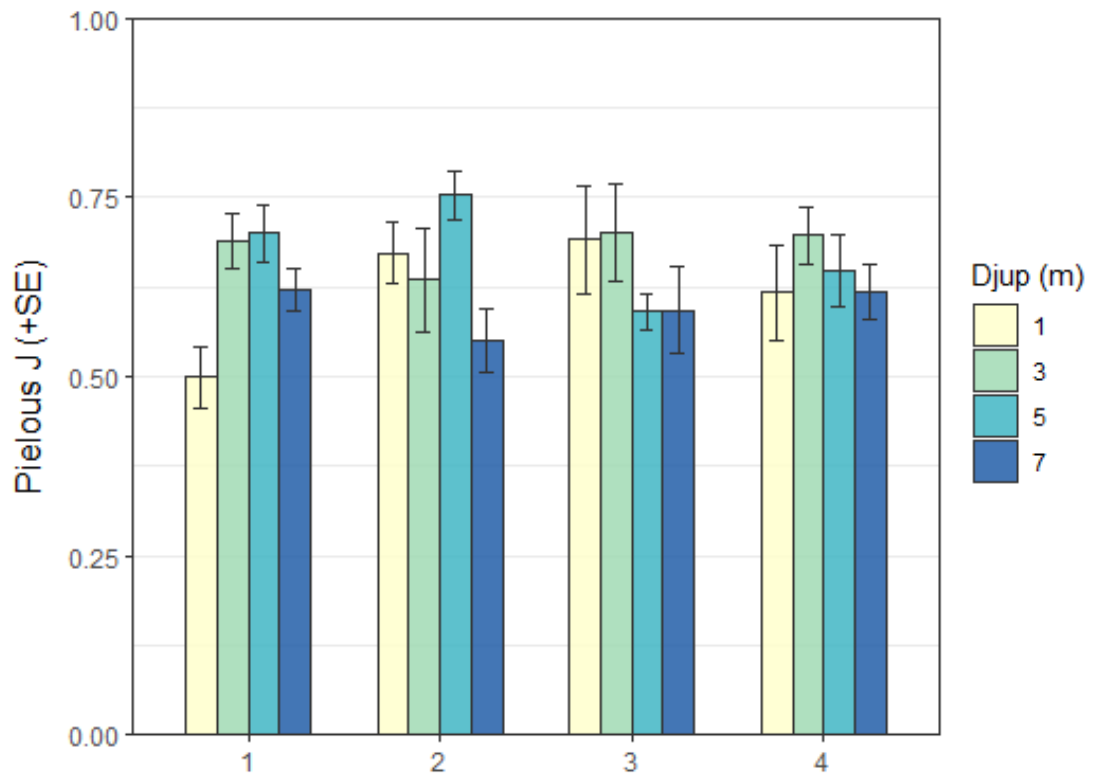
3.3.2 Diversitetsindex

Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på Shannons diversitet, $F(12, 64) = 2,308$, $p = 0,016$, medan effekten av lokal var icke-signifikant, $F(3, 12) = 0,123$, $p = 0,946$. Post hoc testet visade att signifikanta skillnaderna fanns endast mellan 1 m och 5 m djup vid lokal 1 ($p = 0,054$) (Figur 7).



Figur 7: Medelvärden av Shannons H' från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

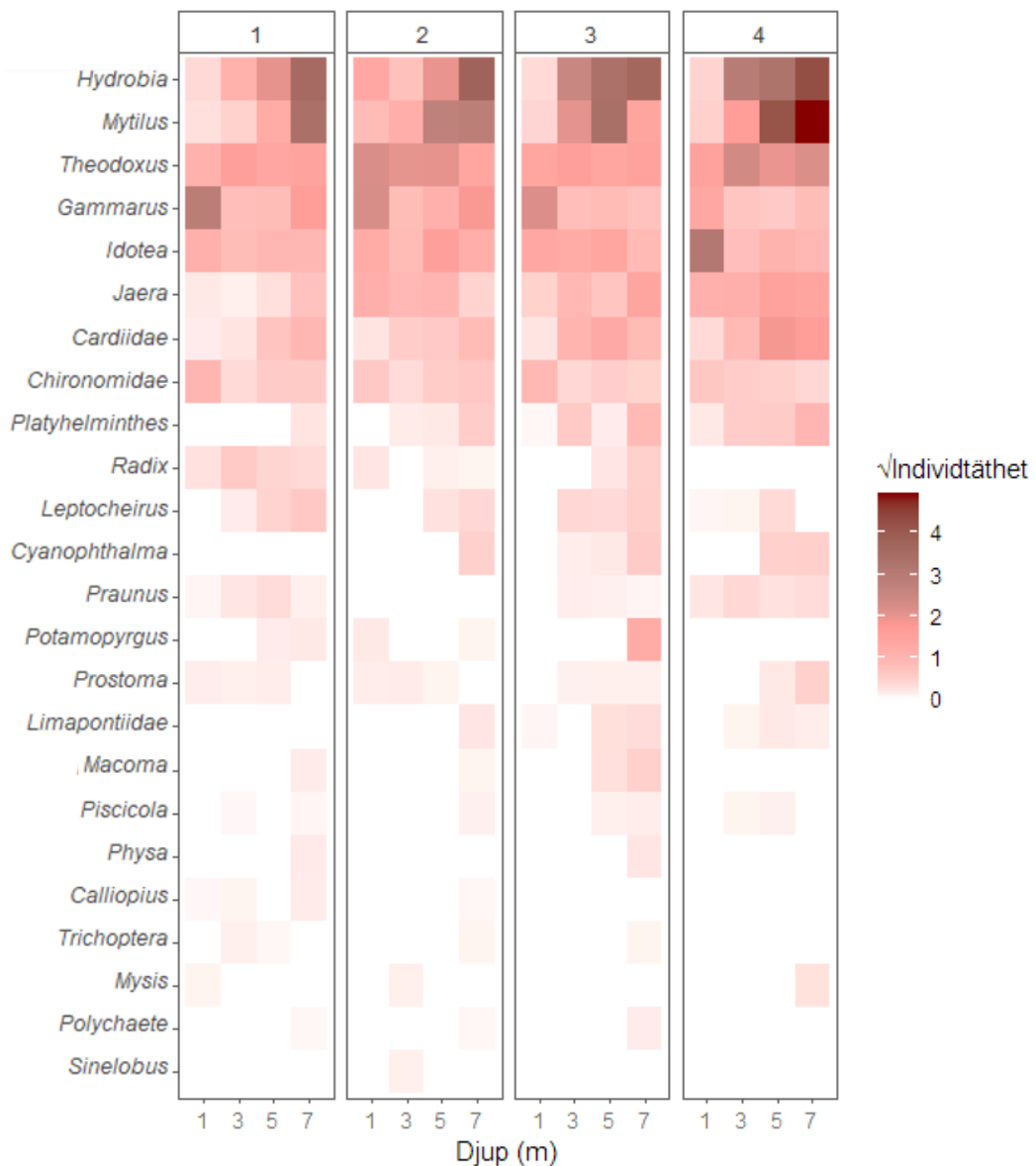
Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på Pielous jämnhet, $F(12, 64) = 2,113$, $p = 0,028$, medan effekten av lokal var icke-signifikant, $F(3, 12) = 0.178$, $p = 0.911$. Post hoc testet visade att signifikanta skillnader inte fanns mellan djup inom lokalerna (Figur 8).



Figur 8: Medelvärden av Pielous J från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel.

3.4 Evertebraternas individtätet

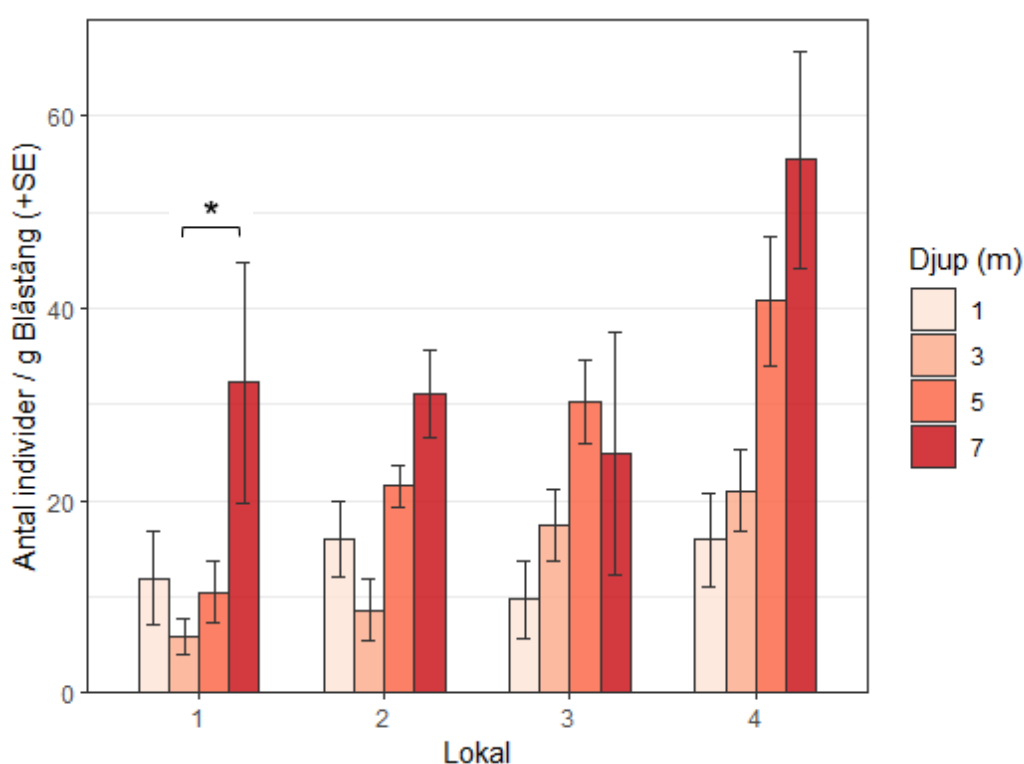
Den mest förekommande arten som hittades var tusensnäckor (*Hydrobia*), följt av blåmusslor (*Mytilus*), båtsnäckor (*Theodoxus*), tångmärlor (*Gammarus*) och tånggråsuggor (*Idotea*). Alla arternas individtätheter mellan djupen och lokalerna visas i Figur 9. Det högre artantalet och individtätheten djupare ner beror främst på en högre förekomst av musslor (*Mytilus*, *Cardiidae*, *Macoma*), snäckor (*Hydrobia*, *Physa* och *Limapontiidae*), och maskar (*Platyhelminthes*, *Cyanophthalma* och *Piscicola*), vilka huvudsakligen saknades på mindre djup (Figur 6 och 9). Ett annat mönster som kan ses är högre förekomst av tångmärlor (*Gammarus*) och en aning mera fjädermygglarver (*Chironomidae*) hos grundaste blåstången.



Figur 9: Artsammansättningen vid de provtagna lokalerna och djupen. Numreringen 1–4 vid övre delen av figuren anger lokalerna. Färgskalan visar medelvärden av

individtätheten i kvadratrotsformat för de olika arterna, där starkare röd färg betyder mera individer och vice versa. Arterna är rangordnade enligt deras totala antal (som i Tabell 5).

Variansanalysen visade en signifikant effekt av både djupet $F(12, 64) = 4,352, p < 0,001$, och lokalen $F(3, 12) = 8,112, p < 0,001$, på den totala individtätheten. Individtätheten varierar mellan lokalerna och medelvärdet var som högst hos djupare (5 och 7 m) blåstångsruskorna (Figur 10). Signifikanta skillnader mellan olika djup framkom endast vid lokal 1, mellan 3 och 7 m ($p = 0,037$). Lokal 4 skiljde sig signifikant från lokal 1 ($p < 0,001$) och lokal 3 ($p = 0,034$).

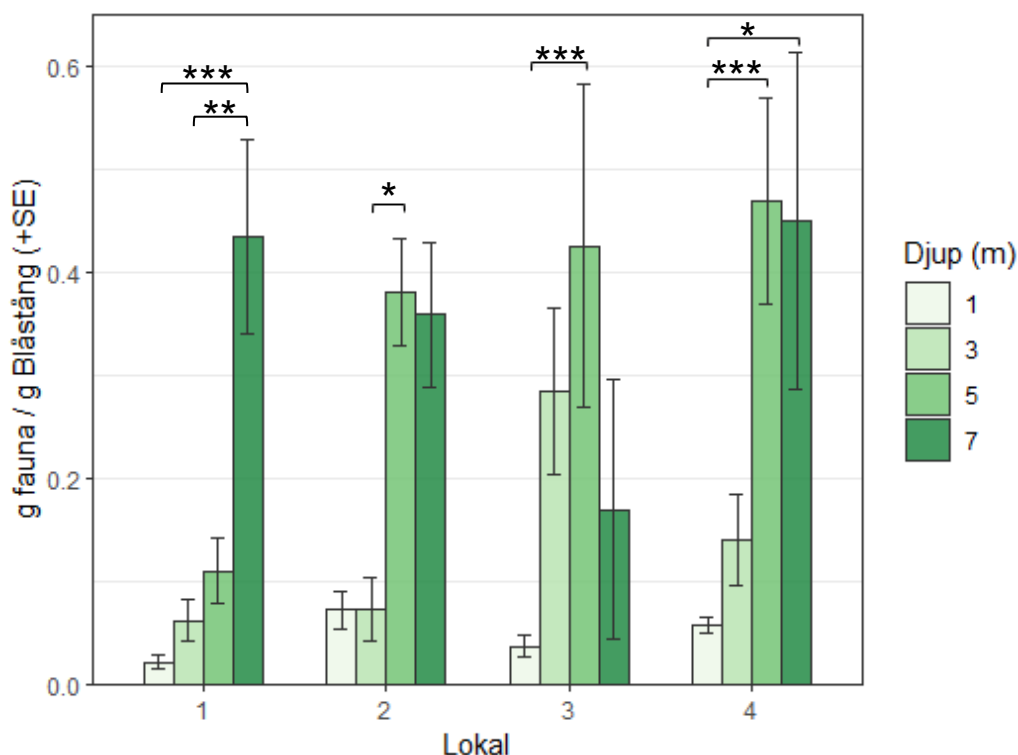


Figur 10: Medelvärden av individtätheten från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

3.5 Evertebraternas biomassa

För den totala biomassan, blåmusslorna medräknat, visade variansanalysen att djupet har en signifikant effekt, $F(12, 64) = 8,225, p < 0,001$, medan effekten av lokal var icke-signifikant, $F(3, 12) = 2,587, p = 0,061$. Den totala biomassan var som högst hos

djupare blåstångsruskorna (5 och 7 m) inom alla fyra lokaler (Figur 11). Post hoc testet visade att signifikanta skillnader i total biomassa fanns mellan de grundare och djupare provtagningspunkterna inom alla lokaler (Tabell 7).

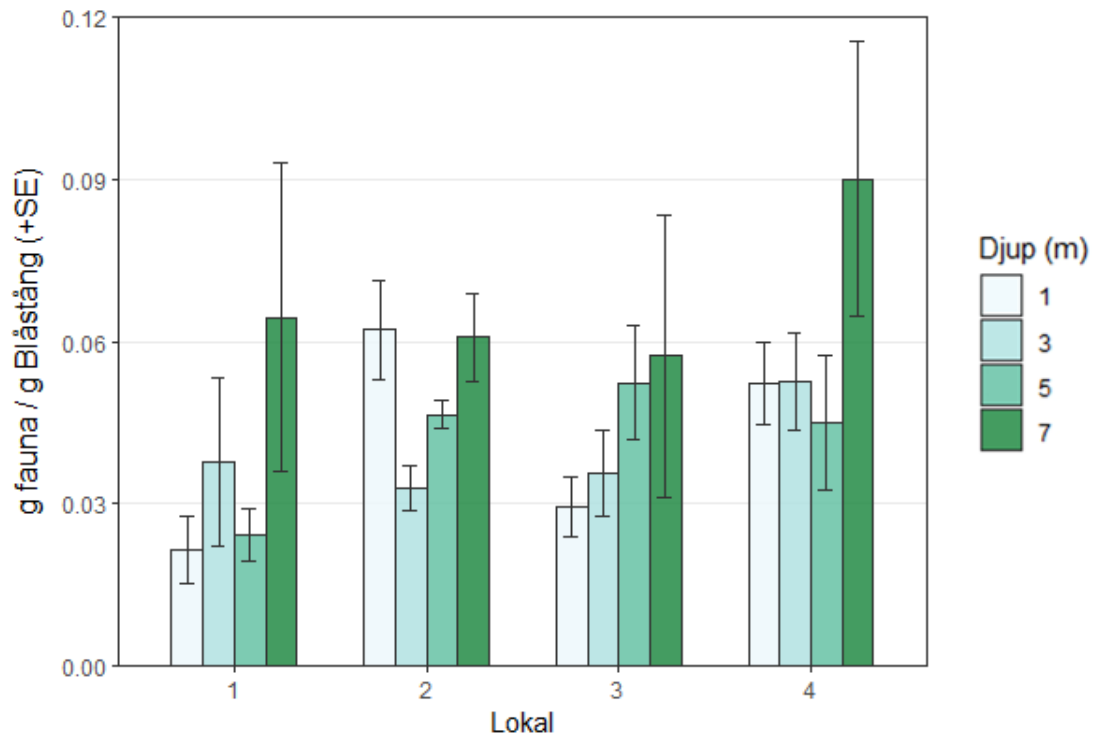


Figur 11: Medelvärden på den totala biomassan från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

Tabell 7. Signifikanta post hoc resultat från totala biomassans variansanalys mellan djupen

Lokal	Djup	Medelvärde (SD)	Skillnad	P värde
1	1 / 7	0,02 (0.015) / 0,43 (0.21)	0,41	< 0,001
1	3 / 7	0,06 (0.045) / 0,43 (0.21)	0,37	0,013
2	3 / 5	0,07 (0.068) / 0,38 (0.12)	0,31	0,049
3	1 / 5	0,04 (0,023) / 0,43 (0,35)	0,39	0,008
4	1 / 7	0,06 (0,018) / 0,45 (0,36)	0,39	0,024
4	1 / 5	0,06 (0,018) / 0,47 (0,23)	0,41	0,005

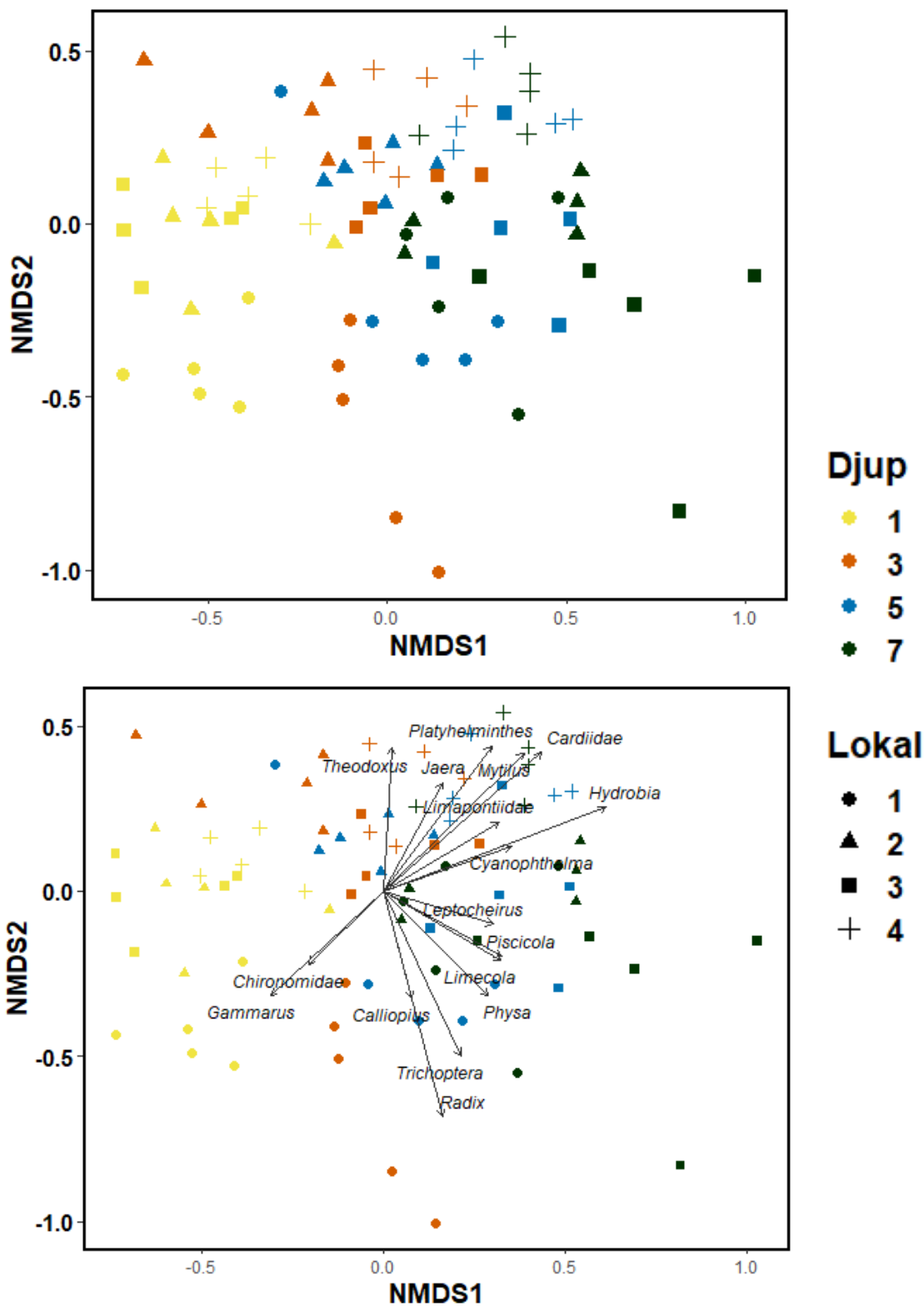
Blåmusslan påverkade biomassatrenden kraftigt, eftersom samma variansanalys utan blåmussla, visade djupet en icke-signifikant effekt, $F(12, 64) = 1,851$, $p = 0,058$, medan effekten av lokal var signifikant, $F(3, 12) = 6,309$, $p < 0,001$. Biomassan var som högst hos de djupaste blåstångsruskorna vid tre av lokalerna, men variationen var också högst (Figur 12). Post hoc testet visade att lokal 1 skiljde sig signifikant från lokal 2 ($p = 0,007$) och lokal 4 ($p = 0,001$).



Figur 12: Medelvärden på totala biomassan utan blåmusslor från de fyra provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel.

3.6 Samhällsstrukturen

När individtätheterna analyserades med en multivariata samhällsanalys (PERMANOVA), visade resultaten en signifikant skillnad i artsammansättningen mellan olika djupen $F(12, 64) = 3,252$, $p = 0,001$. Effekten av lokal var också signifikant $F(3, 12) = 4,099$, $p = 0,001$. Data är visualiserat som en nMDS i Figur 13 och arterna som bidrar signifikant till NMDS anordningen i tabell 8.



Figur 13: nMDS som illustrerar blåstångssamplens positioner i en tvådimensionell anordning beroende på vilka arter de innehöll och hur många de var (individtäthet). Varje punkt representerar en individuell blåstångsruska som kan urskiljas enligt dess lokal (form) och djup (färg). Blåstångssampel som innehöll ett liknande artsamhälle är närmare varandra. Nedre figuren innehåller arterna som bidrar signifikant till

anordningen, med pilar som visar mot vilket håll samplen med de högre individtätheterna av respektive arten är. Bray Curtis avstånd, stress värde = 0.187.

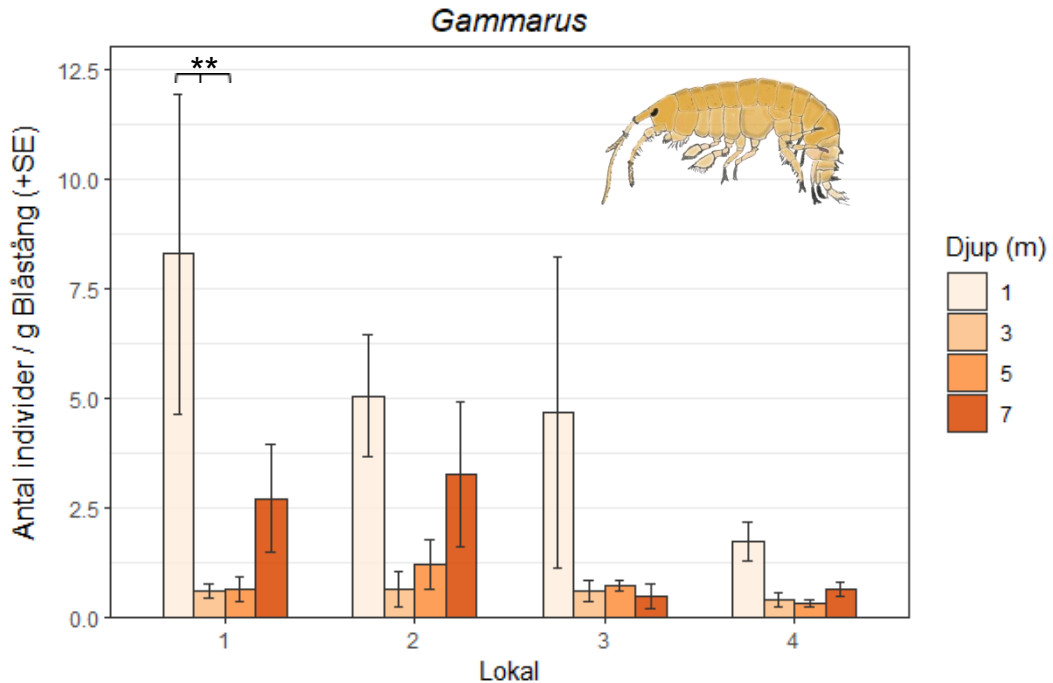
Tabell 8. Arterna som bidrar signifikant till NMDS anordningen i figur 13.

Signifikanta värden är märkta med fetstil.

Art	r ²	P-värde
<i>Gammarus</i>	0,1971	0,001
<i>Theodoxus</i>	0,1731	0,001
<i>Idotea</i>	0,0359	0,239
<i>Hydrobia</i>	0,4391	0,001
<i>Mytilus</i>	0,3048	0,001
<i>Chironomidae</i>	0,1019	0,015
<i>Cardiidae</i>	0,3482	0001
<i>Potamopyrgus</i>	0,0509	0,092
<i>Radix</i>	0,4847	0,001
<i>Jaera</i>	0,1348	0,008
<i>Leptocheirus</i>	0,1024	0,015
<i>Praunus</i>	0,0237	0,439
<i>Mysis</i>	0,0470	0,163
<i>Physa</i>	0,1764	0,001
<i>Piscicola</i>	0,1388	0,004
<i>Platyhelminthes</i>	0,2655	0,001
<i>Prostoma</i>	0,0433	0,174
<i>Sinelobus</i>	0,0183	0,543
<i>Calliopius</i>	0,1122	0,013
<i>Cyanophthalma</i>	0,1452	0,005
<i>Limapontiidae</i>	0,1430	0,006
<i>Trichoptera</i>	0,2711	0,001
<i>Macoma</i>	0,1561	0,003
<i>Polychaete</i>	0,0416	0,180

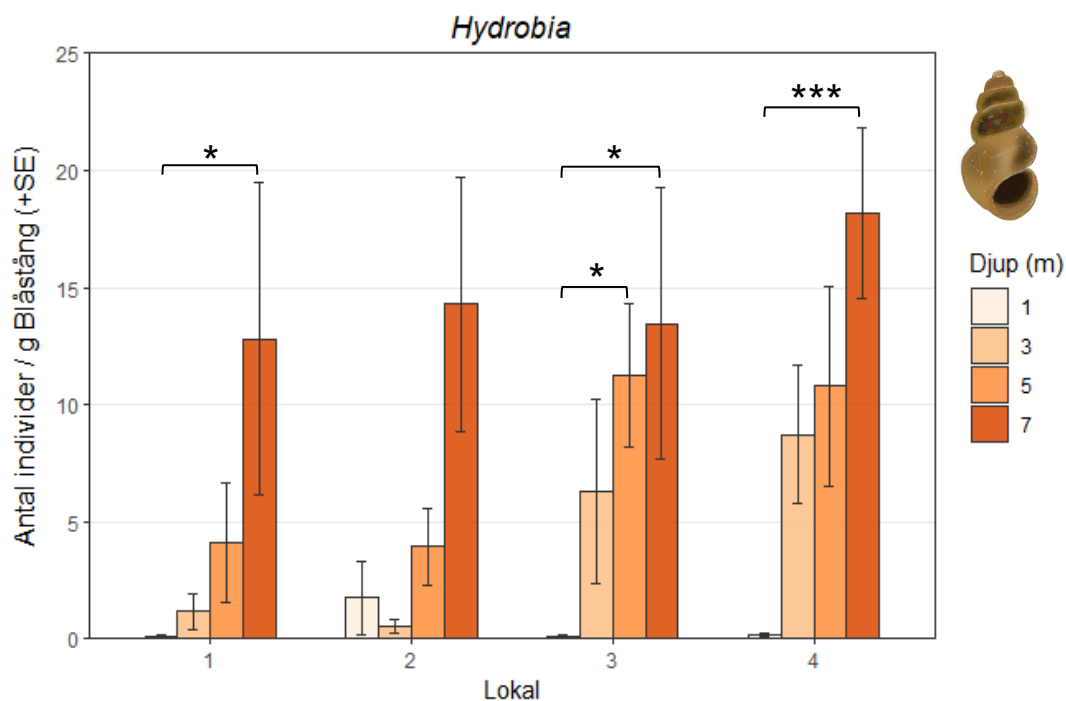
3.6.1 Vanligaste taxa bland blåstången

Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på tångmärlornas individtäthet, $F(12, 64) = 3.690$, $p < 0.001$, medan effekten av lokal också var signifikant, $F(3, 12) = 3.364$, $p = 0.024$. De högsta individtätheterna fanns på 1 meters djup inom alla lokaler och mera lika vid djupare (Figur 14). Post hoc testet visade att signifikanta skillnader fanns mellan de grundaste (1 m) och mittersta djupen (3 och 5 m) inom lokal 1 ($p = 0.01$).



Figur 14: Medelvärden på antalet tångmärlor från de provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på tusensnäckornas individtäthet, $F(12, 64) = 6.309$, $p < 0.001$, medan effekten av lokal också var signifikant, $F(3, 12) = 3.544$, $p = 0.019$. Individtätheten ökade generellt med djupet och de högsta individtätheterna var på 7 meters djup inom alla lokaler (Figur 15). Post hoc testet visade att signifikanta skillnaderna i tusensnäckornas individtätheter fanns mellan de grundaste (1 m) och djupare (5–7 m) provtagningspunkterna vid lokal 1, 3 och 4. Skillnaderna mellan djupen i lokal 2 var icke-signifikanta (Tabell 9).

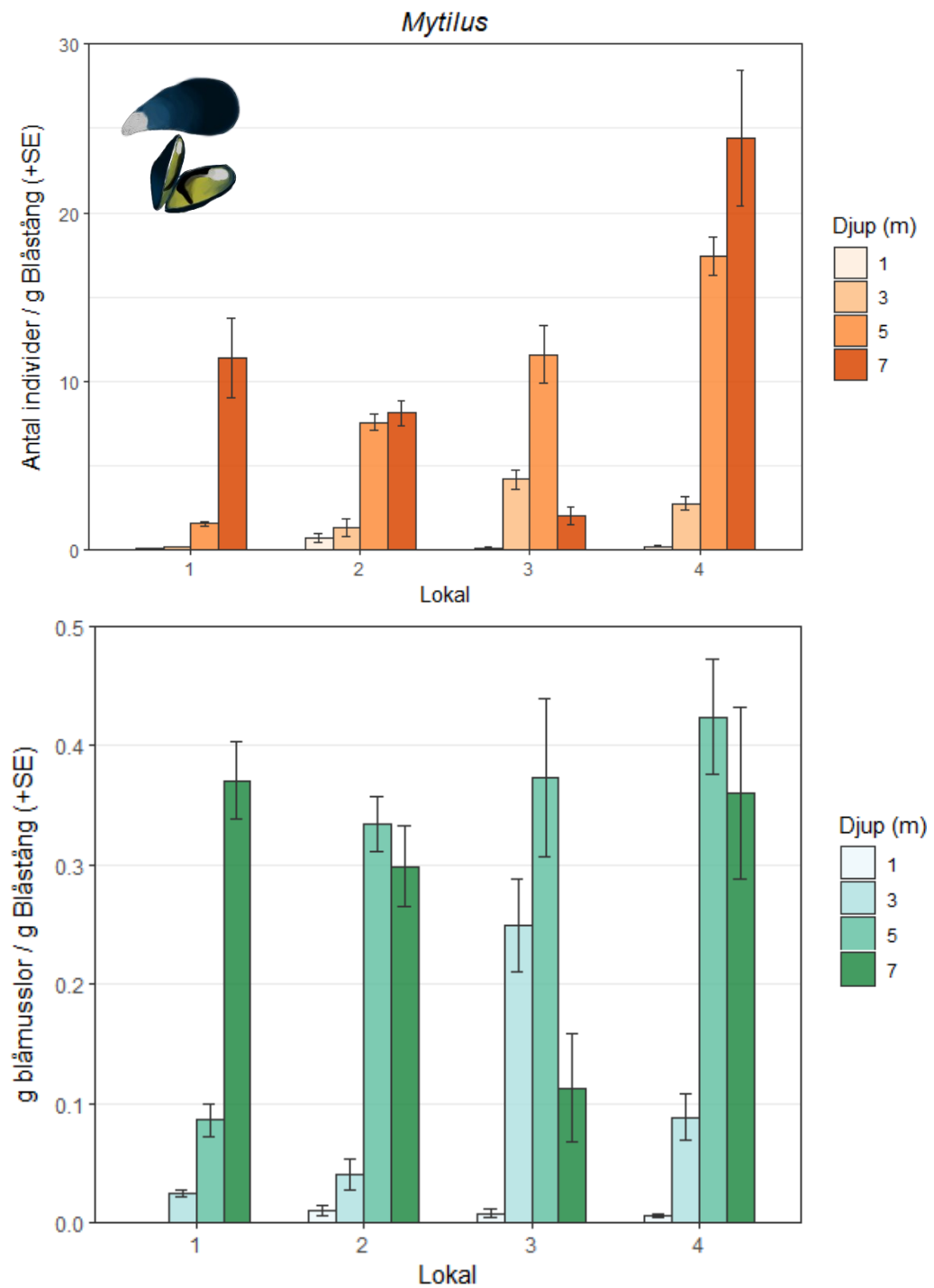


Figur 15: Medelvärden på antalet tusensnäckor från de provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

Tabell 9. Signifikanta post hoc resultat från *Hydrobia* individtäthet variansanalys

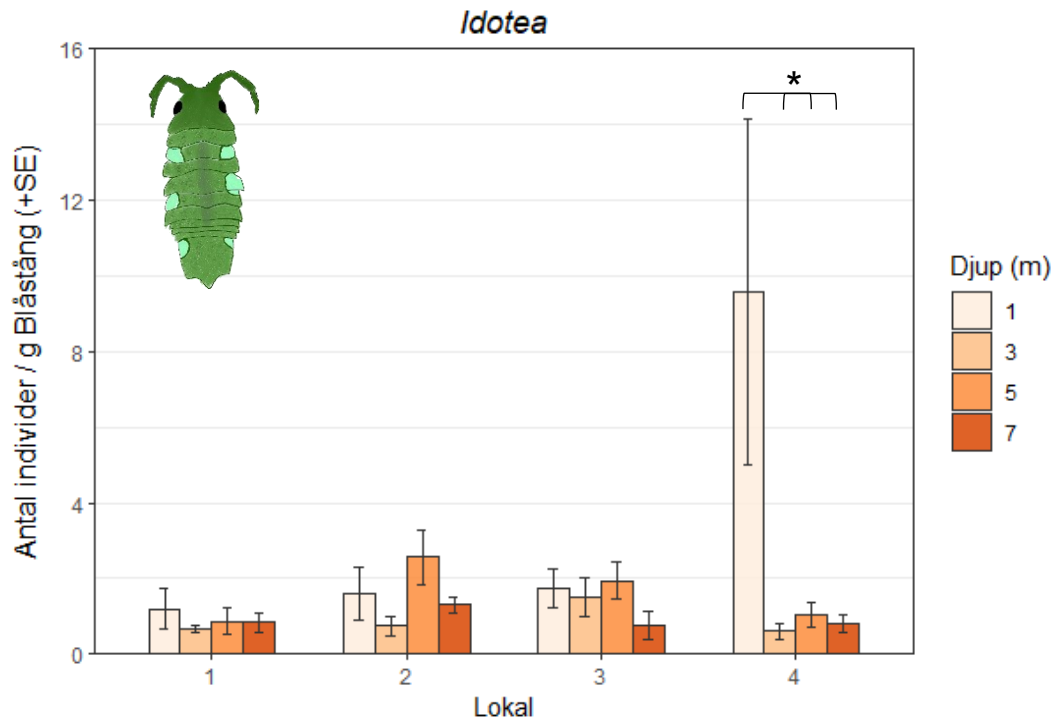
Lokal	Djup	Medelvärde (SD)	Skillnad	P värde
1	1 / 7	0,13 (0.11) / 12,8 (14.9)	12,7	0.045
3	1 / 7	0,12 (0.14) / 13,5 (13.0)	12,3	0.017
3	1 / 5	0,12 (0.14) / 11,3 (6.9)	10,1	0.024
4	1 / 7	0,19 (0.15) / 18,2 (8.1)	18,0	< 0.001

De högsta individtäteterna och den högsta biomassan för blåmusslorna fanns hos de djupare (5 och 7 m) blåstångsruskorna inom alla lokaler (Figur 16). Lokal 3 hade en mindre mängd blåmusslor bland den djupaste (7 m) blåstången jämfört med de andra lokalerna.



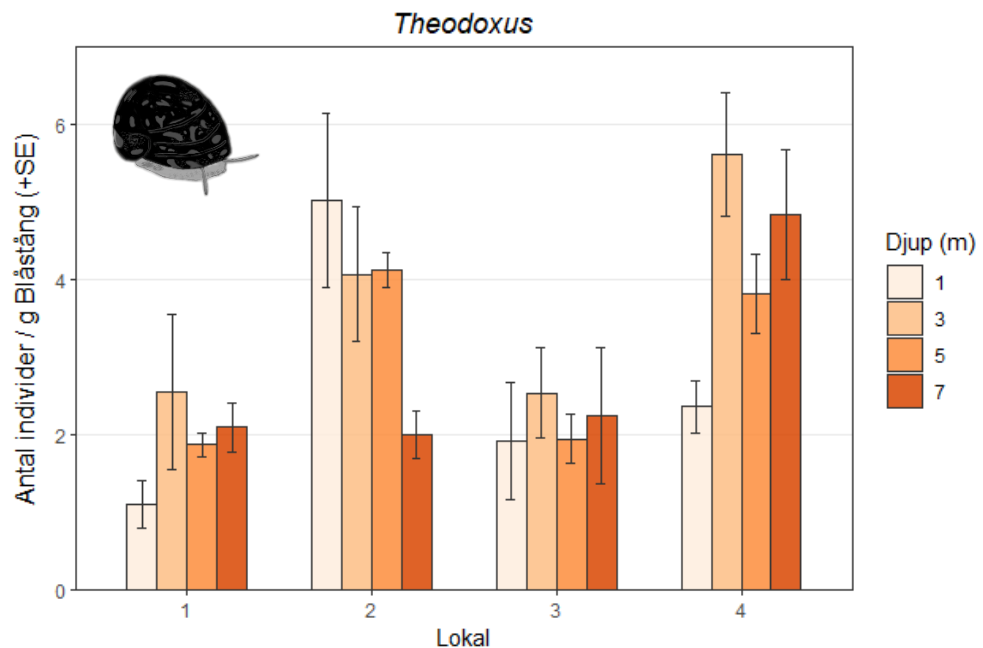
Figur 16: Medelvärden på individtäteten (uppe) och biomassan (nere) av blåmusslor från de provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel.

Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på tånggråsuggornas individtäthet, $F(12, 64) = 4.622$, $p < 0.001$, medan effekten av lokal var icke-signifikant, $F(3, 12) = 2.643$, $p = 0.057$. Tånggråsuggornas individtätheter var ganska jämnt fördelade mellan alla djup och lokaler, men det var en massförekomst på 1 meters djup vid lokal 4 (Figur 17). Post hoc testet visade att signifikanta skillnader fanns endast vid lokal 4 mellan det grundaste (1 m) djupet och de tre andra djupen ($p < 0.05$).



Figur 17: Medelvärden på antalet tånggråsuggor från de provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdeets medelfel. Strecken ovanför staplarna anger mellan vilka djup det framkommer en signifikant skillnad. Asterisken indikerar olika p-värden: * $\leq 0,05$, ** $\leq 0,01$. *** $\leq 0,001$.

Variansanalysen visade att djupet har en signifikant effekt på båtsnäckornas individtäthet, $F(12, 64) = 2.418$, $p = 0.012$, medan effekten av lokal också var signifikant, $F(3, 12) = 14.358$, $p < 0.001$. Båtsnäckornas individtätheter var ganska slumpmässigt fördelade mellan alla djup och lokaler, men de högsta medelvärden var vid 3 meters djup inom tre av lokalerna (Figur 18). Post hoc testet visade att signifikanta skillnader inte fanns mellan djup inom lokalerna.



Figur 18: Medelvärden på antalet båtsnäckor från de provtagna lokalerna och djupen. Felstaplarna visar medelvärdets medelfel.

4 Diskussion

4.1 Artmångfalden och mängden evertebrater vid olika djup

Det stegvis stigande artantalet ju djupare blåstångsproven var, är en fascinerande observation som inte beskrivits tidigare. En tydlig skillnad som kan ses mellan de grundaste och djupaste punkterna är att absoluta majoriteten av 1 meters proven innehöll färre än 10 arter, medan 7 meters proven alltid innehöll 10 eller flera arter (Figur 6).

Från den uppmätta individtätheten och biomassan kan det konstateras att de djupaste blåstångsruskorna vid 5 och 7 m upprätthöll en större mängd evertebrater totalt. Den stora skillnaden i total biomassa mellan grundare och djupare prov (Figur 10) kan

förklaras av de tunga blåmusslorna, eftersom när de avlägsnades från beräkningen var biomassan mycket mera jämfördelad mellan djupen (Figur 11). Trots detta var medelvärdet på biomassan fortfarande högst vid 7 meters djup, antagligen på grund av höga antalet tusensnäckor (Figur 15). De högre individtätheterna bland djupare blåstången beror också på stora antalet tusensnäckor och blåmusslor. Samma mönster har också observerats tidigare av [Korpinen et al. \(2007b\)](#) och [Saarinen \(2015\)](#) som hittade tusensnäckor och blåmusslor i högre täthet vid djupare vatten (3 - 6 m) jämfört med grundare (1 - 2 m). Från SIMPER analysen kan detta också bekräftas eftersom antingen blåmusslor eller tusensnäckor förklarar kring 19–41 % av skillnaderna mellan de flesta djupen (Bilaga 2).

De mindre förekommande arterna som hittades bland djupare blåstång förekom i så små mängder (1–20 individer/blåstång) att de inte påverkade diversitetsindexen och måtten på biomassa och individtäthet. Deras förekomst blev därmed marginell i beräkningarna av de mest dominerande blåstångsevertebraterna (*Hydrobia*, *Mytilus* och *Gammarus*) som ofta förekom i flera hundratal individer per blåstångsruska.

Leptocheirus pilosus saknades också i 1 meters djup trots att det förekom totalt över 100 individer av den. *Leptocheirus pilosus* är en mera stationär art som bygger bo på blåstången eller i sedimentet och dess utbredning bland djupare blåstång kan vara ett tecken på en preferens för denna typ av habitat ([Goodhart, 1939](#)). Arten har observerats undvika olika filamentösa alger och verkar inte använda dem som habitat eller föda ([Goodhart, 1939](#)). Endast tre individer av Fläckhjärtlösingen (*Alderia modesta*) bekräftades från blåstångsproven, vilket är en intressant observation med tanke på dess bedömning som nära hotad på röda listan ([HELCOM, 2013b](#)). Arten har visat varierande utbredningsmönster i Östersjön, men observationerna från Finska kusten tyder på att den föredrar djupare vattenväxtlighet och makroalger ([HELCOM, 2013c](#)).

4.2 Vad orsakar skillnaderna i evertebratsamhällen vid olika djup?

Den relativt tydliga förändringen i bottensubstrat som sker vid 5 och 7 meters djup, där bergslutningen övergår till ett blandat substrat bestående av mindre stenar, sand och finsediment (Figur 4) är något som sannolikt påverkar de observerade resultaten. Man kan tänka sig att åtminstone maskarterna (*Cyanophthalma* och *Platyhelminthes*) som var vanligare bland djupare blåstång, gynnas av förändringen i bottensubstrat.

Båda arterna är predatorer som ofta söker sig bland sediment och stenar samtidigt som de gynnas av blåstångsassocierade evertebraterna som byte (Strand och Sundberg, 2015). Det kan också vara frågan om en så kallad kanteffekt (eng. edge effect), där övergången mellan två olika habitat ger upphov till ett område där de yttersta individerna, i detta fall blåstången vid 5 och 7 m (Figur 4), är mest utsatta för biologiska interaktioner och störningar jämfört med den innersta majoriteten av växtligheten vid 1 och 3 m (Marklund et al., 2001; Bulleri et al., 2020). Blåstångens ojämna täckningsgrad längs djupgradienten (Figur 3) kan ge upphov till en dynamik som är typisk för habitat som växer i fläckar (eng. patch dynamics). När avståndet mellan olika habitat (blåstångsruskor) är långt, är de mera isolerade habitaterna mera utsatta för störningar och upprätthålls av dispersion (Begon et al. 2006). Dispersionen i detta fall består både av migrerande fullvuxna evertebrater eller deras larvstadier till djupare habitatet vid 5 och 7 m där blåstången har etablerats via fragmentering (asexuell förökning) eller gametbildning (sexuell).

Eftersom tångmärlornas mobilitet möjliggör migration inom ett habitat (Kolding, 1981; Korpinen och Westerborn, 2010), kan deras sammanklumpning vid grundaste delen av blåstångsbältet vara ett tecken på att tångmärlor gynnas av mindre mellanartskonkurrens eller predation bland den grundaste blåstången. Tångmärlornas inverkan på artsammansättningen ses också på nMDS-anordningen i Figur 13, där deras individtätheter bidrar till de grundaste provernas position. Genom att undvika de glest växande blåstångsruskorna i yttre delen av blåstångsbältet och aggregera inom den tätt växande blåstången på 1 meters djup (Figur 5), skyddas de möjligtvis från det högre predationstrycket som anses vara högre vid kanten av vegetationen (Marklund et al., 2001). Tångmärlornas aggregering verkar också vara ständig emellan lokalerna, trots att de provtagits under olika dagar och har något olika miljöförhållanden och bottenstrukturer, vilket stöder argumentet. Tidigare forskning om evertebraters dygnsvariationer i Östersjön (Marklund et al., 2001; Weckström och Salovius-Laurén, 2023) tyder på att det kan förekomma stora skillnader i mängden mobila evertebrater beroende på dygnet.

Den högre täckningsgraden av epifyter vid 7 meters djup (Figur 4D) bidrar också troligtvis till det större antal individer och arter som observerades, på grund av epifyternas funktion som föda och gömställe. Tångmärlornas möjliga preferens för epifyter istället för blåstång (Kahma, 2022) kan påverka deras djuputbredning i min

studie, eftersom täckningsgraden av epifyter var högst vid 1 m och 7 m (Figur 5D). Tyvärr var artbestämningen av epifyterna logistiskt omöjligt med tanke på tid och kunskap. En annan observation som sannolikt har att göra med en direkt födopreferens, är den stora mängden tånggråsuggor som förekom på 1 meters djup vid lokal 4 (Figur 17). Själva antalet tånggråsuggor vid just denna provtagning kan möjligtvis förklaras av sommarens nya generation av tånggråsuggor som sägs börja äta blåstång under augusti månad (Korpinen et al., 2010; Leidenberger et al., 2012), vilket är tidpunkten då det togs prover i lokalen. Att stora mängden tånggråsuggor var aggregerad vid den grundaste delen av blåstångsbältet kan ha flera olika förklaringar. En förklaring kunde vara att det finns en skillnad i koncentrationen av phlorotanniner vid djupen, och de grundaste blåstångsruskorna innehöll en lägre koncentration. Denna typ av selektivt födoval har tidigare föreslagits av Korpinen et al. (2010) som en orsak varför tånggråsuggor undviker vissa blåstångsruskor. Eftersom blåstången har observerats producera en högre koncentration av phlorotanniner vid djupare vatten (Jormalainen och Ramsay, 2009) kunde kemiska skyddsmekanismer eventuellt förklara betningsbeteendet. Engkvist et al. (2010) har också observerat att tånggråsuggor föredrar yngre blåstångsruskor och ny tillväxt, oberoende av vilken täthet tånggråsuggorna förekommer i, vilket också kan tyda på ett selektivt födoval. Men eftersom det är frågan om endast en lokal, är det svårt att dra större slutsatser om tånggråsuggornas djuputbredning och betningsbeteende.

Eftersom vågaktiviteten begränsar vilka arter som kan hålla sig fast vid blåstången, är djuprelaterade skillnader i vågexponeringen inom lokalerna en av de sannolika faktorer som styr artsammansättningen. Till exempel är tångmärlorna mera tåliga mot vågexponering, än de andra vanliga evertebraterna (Westerbom et al. 2019), vilket gör att de kan aggregeras bland grundaste blåstången. Avsaknaden av musslor, både *Mytilus* och *Cardiidae*, och tusensnäckor vid 1 och 3 meters djup kan också vara en direkt följd av en lägre tolerans för kraftiga vågor (Korpinen et al. 2010). På grund av att exponeringsgraden vid lokalerna var måttlig, samexisterade därför blåmusslorna med blåstången efter 3 meters djup, där vågornas effekt sannolikt inte är lika stark. Eftersom blåmusslor nyligen har observerats upprätthålla en högre individtäthet av evertebrater jämfört med blåstången (Westerbom och Koivisto, 2022), vars individtäthet ofta varit jämförbara kortlivade makroalger (Råberg och Kautsky, 2007; Saarinen et al., 2018), kan själva antalet blåmusslor tänkas bidra till en större mängd

evertebrater när den samexisterar med blåstången. [Westerbom et al. 2019](#) noterade dock att blåmusslornas främjande effekt på evertebratsamhällen var högre bland den djupaste (8 m) blåstången vid de mest exponerade områden, medan deras effekt endast hade en inverkan bland grundare (3 m) blåstång vid skyddade områden. Därför är blåmusslornas främjande effekt möjligtvis områdesspecifik och inte jämförbar för hela skärgården. Själva bergsslutningen vid provtagningsområdena var relativt lika. Det enda undantaget var lokal 3, vars djupgradient var tydligt brantare än de andra lokalerna. Detta förklarar möjligtvis varför blåmusslorna var mera koncentrerade vid 3 och 5 meters djup än vid 7 meter vid denna lokal. Båtsnäckorna var talrika i varje blåstångsprov, vilket kan tyda på att de påverkas inte lika mycket av vågor.

Blåstångsruskorna som provtogs från 1 m var allmänt lite mindre jämfört med de andra djupen (Figur 5B). Detta beror på att majoriteten av de blåstångsruskor som växte vid 1 meters djup var i verklighet mycket större än det målsatta 25 cm, ofta i närheten av 50 cm. Därav provtogs hellre ruskor som var ca. 20 cm. Liknande avvikelser i storlek skedde också på 5 och 7 meters djup vid lokal 4, där blåstångens täckningsgrad var låg och urvalet var snävt (Figur 5A).

4.3 Vilken betydelse har variationen i evertebraternas djuputbredning?

Då artsammansättningen varierar med djupet, påverkar evertebraternas olika egenskaper hur ekosystemfunktionerna framträder. Olika habitat innehållande en stor artmångfald har en positiv effekt på havets ekosystem. Arterna samverkar och håller de naturliga habitaterna friska tillsammans, vilket inte skulle vara möjligt om de existerade ensamma. Information om evertebraters djuputbredning är därmed oerhört viktigt, speciellt i hav som Östersjön där den naturliga artmångfalden är låg. Vid låg artmångfald kan ekosystemfunktionerna destabiliseras hastigt om alla funktionella grupper representeras av få arter ([Elmgren och Hill, 1997](#)).

Östersjön har länge präglats av övergödning och dess framtid ser fortfarande dyster ut trots ökad kunskap och implementeringen av olika internationella skyddsåtgärder ([HELCOM, 2021](#)). Eftersom resultaten visar att både artmångfalden och mängden evertebrater ökar med djupet är blåstångens minskade djuputbredning i Östersjön oroväckande. Djupaste blåstången är första som försvinner när vattenkvaliteten

försämras, därav lider också den höga artmångfalden som tillhör den. Enligt Vattenramdirektivet 2000/60/EY är också vattenväxtlighet och makroalger, en bra biologisk kvalitetsfaktor på ekologisk status för kustområden. Eftersom Finland, lik andra EU länder, har som mål att skydda 30 % av sina havsområden tills år 2030 (HELCOM, 2018) - varav endast 10 % är hittills skyddade (BISE, 2022), har kunskapen stor betydelse tidsmässigt. Djupets betydelse bör beaktas i fortsatt forskning om blåstången och ifall liknande mönster bekräftas, kan djupet integreras tydligare in i uppföljningsprogram och havsplanering (HELCOM, 2021).

4.4 Förslag på fortsatt forskning

Eftersom majoriteten av blåstången har provtagits från grundaste delen av blåstångsbältet (1–3 m) är det uppenbart att den djupare delen förblivit obeaktad inom forskningen. Detta har sannolikt blivit fallet på grund av den minskade djuputbredningen i allmänhet eller lättillgängligheten av grunda blåstångsruskor som inte kräver dykning. Framtida forskning om blåstången och dess evertebratsamhällen borde modifiera provtagningsmetodiken för att täcka djupare delar av blåstångsbältet för att notera dess inverkan på småskalig variation.

Ifall liknande blåstångsprovtagningar gjordes i fortsättningen skulle det vara fördelaktigt att inskaffa mätdata som beräknar vågexponeringen vid provtagna lokalerna och djupen. Information om mängden phlorotanniner från de insamlade blåstångsruskorna kunde också ha bidragit till att förstå evertebraternas födoval. Framtida forskning kunde undersöka tångmärlornas djuputbredning också under natten för att se ifall djupaggregeringen är ett beteende som är kopplat till dygnsvariationer.

Eftersom artantal inte ensam kan ge en korrekt representation av regionala mönster för biologisk mångfald, kan mått på funktionella egenskaper integreras i representationen av blåstångens evertebrater på olika djup. Genom att bedöma de förekommande arternas funktionella egenskaper kan en mer exakt bestämning av naturen och styrkan i relationerna mellan artmångfald och ekologiska funktioner fastställas (Rancken, 2022).

4.5 Slutsatser

Det är viktigt att förstå vilka konsekvenser djupet kan ha för djursamhällen som utnyttjar blåstången som levnadshabitat eller är indirekt kopplade via födovävar. Artsammansättningen på olika djup styrs sannolikt av skillnader i bottensubstratet, blåmusslornas främjande effekt som habitatbildare, evertebraternas födoval, och skillnader i vågexponering längs djupgradienten. Resultaten visade att artantalet, individtätheten och biomassan av evertebrater ökar med djupet. Detta tyder på att blåstångens minskade djuputbredning i Östersjön kan ha konsekvenser för evertebratsamhällen som förlitar sig på blåstången som habitatbildare, speciellt vid djupare hårbottenområden.

På basen av resultaten i denna avhandling och de få andra som undersökt evertebratsamhällen på olika djup kan det konstateras att även små skillnader i djup kan påverka observerade mängder arter och deras individantal. Därför är det viktigt att fortsättningsvis beakta djupets inverkan när makroalger och dess evertebratsamhällen undersöks.

5 Tillkännagivanden

Jag vill tacka mina handledare Sonja, Tiina och Karl för all den värdefull hjälp jag fått till att planera och utföra denna avhandling. Stort tack till Husö Biologiska Station för möjligheten att utföra forskningen vid stationen och all utrustning jag fick låna. Fältarbetet och provgenomgången blev gjort i tid och på ett säkert sätt tack vare hjälpen från praktikanterna Alexandra Pihlajamäki och Michaela Sandström. Det värdefulla moraliska stödet av klasskamraterna Jeanette Winberg, Sofia Pettersen och Ronja Kaplin tas inte heller för givet.

6 Litteraturförteckning

Begon, M., Townsend, CR., & Harper, JL. *Ecology : From Individuals to Ecosystems*. Fourth ed. Malden MA: Blackwell Publishing; 2006.

Berger, R., Bergström, L., Granéli, E., & Kautsky, L. (2004). How does eutrophication affect different life stages of *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea? — A conceptual model. In H. Kautsky & P. Snoeijs (Eds.), *Biology of the Baltic Sea* (pp. 243–248). Springer Netherlands. https://doi.org/10.1007/978-94-017-0920-0_22

BISE (2022). Biodiversity information system for Europe. European Commission & European Environment Agency. Tillgänglig: <https://biodiversity.europa.eu/countries/finland> [Hämtat 25.5.2022].

Bonsdorff, E., Blomqvist, E. M., Mattila, J., & Norkko, A. (1997). Coastal eutrophication: Causes, consequences and perspectives in the Archipelago areas of the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44, 63–72. [https://doi.org/10.1016/S0272-7714\(97\)80008-X](https://doi.org/10.1016/S0272-7714(97)80008-X)

Bruno J. F. & Bertness M. D. (2001). Habitat modification and facilitation in benthic marine communities. – In: Bertness M. D. *et al.* (eds), *Marine community ecology*. Sinauer, pp. 201–218

Bulleri, F., Benedetti-Cecchi, L., Cusson, M., Maggi, E., Arenas, F., Aspden, R., Bertocci, I., Crowe, T.P., Davoult, D., Eriksson, B.K., Fraschetti, S., Golléty, C., Griffin, J.N., Jenkins, S.R., Kotta, J., Kraufvelin, P., Molis, M., Pinto, I.S., Terlizzi, A., Valdivia, N. and Paterson, D.M. (2012). Temporal stability of European rocky shore assemblages: variation across a latitudinal gradient and the role of habitat-formers. *Oikos*, 121: 1801-1809. <https://doi.org/10.1111/j.1600-0706.2011.19967.x>

Bulleri, F., Pardi, G., Tamburello, L., & Ravaglioli, C. (2020). Nutrient enrichment stimulates herbivory and alters epibiont assemblages at the edge but not inside subtidal macroalgal forests. *Mar Biol* 167, 181. <https://doi.org/10.1007/s00227-020-03789-5>

Cacabelos, E., Olabarria, C., Incera, M., & Troncoso, J. S. (2010). Effects of habitat structure and tidal height on epifaunal assemblages associated with macroalgae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 89(1), 43–52. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2010.05.012>

Cederberg, T (2021). Långtidsserier från Husö biologiska station - Provtagningar 1987–2020. Husö biologiska station, Åbo Akademi. <https://www.abo.fi/huso-biologiska-station-publikationer/>

Chaikin, S., Dubiner, S., & Belmaker, J. (2021). Cold-water species deepen to escape warm water temperatures. *Global Ecology and Biogeography*, 31(1), 75–88. <https://doi.org/10.1111/geb.13414>

Costello, M. J., Claus, S., Dekeyzer, S., Vandepitte, L., Tuama, É. Ó., Lear, D., & Tyler-Walters, H. (2015). Biological and ecological traits of marine species. *PeerJ*, 3, e1201. <https://doi.org/10.7717/peerj.1201>

- Eisenhauer, N., Bonn, A. & A. Guerra, C. (2019). Recognizing the quiet extinction of invertebrates. *Nat Commun* **10**, 50. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-07916-1>
- Elmgren, R., & Hill, C. (1997). Ecosystem function at low biodiversity—the Baltic example. *Marine biodiversity: patterns and processes*, 319-336.
- Engkvist, R., Malm, T., & Tobiasson, S. (2000). Density dependent grazing effects of the isopod *Idotea baltica* Pallas on *Fucus vesiculosus* L in the Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, *34*(3), 253–260. <https://doi.org/10.1023/A:1009919526259>
- Eriksson, B. K., & Johansson, G. (2003). Sedimentation reduces recruitment success of *Fucus vesiculosus* (Phaeophyceae) in the Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, *38*(3), 217–222. <https://doi.org/10.1080/0967026031000121688>
- 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*(1–2), 109–117. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2004.08.009>
- Fleming-Lehtinen, V., Andersen, J. H., Carstensen, J., Łysiak-Pastuszek, E., Murray, C., Pyhälä, M., & Laamanen, M. (2015). Recent developments in assessment methodology reveal that the Baltic Sea eutrophication problem is expanding. *Ecological Indicators*, *48*, 380–388. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.08.022>
- Gagnon K, Herlevi H, Wikström J, Nordström MC, Salo T, Salovius-Laurén S & Rinne H (2022). Distribution and ecology of the recently introduced tanaidacean crustacean *Sinelobus vanhaareni*. Bamber, 2014 in the northern Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, *17*.
- Goodhart, C. (1939). Notes on the Bionomics of the Tube Building Amphipod, *Leptocheirus Pilosus* Zaddach. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, *23*(2), 311-325. [doi:10.1017/S0025315400013916](https://doi.org/10.1017/S0025315400013916)
- Hansen, J.P., Wikström, S.A., Axemar, H., & Kautsky, L. (2011). Distribution differences and active habitat choices of invertebrates between macrophytes of different morphological complexity. *Aquat Ecol* *45*, 11–22. <https://doi.org/10.1007/s10452-010-9319-7>
- HELCOM (2013a). Species Information Sheet – *Fucus Vesiculosus*. Red List Macrophyte Expert Group 2013. www.helcom.fi > Baltic Sea trends > Biodiversity > Red List of species.
- HELCOM (2013b). HELCOM Red List of Baltic Sea species in danger of becoming extinct. *Balt. Sea Environ. Proc.* No. 140.
- HELCOM (2013c). Red List Benthic Invertebrate Expert Group 2013. www.helcom.fi > Baltic Sea trends > Biodiversity > Red List of species
- HELCOM (2018): State of the Baltic Sea – Second HELCOM holistic assessment 2011-2016. *Baltic Sea Environment. Proceedings* 155. ISSN 0357-2994. Tillgänglig:

www.helcom.fi/baltic-sea-trends/holistic-assessments/state-of-the-baltic-sea-2018/reports-and-materials/

HELCOM (2021). HELCOM Baltic Sea Action Plan – 2021 update.

Hurd, C. L. (2000). Water Motion, Marine Macroalgal Physiology, and Production. *Journal of Phycology*, 36(3), 453–472. <https://doi.org/10.1046/j.1529-8817.2000.99139.x>

Jormalainen, V., Honkanen, T., & Heikkilä, N. (2001). Feeding preferences and performance of a marine isopod on seaweed hosts: Cost of habitat specialization. *Marine Ecology Progress Series*, 220, 219–230. <https://doi.org/10.3354/meps220219>

Jormalainen, V., & Ramsay, T. (2009). Resistance of the brown alga *Fucus vesiculosus* to herbivory. *Oikos*, 118(5), 713–722.

Jormalainen, V., Gagnon, K., Sjöroos, J., & Rothäusler, E. (2016). The invasive mud crab enforces a major shift in a rocky littoral invertebrate community of the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 18(5), 1409–1419. <https://doi.org/10.1007/s10530-016-1090-9>

Kahma, T.I. (2022). Macroalgal contribution to benthic macrofaunal communities and food webs in shallow coastal habitats of the Baltic Sea. *helda.helsinki.fi*. <http://urn.fi/URN:ISBN:978-951-51-8447-4>.

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

Kautsky, H., van der Maarel, E., & Van der Maarel, E. (1990). Multivariate approaches to the variation in phytobenthic communities and environmental vectors in the Baltic Sea. *Marine Ecology Progress Series*, 60(1/2), 169–184.

Kautsky, H., Martin, G., Snoeijs-Lejonmalm, P. Snoeijs-Lejonmalm, P., Schubert, H. & Radziejewska, T. (2017). The phytobenthic zone. In: (ed). *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Dordrecht: Springer Science+Business Media, pp: 387–455.

Kersen, P., Kotta, J., Bučas, M., Kolesova, N., & Değere, Z. (2011). Epiphytes and associated fauna on the brown alga *Fucus vesiculosus* in the Baltic and the North Seas in relation to different abiotic and biotic variables. *Marine Ecology*, 32(s1), 87–95. <https://doi.org/10.1111/j.1439-0485.2010.00418.x>

Kindt, R. & Coe, R. (2005) *Tree diversity analysis. A manual and software for common statistical methods for ecological and biodiversity studies*. World Agroforestry Centre (ICRAF), Nairobi. ISBN 92-9059-179-X.

Koivisto, M.E., & Westerbom, M. (2010). Habitat structure and complexity as determinants of biodiversity in blue mussel beds on sublittoral rocky shores. *Mar Biol* 157, 1463–1474 (2010). <https://doi.org/10.1007/s00227-010-1421-9>

- Kolding, S. (1981). Habitat Selection and Life Cycle Characteristics of Five Species of the Amphipod Genus *Gammarus* in the Baltic. *Oikos*, 37(2), 173–178. <https://doi.org/10.2307/3544462>
- Korpinen, S., Jormalainen, V., & Honkanen, T. (2007a). EFFECTS OF NUTRIENTS, HERBIVORY, AND DEPTH ON THE MACROALGAL COMMUNITY IN THE ROCKY SUBLITTORAL. *Ecology*, 88(4), 839–852. <https://doi.org/10.1890/05-0144>
- Korpinen, S., Jormalainen, V., & Honkanen, T. (2007b). Bottom–up and cascading top–down control of macroalgae along a depth gradient. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 343(1), 52–63. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2006.11.012>
- Korpinen, S., & Westerbom, M. Microhabitat segregation of the amphipod genus *Gammarus* (Crustacea: Amphipoda) in the Northern Baltic Sea. *Mar Biol* 157, 361–370 (2010). <https://doi.org/10.1007/s00227-009-1323-x>
- Lappalainen, J., Virtanen, E. A., Kallio, K., Junntila, S., & Viitasalo, M. (2019). Substrate limitation of a habitat-forming genus *Fucus* under different water clarity scenarios in the northern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 218, 31–38. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2018.11.010>
- Leidenberger, S., Harding, K., & Jonsson, P. R. (2012). Ecology and Distribution of the Isopod Genus *Idotea* in the Baltic Sea: Key Species in a Changing Environment. *Journal of Crustacean Biology*, 32(3), 359–389. <https://doi.org/10.1163/193724012X626485>
- LIFE20 IPE/FI/000020 (2021). Enhancing the marine and coastal biodiversity of the Baltic Sea in Finland and promoting the sustainable use of marine resources. <https://webgate.ec.europa.eu/life/publicWebsite/project/details/5811> [6.4.2022].
- Liu, X., Zhang, L. & Hong, S. Global biodiversity research during 1900–2009: a bibliometric analysis (2011). *Biodivers Conserv* 20, 807–826. <https://doi.org/10.1007/s10531-010-9981-z>
- MarLIN, (2020). *Marine Life Information Network*. Biological Traits Information Catalogue. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [citerad 25/05/22]. Tillgänglig: www.marlin.ac.uk
- Marklund, O., Blindow, I., & Hargeby, A. (2001). Distribution and diel migration of macroinvertebrates within dense submerged vegetation. *Freshwater Biology*, 46(7), 913–924. <https://doi.org/10.1046/j.1365-2427.2001.00726.x>
- Nilsson, J., Engkvist, R., & Persson, L.-E. (2004). Long-term decline and recent recovery of *Fucus* populations along the rocky shores of southeast Sweden, Baltic Sea. *Aquatic Ecology*, 38(4), 587–598. <https://doi.org/10.1007/s10452-004-5665-7>
- Nordström, M.C., Aarnio, K., Törnroos, A., & Bonsdorff, E., (2015). Nestedness of trophic links and biological traits in a marine food web. *Ecosphere* 6, 1–14. <https://doi.org/10.1890/ES14-00515.1>

Norling P, & Kautsky N (2007). Structural and functional effects of *Mytilus edulis* on diversity of associated species and ecosystem functioning. *Mar Ecol Prog Ser* 351:163-175. <https://doi.org/10.3354/meps07033>

Oksanen J, Simpson G, Blanchet F, Kindt R, Legendre P, Minchin P, O'Hara R, Solymos P, Stevens M, Szoecs E, Wagner H, Barbour M, Bedward M, Bolker B, Borcard D, Carvalho G, Chirico M, De Caceres M, Durand S, Evangelista H, FitzJohn R, Friendly M, Furneaux B, Hannigan G, Hill M, Lahti L, McGlenn D, Ouellette M, Ribeiro Cunha E, Smith T, Stier A, Ter Braak C, Weedon J (2022). *_vegan: Community Ecology Package_*. R package version 2.6-4, <<https://CRAN.R-project.org/package=vegan>>.

Pinsky, M. L., Worm, B., Fogarty, M. J., Sarmiento, J. L., & Levin, S. A. (2013). Marine Taxa Track Local Climate Velocities. *Science*, 341(6151), 1239–1242. <https://doi.org/10.1126/science.1239352>

Quinn, G.P. & Keough, M.J. (2002). *Experimental Design and Data Analysis for Biologists*. Cambridge University Press. s. 215.

Rancken, E. (2022). Funktionell biodiversitet hos blåstångens evertebratsamhällen längs med en eutrofieringsgradient. Pro gradu- avhandling, Åbo Akademi.

Rindi, F., & Guiry, M. D. (2004). Composition and spatio temporal variability of the epiphytic macroalgal assemblage of *Fucus vesiculosus* Linnaeus at Clare Island, Mayo, western Ireland. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 311(2), 233–252. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2004.05.009>

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. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2011.06.010>

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, pp.118–129. <https://doi.org/10.1007/s13280-019-01175-0>

Rinne, H., Blanc, J.-F., Salo, T., Nordström, M.C., Salmela, N. and Salovius-Laurén, S. (2022). Variation in *Fucus vesiculosus* associated fauna along a eutrophication gradient. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 275, p.107976. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2022.107976>.

Rohde, S., Hiebenthal, C., Wahl, M., Karez, R., & Bischof, K. (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(2), 143-150.

Rugiu, L., de Wit, P., Kostian, I., & Jormalainen, V. (2021). Climate change driven hyposalinity as a selective agent in the littoral mesoherbivore *Idotea balthica*. *Marine Environmental Research*, 163, 105216. <https://doi.org/10.1016/j.marenvres.2020.105216>

Ruuskanen, A., & Bäck, S. (1999). Morphological variation of northern Baltic Sea *Fucus vesiculosus* L. *Ophelia*, 50(1), 43–59. <https://doi.org/10.1080/00785326.1999.10409388>

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. ISBN 978-952-314-526-9.

Råberg, S., & Kautsky, L. (2007). A comparative biodiversity study of the associated fauna of perennial fucoids and filamentous algae. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 73(1–2), 249–258. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2007.01.005>

Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and Ecosystem Functioning. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 45(1), 471–493. <https://doi.org/10.1146/annurev-ecolsys-120213-091917>

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.

Saarinen, A. (2015). Makrofauna bland makroalger – betydelsen av algart, djup och exponering. Pro gradu- avhandling, Åbo Akademi.

Saarinen, A., Salovius-Laurén, S. and Mattila, J. (2018). Epifaunal community composition in five macroalgal species – What are the consequences if some algal species are lost? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 207, pp.402–413. doi:<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2017.08.009>.

Schagerström, E., Forslund, H., Kautsky, L., Pärnoja, M., & Kotta, J. (2014). Does thalli complexity and biomass affect the associated flora and fauna of two co-occurring *Fucus* species in the Baltic Sea? *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 149, 187–193. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2014.08.022>

Schielzeth, H. and Nakagawa, S. (2013), Nested by design: model fitting and interpretation in a mixed model era. *Methods Ecol Evol*, 4: 14-24. <https://doi.org/10.1111/j.2041-210x.2012.00251.x>

Snickars, M., Rinne, H., Salovius, 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. *Boreal Environment Research*. <https://www.researchgate.net/publication/263286458>

Snoeijs-Leijonmalm, P., Schubert, H. & Radziejewska, T. (2017). *Biological Oceanography of the Baltic Sea*. Springer Science & Business Media.

Strand, M. & Sundberg, P. (2015). Phylum Nemertea. *Thorpe and Covich's Freshwater Invertebrates*, pp.205–209. doi: <https://doi.org/10.1016/b978-0-12-385026-3.00011-5>.

Wahl, M., Jormalainen, V., Eriksson, B. K., Coyer, J. A., Molis, M., Schubert, H., Dethier, M., Karez, R., Kruse, I., Lenz, M., Pearson, G., Rohde, S., Wikström, S. A., & Olsen, J. L. (2011). Stress Ecology in Fucus: Abiotic, Biotic and Genetic Interactions. I *Advances in Marine Biology* (Vol. 59, s. 37–105). Elsevier. <https://doi.org/10.1016/B978-0-12-385536-7.00002-9>

Weckström, K., & Salovius-Laurén, S. (2023). Diel activity patterns of rocky shore macroinvertebrates in the northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research*.

Westerbom, M., Kraufvelin, P., Erlandsson, J., Korpinen, S., Mustonen, O. & Diaz, E. (2019). Wave stress and biotic facilitation drive community composition in a marginal hard-bottom ecosystem. *Ecosphere*, 10(10). doi: <https://doi.org/10.1002/ecs2.2883>.

Westerbom, M. & Koivisto, M. (2022). Mussels and canopy-forming algae as ecosystem engineers: their contribution to community organization in the rocky sublittoral. *Frontiers in Marine Science*, 9. doi: <https://doi.org/10.3389/fmars.2022.929899>.

Wikström, S.A. & Kautsky, L. (2007). Structure and diversity of invertebrate communities in the presence and absence of canopy-forming *Fucus vesiculosus* in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 72(1-2), pp.168–176. doi: <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.10.009>.

Worm, B., Lotze, H. K., & Sommer, U. (2000). Coastal food web structure, carbon storage, and nitrogen retention regulated by consumer pressure and nutrient loading. *Limnology and Oceanography*, 45(2), 339–349. <https://doi.org/10.4319/lo.2000.45.2.0339>

Zhou, N., Hu, W., Deng, J., Zhu, J., Xu, W., & Liu, X. (2017). The effects of water depth on the growth and reproduction of *Potamogeton crispus* in an in situ experiment. *Journal of Plant Ecology*, 10(3), 546–558. <https://doi.org/10.1093/jpe/rtw048>

Bilagor

Bilaga 1. Uppmätta miljöförhållanden under de fyra provtagningarna.

Lokal	Djup	Vatten temp	Salinitet	Syrehalt %	pH	Grumlighet	Secchi (m)	Vind hastighet	Moln (1–8)	Luft temp
1	1	16,5	5,07	-	8,026	0,9	4,1	2 m/s	7	18
	4	16,5	5,049	-	8,035	1,03				
	7	16,4	5,064	-	7,918	1,23				
2	1	16,7	5,08	60,84	8,095	1,21	4,2	4 m/s	2	21
	4	16,3	5,093	56,66	7,89	1,08				
	7	16,2	5,092	54,61	7,878	1,26				
3	1	18,5	5,073	64,44	8,112	0,83	4	2 m/s	6	19
	4	18,2	5,059	62,56	8,113	0,98				
	7	18,2	5,063	61,92	8,043	0,98				
4	1	18,5	5,105	63,37	7,801	0,94	5	4 m/s	0	22
	4	18,4	5,094	64,41	7,735	0,93				
	7	18,6	5,095	62,96	7,688	0,9				

Bilaga 2. Resultat från SIMPER analys med djup som faktor. Den procentuella andelen visar hur mycket arten bidrar till observerade skillnaderna i individtäthet mellan de jämförda djupen. Effekten av lokal är ignorerad i denna analys.

<i>Djup</i>	<i>Arter</i>			
	<i>Gammarus</i>	<i>Hydrobia</i>	<i>Theodoxus</i>	<i>Idotea</i>
<i>1 - 3</i>	24%	19%	17%	16%
<i>1 - 5</i>	30%	24%	15%	11%
<i>1 - 7</i>	35%	25%	13%	
<i>3 - 5</i>	35%	30%	10%	

3 - 7	<i>Hydrobia</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Theodoxus</i>
	41%	28%	9%
5 - 7	<i>Hydrobia</i>	<i>Mytilus</i>	<i>Gammarus</i>
	37%	32%	6%