UPPSALA
UNIVERSITET

Trofiska kaskader:

Hur ålgräsängar och fiskpopulationer påverkar varandra

Anna Sundberg

Degree project in biology, Bachelor of science, 2012
Examensarbete i biologi 15 hp till kandidatexamen, 2012
Institutionen för biologisk grundutbildning och Instutitionen för biologisk grundutbildning vid Uppsala universitet, Uppsala universitet
Handledare: Anna Brunberg

Sammandrag

Ålgräsängar (*Zostera marina*) är ett viktigt marint habitat på norra halvklotet. I jämförelse med andra marina habitat har ålgräset signifikant fler arter från olika djurgrupper än liknande vegetationsfria lokaler, även om artsammansättningen skiljer sig åt. (Boström & Bonsdorff 1997, Jaschinski *et al.* 2009). I ålgräsängarna uppehåller sig många juvenila fiskarter, och storleken på dessa habitat påverkar starkt populationsstorleken hos dessa. Ålgräset påverkas negativt vid övergödning eftersom det leder till en explosionsartad ökning av filamentösa alger som skuggar ut ålgräset och förhindrar dess reproduktion. Under de senaste 50 åren har ca 60 % av ålgräsängarna runt den svenska kusten försvunnit framförallt på grund av övergödning (Baden *et al.* 2003).

Övergödningsproblematiken förstärks av den trofiska kaskad som har observerats på olika platser över hela världen, och så även i Sverige. Flera studier har visat att effekten av övergödning minskar vid hög andel zooplankton i vattenmassan, då deras huvudsakliga födokälla är primärproducenter. Minskningen av zooplankton har inducerats av en ökning av små fiskarter exempelvis svart smörbult (*Gobius niger*) och skarpsill (*Sprattus sprattus*) till följd av överfiske på topp- predatoriska fiskarter. I svenska marina system är stora rovfiskar de viktigaste topp- predatorerna, däribland torsk (*Gadus morhua*) och gråsej (*Pollachius virens*), vilka även kommersiellt viktigaste för svenskt fiske (Almesjö & Limén 2008). De senaste 50 åren har många stora fiskarter minskat så mycket att bestånden ses som hotade av Fiskeriverket (nuvarande HaV) och ICES, Internationella havsforskningsrådet. Där återfinns både torsk och gråsej tillsammans med band andra gädda (*Esox lucius*) och lyrtorsk (*Pollachius pollachius*). Populationsstorleken hos dessa arter påverkas starkt av fisketryck men även av minskande habitat för ynglen. Ett viktigt sådant habitat är just ålgräsängar. Nedgången av stora rovfiskar tillsammans med minskad utbredning av ålgräsängar skapar en negativ spiral där både ålgräsängar och fiskar försvinner.

Inledning

Ålgräs är ett släkte marina fröväxter som finns på grunda bottnar nära kuster över hela världen. Sammanlagt finns det runt 60 olika arter, men den art som kommer att tas upp i den här uppsatsen är främst *Zostera marina*, då det är den i särklass vanligaste i svenska vatten (Baden *et al.* 2003). Utbredningen i Sverige skiljer sig något åt på väst- och östkusten, främst beroende på den varierande salthalten. På västkusten finns ålgräset oftast på leriga och sandiga bottnar med hög halt organiska ämnen i sedimentet på ungefär 0,5- 4 meters djup. I Östersjön är den vanligt förekommande på exponerade lokaler med sandig botten och lägre organisk halt. Även djupet skiljer sig, då ålgräset i Östersjön lever något djupare, ca 2-6 meter (Moksnes 2009). Djupet beror mycket på ljusgenomsläppligheten i vattnet eftersom växten är mycket ljuskrävande (Baden *et al.* 2003).

Ålgräs, som även kallas bandtång, är närmare besläktad med landlevande växter än med alger. Detta innebär bland annat att den har rötter och blad till skillnad från en alg som har en häftplatta och ett så kallat thallus, vilket kan beskrivas som själva algkroppen som har olika form beroende på art (Levinton 2001). Bladen är långa och platta. Rötterna är anpassade för att växa nedåt i sedimentet och plantan förankras mycket hårt, vilket gör att ålgräset kan breda ut sig även i exponerade lokaler (Moksnes 2009). Rötterna bildar komplexa rotsystem, rhizom, liknande de man ser hos landlevande växter (Levinton 2001). Ålgräs förökar sig både sexuellt, genom fröspridning och asexuellt med hjälp av rotspridning (Levinton 2001).

Sjögrässystem beskrivs av Levinton (2001) som ett av jordens mest produktiva ekosystem, detta trots att det är få organismer som lever direkt av ålgräset. Det finns även arter som är helt beroende av ålgräsängarna för sin överlevnad (Levinton 2001). Man har tidigare sett att kvalitén på ålgräsängarna på olika platser i världen påverkar hur det övriga ekosystemet mår (Baden *et al.* 2003, Heck *et al.* 2011). På senare tid har man sett att storleken på olika interagerande fiskpopulationer också kan påverka sjögräsets status (Heck *et al.* 2003, Moksnes *et al.* 2008).

Syftet med den här uppsatsen är att utreda hur ålgräsängars utbredning och storlek på olika fiskpopulationer hänger samman. För att göra detta kommer jag även gå in på hur ålgräset skiljer sig från andra marina habitat. Fokus är främst svenska vatten, men om likheter finns dras även paralleller till liknande system runt om i världen.

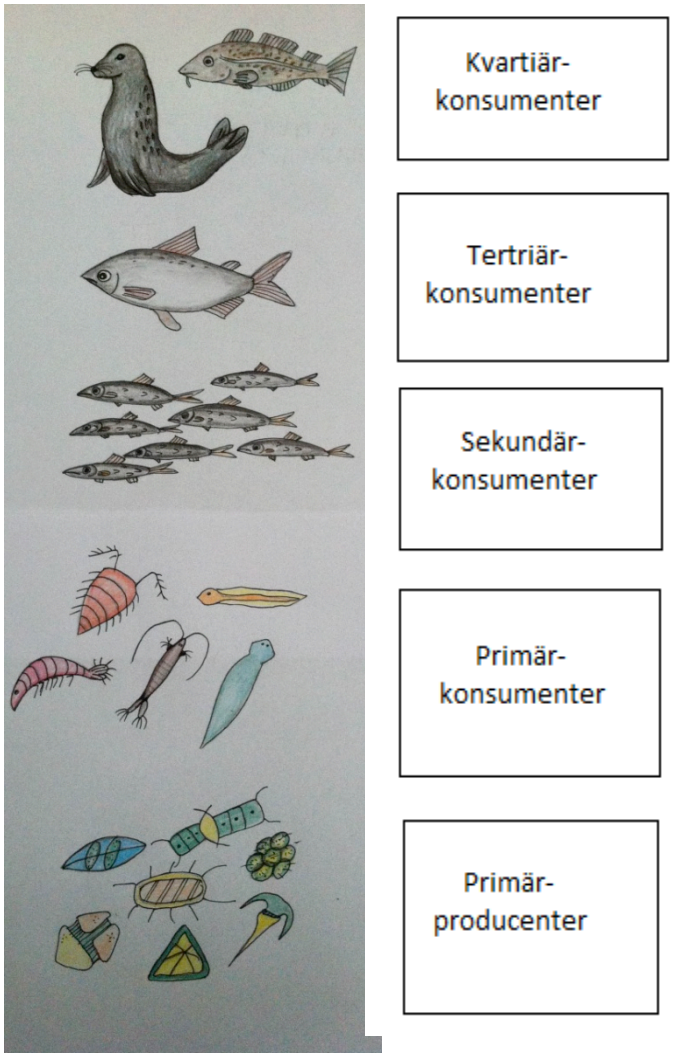
Grundbegrepp inom marin ekologi

Biologiska organismer brukar delas in i olika samhällen, där populationer av olika arter interagerar med varandra inom en specifik area. Exempel på interaktioner mellan organismerna kan vara predation, herbivori, mutualism eller parasitism (Campbell *et al.* 2008). Ett ekosystem definieras som en grupp av olika biologiska samhällen som interagerar, både kemiskt och fysiskt, med den omgivande miljön. Samhällena befinner sig inom samma geografiska område och agerar i stort sett oberoende av andra ekosystem (Levinton 2001).

I alla komplexare ekosystem länkas organismerna samman i näringsvävar som beskriver hur de påverkar varandra. Väven delas in i olika trofiska nivåer där primärproducenterna är grundnivån, som med hjälp av solljus och koldioxid bildar sockerarter som organismer i de högre trofnivåerna använder som energi. Energin flödar på så vis mellan trofnivåerna genom primärkonsumenter, sekundärkonsumenter, tertiärkonsumenter och når till sist

kvartiärkonsumenterna (Campbell *et al.* 2008). (Figur 1).

I svenska marina miljöer står mikro- och makrolager samt olika former av sjögräs för det mesta av primärproduktionen (Levinton 2001). Primärkonsumenterna består av många olika djurgrupper däribland kräftdjur (crustacea), blötdjur (mollusca) och fiskyngel. I vegetationsrika områden är primärkonsumenterna så kallade betare (eng. grazers eller mezograzers) eftersom de betar av växter som växer på exempelvis klippor, stenar eller andra växter (Levinton 2001). De tertiära konsumenterna i marina system består främst av mindre fiskarter samt större blöt- och kräftdjur. Kvartära konsumenter kallas oftast för topp- predatorer. I Sverige domineras dessa av stora rovfiskar, exempelvis torsk, vitling, sej och lyrtorsk, men hit räknas även sjöfågel och säl (Campbell *et al.* 2008).



Figur 1: Schematisk bild över trofnivåer i marina system med phytoplankton som primärproducenter, zooplanktion som primärkonsumenter, småfisk symboliserar sekundärkonsumenter och stora fiskar samt säl representerar topp- predatorer. Illustration gjord av Anna Sundberg.

Nyckelarter

Nyckelarter interagerar mer med omgivningen och andra arter och i definitionen av en nyckelart ingår att populationen av organismen i fråga inte behöver vara stor för att påverka flera delar av ekosystemet (Campbell *et al.* 2008). Ett mycket känt exempel på artinteraktion och nyckelarter är kelpskogen vid norra Stilla havskusten. Här är primärproducenten en art av storvuxen macroalg, kelp, vilken kan breda ut sig över stora områden. Primärkonsumenterna består till stor del av sjöborrar, vilket är en dominerande art då deras populatonsstorlek är mycket hög. Sjöborrarna i sin tur äts av havsuttrar. I områden med mycket havsutter är kelpen i god kondition, medan i områden här havsuttern minskar i antal ökar populationen av sjöborrar så mycket att konsumtionen från dem blir högre än kelpens tillväxttakt, vilket leder till en drastisk minskning av kelpskog (Estes & Duggins 1995). Detta är ett exempel på ett system som är ”top down” -kontrollerat. Det innebär att andelen predatorer kontrollerar andelen herbivorer som i sin tur avgör abundansen av primärproducenter (Campbell *et al.* 2008). Primärproducenterna begränsar då näringsnivåerna i ekosystemet genom upptag vid tillväxt, vilket även kallas trofisk kaskad -effekt. I de flesta fall samverkar dock både top –down -kontroll och bottom –up -kontroll, det vill säga systemet styrs nedifrån via näringstillgång, i ett dynamiskt ekosystem (Campbell *et al.* 2008). Effekten av en rubbning på en nivå i näringskedjan kommer alltså att ge förändringar både i trofnivåer uppåt och nedåt (Möllman *et al.* 2003).

Trofiska kaskader och regimskiften

Klimatinducerade förändringar påverkar havens fysikaliska förhållanden oerhört mycket, där tillgången på zooplankton är en viktig faktor som påverkar de marina ekosystemen (Eriksson *et al.* 2009, Möllman *et al.* 2003). Förändringar i zooplanktontillgång kan skapa en trofisk kaskad, vilket innebär att tillgången på plankton påverkar arter i trofnivåer ovanför och nedanför sig själv (Campbell *et al.* 2008, Möllman *et al.* 2008). I extrema fall kan detta leda till ett regimskifte, vilket innebär att nya arter tar över efter andra när det blir en ”lucka” i näringsväven. Små förändringar i ekosystem sker kontinuerligt, men dessa skiften sker snabbt och påverkar hela ekosystemets funktion och sammansättning. Förändringen påverkar flera trofnivåer och stora geografiska områden. (Lees *et al.* 2006).

Trofiska kaskader och regimskiften i marina miljöer kan induceras av ett, eller flera kollapsade fiskbestånd (Möllman *et al.* 2008). Detta gör att återhämtningsprocessen i ekosystemet kan ta längre tid än förväntat, beroende på vilka fiskpopulationer som minskat (Hutchings 2000). Man observerade först trofiska kaskader i sötvattenssystem, men de förekommer även i marina system (Frank *et al.* 2005).

Biodiversitet i ålgräsängar

För att förstå hur fiskpopulationer och ålgräsängar påverkar varandra är det viktigt att förstå vad som gör ålgräsängar till en viktig biotop jämfört med andra botten- och vegetationstyper. För att åskådliggöra detta har flera jämförande studier gjorts, vilka presenteras nedan.

Ålgräsängar skiljer sig från andra marina miljöer.

I en norsk studie från 2010 undersöktes om biodiversiteten i vegetationsrika habitat skilde sig från vegetationsfattiga. I studien var ålgräs det vegetationsrika habitatet och sandbotten det vegetationsfattiga. Proverna togs på ett flertal platser i nordöstra Atlanten längs den norska kusten. Forskarna kom fram till att diversiteten i ålgräsängar i många avseenden skiljer sig från sandbotten och att ålgräsängarna har en större andel individer av varje art även då antalet djurgrupper var färre. I ålgräset dominerade fåborstmaskar (oligochaeta) följt av kräftdjur (crustacea) och havsborstmaskar (polychaeta). Även på sandbotten var andelen kräftdjur hög men blötdjur (mollusca) var ändå den dominerande djurgruppen. Det är troligt att detta beror på de olika fylumens förutsättningar i de olika habitaten (Fredriksen *et al.* 2010).

En liknande undersökning gjord i Östersjön visades att biodiversiteten i ålgräsängar var betydligt högre än hos sandbottnar under samma förhållanden (Boström & Bonsdorff 1997). Det fanns i stort sett samma djurgrupper i de bägge habitaten, men att artsammansättningen varierade stort (Boström & Bonsdorff 1997). När man jämförde förekomsten av de 15 vanligaste arterna i de olika habitaten kunde det observeras ett signifikant högre antal arter i ålgräset, och samma fenomen kunde ses när det gällde antalet djurgrupper (Boström & Bonsdorff 1997). I ålgräsängarna finns arter och djurgrupper som förekommer i mindre mängd eller inte förekommer alls i andra biotoper. Detta varierar dock med lokalitet. I Atlanten längs den norska kusten var antalet individer större men antalet djurgrupper var färre (Fredriksen *et al.* 2010) medan det i Östersjön kunde ses att både antalet djurgrupper och individer var högre i ålgräset än på sandbotten (Boström & Bonsdorff 1997). Det kan dock ses som att ålgräset har en större roll som nyckelbiotop i Östersjön än i Atlanten men att dess betydelse för många fylum ändå är

stor.

Spekulationerna är många till varför ålgräsets biodiversitet skiljer sig från andra habitat. Det kan bero på mindre predation till följd av större valfrihet av gömslen (Bell & Westoby 1986) och högre habitatkomplexitet (Leopold 1933) som i sin tur kan ge fler potentiella nischer (Boström och Bonsdorff 1997). Ålgräset i sig fungerar också som underlag för många epifytiska organismer som i sin tur fungerar som föda åt andra (Boström & Bonsdorff 1997). Dessutom dämpar ålgräset vattenflödets hastighet vilket gör det lättare för små partiklar att sedimentera och detta ger större födotillgång (Levinton 2001). Det har även föreslagits att det kan bero på ålgräsets förmåga att lagra organiskt material samt syresätta sediment (Boström & Bonsdorff 1997, Borum *et al.* 2006).

Indirekta samband mellan ålgräsängar och fiskpopulationer

Som tidigare uppmärksammats är artrikedomen stor i ålgräsängarna (Baden *et al.* 2003, Jaschinski *et al.* 2009). Förutom själva ålgräset består den dominerande växtligheten av fintrådiga, påväxtalger exempelvis *Ulva* ssp. (Moksnes *et al.* 2008), *Cladophora vagabunda* (Hauxwell *et al.* 1998) och *Enteromorpha* ssp. (Baden *et al.* 2003). Detta är dock negativt för ålgräset eftersom det är mycket ljuskänsligt och fotosyntesen minskar drastiskt om ljusmängden minskar (Baden *et al.* 2003). Detta sker vid en snabb övergödning, då halten av närsalter i vattnet drastiskt ökar och det sker en snabb tillväxt av snabbväxande och filamentösa alger (Baden *et al.* 2003). Om biomassan av epifyter är låg eller minskande ökar ålgräsets tillväxt och detta påverkar även skott och skottbildningen positivt (Heck *et al.* 2000).

Populationsstorleken av zooplankton är avgörande för ålgräsets utbredning

En annan faktor som påverkar tillväxten av epifytiska alger, och alltså ålgräsets utbredning, är populationsstorleken av zooplankton. En negativ korrelation mellan epifytiska alger och betande zooplankton har uppmäts i studier, vilket tros bero på att epifytiska alger är den primära födokällan för många organismer, exempelvis herbivora kräft- och blötdjur (Jephson *et al.* 2008, Persson *et al.* 2008). Enligt Jepson *et al.* (2008) skiljer sig artsammansättningen av betare beroende på lokalitet, men det verkar som att *Gammarus locusta* är en nyckelart i svenska ålgrässystem, då den påverkar algpåväxten på ålgräset negativt även vid hög halt av näringsämnen och hög predationsgrad (Moksnes *et al.* 2008). Populationsstorleken av *Gammuarus locusta* kan i många fall vara helt avgörande för graden av påväxt i den lokala ålgräsängen (Jaschinski *et al.* 2009).

Det är dock inte bara populationsstorleken hos zooplanktonen som inverkar på tillväxten av alger i ålgräset, även en hög artdiversitet av betare i ålgräsängar har en negativ inverkan på biomassan av epifyter som täcker ålgräset, detta även vid ganska låga populationsstorlekar (Jaschinski *et al.* 2009). Dock bör betarnas födobeteende skilja sig från varandra för att den positiva effekten ska uppnås (Fox 2004, Jaschinski *et al.* 2009). Betarnas positiva effekt på ålgräset är i många fall större än tillväxten av fintrådiga alger även vid tillförsel av näringsämnen, även om effekten minskar vid ökande halter. (Jaschinski *et al.* 2009, Hauxwell *et al.* 1998). Detta eftersom epifyterna är opportunistiska alger som tillväxer snabbt vid höga halter av näringsämnen (Baden *et al.* 2003). Detta innebär att de negativa effekterna av övergödning man ser hos ålgräsängar kan minskas drastiskt vid en hög diversitet av betare med olika födostrate-

gier.(Hauxwell *et al.* 1998, Jaschinski *et al.* 2009). Effekterna kan även minskas vid närvaro av nyckelarter som exempelvis *Gammarus locusta* (Jaschinski *et al.* 2009).

Zooplanktonens populationsstorlekar, framförallt hos kräftdjur, avgörs i många fall av predationsgraden från sekundärkonsumenterna, och medför att populationsstorleken hos zooplankton såväl som abundansen av sekundärkonsumenter har en avgörande betydelse för huruvida en trofisk kaskad- effekt uppstår (Carey & Wahl 2011, Jephson *et al.* 2008). Många organismer har just zooplankton som primär födokälla, däribland svart smörbult, (*Gobius niger)*, juvenila torskar (*Gadus morhua)*, tångsnälla (*Syngnathus typhle)* samt både storspigg (*Gasterosterus acuelatus)* och tångspigg (*Spinachia spinachia)*. Även en rad olika kräftdjur har zooplankton som födokälla, exempelvis tångräkorna *Palaemon elegans* och *Palaemon adspersus* samt strandkrabba (*Carcinus maenas)* (Jephson *et al.* 2008). Det är även vanligt att fiskar lever i ålgräset under sin yngelperiod och ålgräsets utbredning är därför viktigt för tillväxt av olika fiskpopulationer (Beck *et al.* 2001, Heck *et al.* 2003).

Ett bra exempel på hur sekundärkonsumenter påverkar andelen epifytiska alger är den inverkan som räkan *Palaemon elegans* (sekundärkonsument) har på ålgräsängar. Enligt Persson *et al.* (2008) har *Palaemon elegans* en positiv effekt på andelen biomassa av påväxtalger, till följd av hög predation av herbivora betare, framförallt *Gammarus locusta* (Moksnes *et al.* 2008, Persson *et al.* 2008). Närvaro av *Palaemon elegans* minskar andelen herbivora betare, vilket i sin tur ökar mängden (biomassan) påväxtalger som i sin tur innebär en negativ påverkan på ålgräset i form av utskuggning och i förlängningen minskade bestånd.

Ytterligare en aspekt är att *Palaemon elegan*s är en omnivor räka och har olika kostvanor beroende på yttre faktorer, exempelvis storlek eller tillgång på zooplankton (Persson *et al.* 2008). Då storleken på *Gammarus locusta* understiger 7 mm övergår räkan till vegetarisk föda (Persson *et al.* 2008). Samtidigt har en amerikansk studie visat att andelen konsumerad växtmassa ökar med ökande storlek på herbivorerna (Hauxwell *et al.* 1998). Detta kan resultera i en negativ cirkel för ålgräset då herbivorernas utsatthet för predatorer, exempelvis *Palaemon elegans*, ökar med storleken samtidigt som de då konsumerar mer alger (Hauxwell *et al.* 1998).

Ålgräsängar är en viktig marin biotop för många växt- och djurgrupper (Borum *et al.*2006, Jaschinski *et al.* 2009, Moksnes *et al.* 2008), vilket främst beror både på ålgräset själv som habitat. Artsammansättning varierar dock beroende på lokalitet (Boström & Bonsdorff 1997, Jaschinski *et al.* 2009). Trofiska kaskader i ålgräsängar kan leda till minskade bestånd till följd av utskuggning av epifytiska alger (Baden *et al.* 2003, Moksnes *et al.* 2008). Algerna tillväxer vid höga näringshalter och i avsaknad av kräft- och blötdjur som betar på dessa (Baden *et al.* 2003, Hauxwell *et al.* 2003, Jephson *et al.* 2008, Fox 2004). Minskning av zooplankton kan härledas till stora populationsstorlekar av sekundärkonsumenter, framförallt småfisk och större ryggradslösa djur (Persson *et al.* 2008). I förlängningen kan detta även drabba populationerna av rovfisk vars uppväxthabitat i många fall är i ålgräs (Beck *et al.* 2001).

Nedgång av topp- predatorer i Sverige inducerar en trofisk kaskad

Många trofiska kaskader som man kan se i marina miljöer orsakas främst av en kraftig nedgång av topp- predatoriska fiskar, däribland torsk (*Gadus morhua*), kolja (*Melanogrammus aeglefinus*), gråsej (*Pollachius virens*), lyrtorsk (*Pollachius pollachius*), klorocka (*Raja radiata*)

och olika sorters plattfiskar (Frank *et al.* 2005). Detta kan till exempel appliceras på Östersjön och andra svenska vatten, som är mycket produktiva men har relativt låg biodiversitet och få nyckelarter, vilket gör det känsligare för trofiska kaskader än andra marina ekosystem där artdiversiteten är hög (Möllman *et al.* 2008).

Svedäng (2003) summerade all tillgänglig data från Fiskeriverket samt olika sportfiskeföreningar över storleken på torskbestånden, där fiskar större än 30 cm räknades, och slår fast att torskbestånden på den svenska västkusten har minskat stadigt ända sen 1960-talet. Detta ledde till extremt låga densiteter under 1980- och början av 1990-talet. Trots de låga populationsstorlekarna fortsatte bestånden att minska och under perioden 1982 till 1999 hade hela 90 % av bestånden försvunnit (Svedäng & Bardon 2003). Av tillgängliga data framgick också att det brukade finnas en spatial variation mellan olika lokaler, där de norra bestånden var något större än de södra, men under tidiga 2000-talet kunde detta mönster inte alls ses (Svedäng & Bardon 2003). Variationen är inte synligt på grund av att alla populationerna var väldigt små och variationer i populationsstorlek inte är mätbara.

Det är inte bara torskbestånden som har minskat, utan även bestånden av gädda och abborre (Ljunggren *et al.* 2010), som vanligtvis lever i Östersjön och nära flodmynningar på västkusten (Pethon & Svedberg 1989), har minskat drastiskt. Ljunggren *et al.* (2010) rapporterar att hela 80 % av de bägge bestånden har försvunnit den senaste 20-årsperioden, samtidigt som stora förökningsproblem har observerats (Nilsson *et al.* 2004). Detta kan troligtvis kopplas till olika miljöfaktorer, då framförallt tillgången på föda har stor inverkan på hur många yngel som överlever de första åren (Köster *et al.* 2005). Samma tendens kan även ses hos de flesta stora fiskarter (Ljunggren *et al.* 2010). Eftersom fiskarna genomgår flera olika stadier, alla kopplade till särskilda födokällor, är det viktigt att närmiljön kan hålla alla dessa vid rätt tillfälle, och ynglen är därför mer utsatta vid miljöförändringar än fullvuxna individer (Ljunggren *et al.* 2010, Köster *et al.* 2005). Exempelvis är kvaliteten på tillväxthabitaten en viktig faktor för populationens tillväxt. (Ljunggren *et al.* 2010). Ett viktigt habitat i detta sammanhang är ålgräsängar (Hauxwell *et al.* 1998).

Fluktuationer i Östersjöns syrgashalt är en bidragande faktor till minskad reproduktion och överlevnad för avkomman (Köster *et al.* 2005). Östersjön är ett innanhav vars inflöde av syrerikt saltvatten sker genom Öresund via stormar. Uteblivna sådana leder således till minskade syrgas- och salthalter och Östersjöns miljö påverkas därför starkt av det globala klimatet (Köster *et al.* 2005).

Det har även observerats att tillgången på zooplankton, exempelvis copepoden *Pseudocalanus* sp., starkt påverkar tillväxten hos fiskyngel och i förlängningen också fiskbestånden (Köster *et al.* 2005). Ljunggren *et al.*(2010) fann att tillgången på zooplankton är den faktor som påverkade storleken på årsynglen av både gädda och abborre mest, följt av vegetation. Både gäddyngeln och abborrynglen tillväxte bättre vid större andel zooplankton i vattnet (Ljunggren *et al.* 2010). Det fanns även en stark negativ korrelation mellan tillväxten hos gädd- och abborrpopulationerna och storleken på populationen av storspigg (Ljunggren *et al.* 2010). Även tillgången på skarpsill hade samma inverkan, det vill säga en minskning, på bestånden av abborre och gädda (Ljunggren *et al.* 2010, Köster *et al.* 2005).

Torskynglen påverkas inte lika starkt av den minskade andelen zooplankton utan problemet ligger istället i att predationsgraden på torskrommen ökar markant vid stora skarpsillsbestånd (Köster *et al.* 2005). I dagsläget är stora delar av Östersjön dominerade av skarpsill (Eriksson *et al.* 2009) vilket indikerar att detta starkt påverkar tillväxten av topp- predatoriska fiskarter (Köster *et al.* 2005). Detta skapar i sin tur en kaskad -effekt nedåt i näringskedjan och leder i förlängningen till ökad tillväxt av fintrådiga alger (Eriksson *et al.* 2009), som påverkar ålgräsets utbredning negativt (Baden *et al.* 2003). Detta genom ökande bestånd av sekundärkonsumeter, såsom skarpsill, andra små fiskarter samt kräft- och blötdjur vilket leder till minskande populationer av zooplankton. Då torskbestånden i minskar, ökar populationen av skarpsill, vilket starkt indikerar en top -down -kontroll, vilken sedan fortsätter nedåt då biomassan av zooplankton, exempelvis copepoden *P acuspes,* minskar vid ökande skarpsillsbestånd (Möllman *et al.* 2008).

Moksnes *et al.*(2008) har visat på den starka top – down - effekten i svenska marina miljöer. I närvaro av små fiskarter, i det här fallet svart smörbult, minskade närvaron av *Gammarus locusta* med 90 % jämfört med ett försök utan predator. I närvaro av predator kunde man även se att tillväxten av epifyter (mätt i biomassa) blev tre till sex gånger högre än vid närvaro av *Gammarus locusta* (Moksnes *et al.* 2008). Det visade sig även att en hög närvaro av *Gammarus locusta* till stor del kunde maskera en ökande tillväxt av alger vid högre andel närningsämnen i vattnet, som kan ses vid övergödning (Moksnes *et al.* 2008). Detta visar på en stark kaskad -effekt där framförallt *Gammarus locusta* uppträder som nyckelart (Moksnes *et al.* 2008). Liknande kopplingar mellan zooplanktonens populationsstorlek och kaskad -effekt har påvisats i andra studier av bland annat Frank *et al.* (2005), Eriksson *et al.* (2009) samt Moksnes (2008) vilket pekar på att detta är en viktig omständighet som påverkar utbredningen av ålgräs och i förlängningen bestånden av stora rovfiskar.

Frank *et al.* (2005) observerade liknande trofiska kaskader utanför Kanada, där avlägsnandet av stora rovfiskar ökade populationerna av bentiska fiskarter och stora evertebrater samtidigt som zooplanktonabundansen minskade. Kaskadeffekten underströks även av att populationen av gråsäl i området ökade med de ökade populationerna av småfisk (Frank *et al.* 2005).

Carey och Wahl (2011) påvisade även att förändringar i biodiversitet påverkar hur mycket näringsämnen som finns i vattenmassan, både direkt och indirekt. Den direkta påverkan sker genom exkretion och den indirekta innebär framförallt ökande andel av små fiskarter som minskar andelen zooplankton vilket gör att en komponent fattas i kontrollen av primärproducenternas biomassa (Carey & Wahl 2011, Frank *et al.* 2005). Dessa förändringar i biodiversitet behöver dock inte alltid vara negativa för ekosystemet, utan kan även vara positiva eller neutrala(Carey & Wahl 2010).

Direkta samband mellan fiskpopulationer och ålgräsängar

Det har även gjorts undersökningar på hur fisksammansättningen varierar mellan ålgräsängar och lokaler där det tidigare funnits ålgräsängar men som av olika anledningar försvunnit. När ålgräs försvinner från en plats ersätts det ofta av en bar sandbotten, som i vissa fall är täckt av en matta av grönalger (Pihl *et al.* 2006). Pihl *et al.* (2006) konstaterade att det fanns signifikant fler fiskarter i ålgräset än på de platser där det försvunnit. 28 olika fiskarter hittades i ålgräset vilket kan jämföras med 19 på sandbottnen (Pihl *et al.* 2006). Storleken på fångsten var dock ungefär

lika stor i sjögräset som i de andra lokalerna. Man kunde även se att det var olika fiskarter som dominerade de bägge miljöerna, där torskfiskar, läppfiskar och kantnålar dominerade i ålgräset medan fisken vid det kalare sedimentet till största delen bestod av plattfiskar. Populationsstorleken av årsgamla fiskyngel var betydligt högre i ålgräsängarna. Man beräknade, utifrån de resultat man erhöll vid trålning, att det fanns ca 17 torskar/500 m^2 i ålgräsängarna, men endast 0,6 torskar/500 m^2 vid de lokaler som tidigare varit ålgräsbeklädda (Pihl *et al.* 2006). Många av de fiskarter som senare i livet lever pelagiskt och är av kommersiell vikt uppehåller sig alltså i större utsträckning i ålgräsängar än i vegetationsfria habitat, vilket stödds av både observationer från Fredriksen *et al.* (2010) och (Boström & Bonsdorff 1997).

Ålgräsängar beskrivs ofta som "barnkammare" för många fiskarter. Vad som åsyftas med detta begrepp är dock något oklart. Beck *et al.* (2003) menar att man inte bara kan räkna att det lever många juvenila fiskar där, utan även ta hänsyn till att dessa arter har större överlevnadschans och växer fortare i där. Detta till följd av exempelvis minskat predationstryck och högre födotillång. I Heck *et al.* (2003) undersöktes flera utgivna källor där man påstår att ålgräs agerar som barnkammare och undersökte huruvida ovanstående kriterier är uppfyllda. Man kunde då se att effekten var signifikant om man jämförde områden utan vegetation med ålgräsängar, men inte om man jämförde ålgräsängar med ett annat vegetationsrikt habitat. Slutsatsen man då kan dra är att det är vegetationsrika miljöer som fungerar som barnkammare åt fiskarter snarare än bara ålgräset (Heck *et al.* 2003, Beck *et al.* 2001). Vegetationens densitet kan också påverka predationstrycket (Heck & Orth 2006). Effekten av ålgräs som uppväxtplats på norra halvklotet än södra halvklotet, vilket tyder på att just i svenska vatten är ålgräsängar ett viktigt habitat för juvenila fiskarter (Heck *et al.* 2003).

Minskning av ålgräsängar och fiskbestånd

Under 1930-talet slogs stora delar av ålgräsbestånden i Atlanten ut när en svampinfektion drabbade bestånden mycket hårt (Almesjö & Limén 2008, Baden *et al.* 2003). Bestånden återhämtade sig inte förrän efter drygt 10 år och utbredningen blev inte lika stor som den varit innan epidemin. Detta berodde på att mycket av den bottentyp ålgräset växte i eroderades bort när substratet inte längre hölls fast av sjögräsets rötter (Levinton 2001, Moksnes 2009).

På 1980-talet gjordes en inventering av de svenska ålgräsbestånden på västkusten, och när en uppföljning gjordes ungefär 20 år senare kunde man se en minskning av bestånden med ca 58 % (Baden *et al.* 2003). Det finns många anledningar till den massiva nedgången, bland annat oljespill, erosion av bottensediment och muddring (Baden *et al.* 2003, Hauxwell *et al.* 2003). Det är dock ganska vedertaget att den största anledningen är minskande vattenkvalitet, vilket är ett problem som finns över hela världen (Baden *et al.* 2003), och som beror på ökande andel fria partiklar i vattnet och övergödning (Hauxwell *et al.* 2003).

Övergödning

Övergödning innebär i korthet att närningsämnen från land på olika vägar hamnar i vattnet och bidrar till en ökning av primärproduktionen (Hauxwell *et al.* 2003, Levinton 2001). I Sveriges kustvatten handlar det främst om en explosionsartad ökning av grönalger, exempelvis *Ulva* ssp. och *Cladophora* sp. som tillväxer snabbt vid rätt temperatur och bra ljusstillgång (Baden *et al.*

2003, Lotze *et al.* 2000). Tillförsel av näringsämnen från land är en naturlig process, men har på senare år har fått allt större omfattning på grund av mänsklig påverkan. Den största tillförseln av närningsämnen från människan kommer från punktkällor (avlopp), samt från diffust läckage från jordbruk (konstgödsel, djurhållning). Även deposition av kväve i atmosfären, orsakat av förbränning av fossila bränslen, påverkar övergödningen av marina miljöer (Levinton 2001).

Det är ofta tillförsel av kväve och fosfor som utgör basen i övergödningsproblematiken (Isaksson 2009). Deposition från atmosfären kan också vara en bidragande faktor till ökande primärproduktion eutrofiering (Levinton 2001). I försök har det observerats att primärproduktionen ökar vid tillsats av regnvatten samt att ökningen var parallell med ökande pH– värde i proverna (Pearl *et al.* 1990).

Den ökande primärproduktionen leder till minskade syrgashalter vid bottnen och på sikt till helt syrgasfria bottnar (Diaz & Rosenberg 2008). Vid nedbrytningen av det organiska material som bildas används syrgas av nedbrytande mikroorganismer. Om omrörningen av vattnet då inte är tillräckligt stor kommer inget nytt inflöde av syrgas och syrgashalten i sedimentet sjunker (Diaz & Rosenberg 2008). Andra organismer tar då vid i nedbrytningen och många av dessa bildar då vätesulfid, som är skadligt för många djur och växter (Levinton 2001).

Övergödning bidrar till minskade genomsläpplighet av ljus och påverkar därför ålgräset negativt (Hauxwell *et al.* 2003). Det har även en sekundär ofördelaktig effekt, i det ökade antalet påväxtalger (Baden *et al.* 2003). Påväxten minskar ålgräsets fotosyntetiska och reproduktiva förmåga (Hauxwell *et al.*1998). Detta drabbar ålgräset så hårt att de inte överlever och leder till snabba minskningar av bestånden på kort tid (Baden *et al.* 2003).

Överfiske

Överfiske innebär att belastningen från fiske är större än reproduktionen, vilket leder till minskade fiskbestånd. Fiskarna i bestånden får då lägre ålder och man ser färre årsklasser (Almesjö & Limén 2008). Då äldre individer har högre reproduktionsförmåga kan det innebära problem i tillväxten när populationen endast består av yngre individer i färre årskullar (Svedäng *et al.* 2010). Populationen drabbas då hårdare av miljömässiga fluktuationer exempelvis uteblivna stormar eller onormal tillförsel av näringsämnen som kan leda till övergödning (Köster *et al.* 2005). Vid jämförelser i längd på torskar från 1946-47 med längden på torskar under senare delen av 1990-talet har en minskning setts av stora individer (Almesjö& Limén 2008).

I en artikel som belyser problematiken kring torskbestånden i Kattegatt konstaterar Svedäng *et al.* (2010) att torsken där är akut utrotningshotad till följd av för få vuxna individer. Bestånden i Östersjön verkar vara under något bättre förhållanden (Almesjö & Limén 2008). Minskande individstorlekar har även observerats hos en mängd andra fiskarter, bland annat rödspätta (*Pleuronectes platessa*), vitling (*Merlangius merlangius*) och sandskädda (*Platichthys flesus*) som nu i sällsynta fall överstiger 30 cm, vilket indikerar att fisken är under två år gammal (Svedäng 2003). Även sill har liknande minskningar i storlek, och sill över 20 cm är numera sällsynt (Almesjö & Limén 2008). Östersjön verkar ha gått från att vara ett ekosystem främst dominerat av torsk till ett där sill och skarpsill dominerar (Almesjö & Limén 2008, Frank *et al.* 2005). Detta kan påverka ålgräsängarna så tillvida att andelen zooplankton minskar på grund av

högt predationstryck från skarpsill- vilket leder till mer påväxt och minskad utbredning av ålgräs.

I en rapport från regeringens miljö- och jordbruksutskott som publicerades 2008 fastställdes att fiske är den faktor som påverkar fiskpopulationer i Sverige mest även jämfört med miljöförändringar och fluktuationer i reproduktion i samband med så kallade ” goda år” (Almesjö & Limén 2008). Detta understryks även av Svedäng *et al.* (2010). Fiskeriverket ger varje år ut en rapport, ”Fiskbestånd och miljö i hav och sjöar”, där görs med hjälp av ICES, Internationella havsforskningsrådet, gör en bedömning av tillstånden hos fiskbestånden i Sverige, nedan följer en förenklad sammanställning över resultaten av 2010-års rapport men fokus på de arter som tidigare berörts i uppsatsen (Ask & Åström 2010) (Tabell 1).

Tabell 1: Beståndsstatus hos de fiskarter som behandlats i uppsatsen baserat på Fiskeriverkets ” Fiskbestånd och miljö i hav och sötvatten 2010”.

Art	Beståndsstatus
Abborre (*Perca fluviatilis*)	Svag etablering på 1990-talet, och har minskat i Östersjön och Bottenviken.
Lyrtorsk (*Pollachius pollachius*)	Har minskat med 90-95% sedan 1980-talet, men bristande kunskap och rekryteringen försvårar bevarandet.
Gädda (*Esox lucius*)	Minskning av arter i Östersjön och fisketrycket bör inte öka.
Hälleflundra (*Hippoglossus hippoglossus*)	Har minskat med 45-50 % under den senaste 50 åren, och listad som ”starkt hotad” av artdatabanken.
Kolja (*Melanogammarus aenglefinus*)	Varaktigt utnyttjade fiskebestånd men god återhämtningsförmåga.
Rödspätta (*Pleuronectes platessa*),	Goda och hållbara bestånd.
Sej (*Pollachius virens*)	Är i Östersjön under gränsvärdet för hållbart fiske, men har reproduktionskapacitet.
Sill (*Clupea harengus*)	Hållbart bestånd.
Skarpsill (*Sprattus sprattus*)	God beståndsstatus, och fiskas i dagsläget inte under kritisk nivå
Torsk (*Gadus morhua*)	Bestånden i Västerhavet har reducerad fortplantningskapacitet och låg rekrytering. Något bättre hos bestånden i Östersjön.
Vitling (*Merlangius merlangius*)	Minskning av bestånden

Sammanfattning: En negativ spiral uppstår vid minskning av ålgräsängar och rovfiskbestånd

När topp -predatorer tas bort påverkar det näringskedjan och trofinivåerna nedanför (Möllman *et al.* 2008), och i svenska vatten innebär det att när populationerna av stora fiskar, exempelvis torsk, kolja och vittling minskar, ökar populationerna av mindre fiskarter, främst storspigg och skarpsill, som starkt påverkar populationsstorleken av olika sorters zooplankton (Moksnes *et al.* 2008). Den minskade tillgången på zooplankton gör effekterna av övergödning större, eftersom de har en stark påverkan på hur mycket fintrådiga alger som finns runt ålgräsängarna (Jaschinski *et al.* 2009, Jephson *et al.*2008). Den trofiska kaskaden har i Östersjön gett upphov till ett regimskifte av dominerande art från torsk till skarpsill, vilket har stora konsekvenser för ekosystemet i stort. Det försvårar framförallt torskbeståndens återhämtning då skarpsill tenderar att äta torskrom (Köster *et al.* 2005).

Både överfiske och övergödning är stora problem i svenska vatten (Baden *et al.* 2003) och då bägge påverka olika delar av ekosystemet skapar de tillsammans en negativ spiral, där utbredningen av ålgräs minskar i takt med att topp- predator populationerna minskar. (Figur 2).

Figur 2: Den negativa spiral som uppstår vid minskande ålgräsängar och överfiske av topp- predatoriska fiskarter. Omritad efter Heck *et al.*2000.

Eftersom ålgräsängarnas välbefinnande är starkt kopplat till storleken på fiskpopulationer är det även viktigt att bevara dem för att fiskpopulationerna ska nå de kritiska nivåer som behövs för hållbara bestånd. Som redan nämnt är övergödning det största problemet i dagsläget, och de åtgärder som kan tillsättas skulle inte bara gynna ålgräsängarna utan även minska andelen syrgasfria bottnar.

Åtgärder för att öka ålgräsets utbredning och återetablera topp-predatorer.

Utbredningen av ålgräs har minskat drastiskt under de senaste 50 åren (Baden *et al.* 2003) vilket

genererar en minskad biodiversitet samt skapar problem för återrekryteringen av topp-predatoriska fiskarter (Möllman *et al.* 2008, Pihl *et al.* 2006). För att förhindra att fler ålgräshabitat försvinner bör man framförallt tillsätta åtgärder för att inte minska bestånden ytterligare (Baden *et al.* 2003, Hauxwell *et al.* 2003), genom att förbättra den marina miljön i stort och framförallt minska tillrinningen av näringsämnen i vattnet, som leder till övergödning. Detta bör ske på både en global, regional och lokal nivå. Ålgräset skulle då på sikt återetablera sig själv (Baden *et al.* 2003). Det ska även framhållas att det är viktigt att skydda de miljöer där det idag finns stora ålgräsbestånd eftersom de ofta ligger i områden med hög mänsklig påverkan från till exempel båtaktivitet, muddring eller landerosion (Baden *et al.* 2003).

Det finns även direkta restaureringsmetoder som har visat sig effektiva i bland annat Danmark och Holland. Man transplanterar då ålgräs från ett varaktigt bestånd för att förstärka ett svagt, eller införa det på en ny plats (Moksnes 2009). Det vekar dock vara svårt att återinföra ålgräs på en plats där det tidigare inte funnits, och många försök har misslyckats. Många kriterier ska vara uppfyllda för att få en lyckad förflyttning och etablering, bland annat att vatten- och sedimentkvaliten är tillräckligt god samt att graden av biologisk störning och fysisk exponering inte är för hög eller låg. Även de fysikaliska förhållandena såsom salthalt och temperatur måste vara rätt. Detta medför att en utförlig granskning av lokalerna innan utsättning är nödvändig (Moksnes 2009). Det verkar vara lättare att plantera ut ålgräs där det tidigare funnits men av olika anledning försvunnit, men om denna lokal ligger mindre än 100 m från ett levande bestånd är det bättre att satsa på förbättring av närmiljön och på så sätt öka den naturliga återetableringen (Moksnes 2009).

Det finns många åtgärder för att öka återhämtningen hos fiskbestånden i Sverige. På många platser har det observerats att fredade och fiskefria zoner har högre fiskdensitet och detta leder på sikt till större bestånd även i andra delar av haven (Svedäng *et al.* 2010, Almesjö & Limén 2008). Ett exempel är Öresund, ett område med trålningsförbud, har betydligt större fiskpopulationer än liknande fiskade områden (Svedäng *et al.* 2010). I Öresundsregionen finns idag det största svenska beståndet av torsk, och även det med bäst reproduktionsförmåga (Svedäng *et al.* 2010).

Svedäng *et al.* (2010) poängterar även vikten av att förändra fisket så att det till större del är baserat på de biologiska kunskaper som finns inom populationsdynamik och reproduktion för att fiska på ett hållbart sätt. Bifångsterna bör även minskas av de fiskarter som är av icke-kommersiell art eller under minimimått (Almesjö & Limén 2008). Detta görs främst genom utveckling av selektiva fiskeredskap (Almesjö & Limén 2008). Fisket bör även begränsas till under beräknade nivåer för att utgöra en buffert inför kommande störningar och miljöförändringar (Hilborn *et al.* 2003).

Diskussion

Ålgräsängarna fungerar som barnkammare och viktigt habitat för topp -predatoriska fiskarter under deras första tid, och en minskning av ålgräsängarna bör korrelera med en minskning av återväxten hos fiskpopluationer, vilket många forskare också har visat (Moksnes *et al.* 2008, Heck *et al.* 2000, Möllman *et al.* 2008 m.fl.). Att tillväxten hos många kommersiella fiskbestånd har minskat under de senaste 30 åren, beror både på minskad återväxt och på överfiske av de kvarvarande bestånden (Svedäng& Bardon 2003).

Jag håller med Svedäng *et al.* (2010) som poängterar vikten av att förändra fiskenäringen så att den till större del är baserad på de biologiska kunskaper som finns inom populationsdynamik och reproduktion, just för att kunna nyttja fiskebestånden på ett hållbart sätt. Detta är i förlängningen viktigt inte bara biologiskt utan även för fiskenäringen i Sverige. Enligt Hilborn *et al.* (2003) bör fisket begränsas till under beräknade nivåer för att utgöra en buffert inför kommande störningar och miljöförändringar. Bifångsterna bör även minskas av de fiskarter som är av icke-kommersiell art eller av individer under minimimått, vilket främst görs genom utveckling av selektiva fiskeredskap (Almesjö & Limén 2008).

Framförallt bör man utnyttja de kunskaper som finns hos forskare inom marinbiologi världen över för att utveckla miljö- och naturskydd utefter den kunskap inom marinbiologi som finns. Det är framförallt viktigt att inrätta marina områden som är skyddade, till exempel naturreservat, för att kunna bevara marina miljöer på liknande sätt som idag sker på land. I dagsläget finns i Sverige ett fåtal marina naturreservat men beroende på vilka föreskrifter som finns för reservatet i fråga är det inte alltid säkert att det råder fiskeförbud. Det är endast 0,5 % av den totala havsarealen som har lagligt skydd och mindre än en promille omfattas av fiskeförbud. Detta kan jämföras med att den landareal som skyddas är ungefär 12 % (Tidlund *et al.* 2012). I de artiklar och rapporter jag har läst inom detta ämne finns det ingen tvekan eller motsättning, det som händer är klart och tydligt: På grund av övergödning och överfiske försvagas fiskpopulationer och sjögräshabitat vilket leder till en negativ spiral där ingen i slutänden gynnas.

Tack

Tack till min handledare Anna Brunberg samt Vytautas Rindzevicius, Björn Eriksson och Viktor Tsiamis för råd och tips. Särskilt tack till Sofia Hammerling för ovärderligt stöd och hjälp.

Referenser

Almesjö L, Limén H. 2008. Fiskpopulationer i Svenska vatten. Hur påverkas de av övergödning och miljögifter. Miljö- och jordbruksutskottet. Riksdagstryckeriet, Stockholm.

Ask L, Åström M. 2010. Fiskbestånd och miljö i hav och sötvatten. Fiskeriverket.

Baden S, Gullström M, Lundén B, Pihl L, Rosenberg R. 2003. Vanishing seagrass (*Zostera marina* L.) in Swedish coastal waters. Ambio **32 (5):** 374-377.

Beck M.W, Heck K.L, Able K.W, Childers D.L, Eggleston D.B, Gillanders B, Halpern B, Hays C.G, Hoshinto K, Minella T.J, Orth R.J, Sheridan P.F, Weinstein M.P. 2001.The identification, conservation and management of estuarine and marine nurseries for fish and invertebrates. Bioscience **51**: 633-641.

Bell J.D, Westoby M. 1986. Abundance of macrofauna in dense seagrasses is due to habitat preference not predation. Oecologica **68**: 205-209.

Borum J, Sand- Jensen K, Bizner T, Pedersen O, Greve T.M. 2006.Oxygen movement in seagrass. Larukm A, Orth R.J, Duarte C.M. Seagrasses: biology, ecology and conservation. 255-268. Springer. Dordrecht, Nederländerna.

Boström C, Bonsdorff E. 1997. Community structure and spatial variation of benthic invertebrates assiciated with *Zostera marina* (L.) beds in the northen Baltic Sea. Journal of Sea Research **37**: 153-166.

Campbell NA, Reece JB, Urry LA, Cain ML, Wasserman SA, Minorsky PV, Jackson RB. 2008. Biology. 8:e uppl. Pearson education, San Fransisco.

Diaz R. J., Rosenberg R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. Science **321**: 926-929.

Eriksson B, Ljunggren L, Sandström A, Johansson G, Mattila J, Rubach A, Rådberg S. 2009. Decline in predatory fish promote bloom forming magroalgae. Ecological Applications **19**: 1975-1988.

Estes J.A, Duggins D.O.1995. Sea otters and kelp forests in Alaska: Generality and variation in a community ecological paradigm. Ecological monograpghs **65**: 75-100.

Fox J.W. 2004. Modelling of the joint effects of predator and prey diversity on a local prey biomass. Journal of Animal ecology **73**: 88-96.

Frank T.K, Petrie B, Choi, J.S, Leggett W.C. 2005. Trophic cascades in a formerly cod-dominated ecosystem. Science **308:** 1621-1623.

Fredriksen S, De Backer A, Boström C, Hartvig C. 2010.Infauna from Zostera marina L. meadows in Norway. Differences in vegetated and unvegetated areas. Marine biology research **6**: 2, 189-200.

Hauxwell J, Cebrián J, Valiea I. 2003. Eelgrass *Zostera marina* loss in temperate estuaries: relationship to land-derived nitrogen loads and effect of light limitation imposed by algae. Marine ecology progress series **247:** 59-73.

Hauxwell J, McClelland J, Bier P.J, Vaelia I. 1998. Relative importance of grazing and nutrient controls of macroalgal biomass in three temperate shallow estuaries. Estuaries **21**: 347-360.

Heck K.L, Hays G, Orth J.R. 2003. Critical evaluation of the nursery role hypothesis for seagrass meadows. Marine ecology progress series **253**: 123-132.

Heck K.L, Orth J.R. 2006. Predation in seagrass beds. Larukm A, Orth R.J, Duarte C.M. Seagrasses: biology, ecology and conservation. 537-547. Springer. Dordrecht, Nederländerna.

Heck K.L, Pennok J.R, Valentine J.F, Cohen L.D, Sklenar S.A. 2000. Effects of nutrient enrichment and small predator density on seagrass ecosystems: An experimental assessment. Limnology and Oceanography **45 (5):** 1041-1052.

Hilborn R, Branch T.A, Ernst B, Magnusson A, Minte-Vera C.V, Schrenell M.D, Valero J.L. 2003.State of the worlds fisheries. Annual rewiev of environment and resources **28**: 359-399.

Hutchings J.A. 2000. Collapse and recovery of marine fishes. Nature **406**: 882-225.

Isaksson I.2009. Restaurering av övergödda havsvikar i Västerhavets vattendistrikt- redovisning av regeringsuppdrag. Länsstyrelsen i Västra Götalands län- Vattenvårdsenheten. 2009: 57.

Jaschinski S, Aberle N, Gohse- Reimann S, Brendelberger H, Wiltshire K.H, Sommer U. 2009. Grazer diversity effects in an eelgrass-epiphyte- micriphytobenthos system. Oecologica **159**: 607-615.

Jephson T, Nyström P, Moksnes P, Baden S.P. 2008. Trophic interactions in Zostera marina beds along the swedish coast. Marine ecology progress series **369**: 63-76.

Köster F.W, Möllman C, Hinrichsen H, Wieland K, Tomkiewicz J, Kraus G, Voss R, Makarchou A, MacKenzie B.A ,St John M.A, Schnack D, Rohlf N, Linkowski T,Beyer J.E. 2005. Baltic cod recruitment- the impact of climate variability on key process. ICES Journal of Marina Science **62**: 1408-1425.

Lees K, Pitois S, Scott C, Frid C, Mackinson S. 2006. Characterizing regime shifts in marine environment. Fish and fisheries **7**: 104-127.
Leopold A. 1933. Game management. Scribner and sons. New York.
Levington J.S.2001. Marine biology: function, biodiversity, ecology. 2:a uppl. Oxford university press Inc. New York.
Ljunggren L, Sandström A, Bergström U, Mattila J, Lappalainen A, Johansson G, Sundblad G, Casini M, Kaljuste O, Eriksson B.K. 2010. Recruitment failure of coastal predatory fish in the Baltic Sea coincided with an offshore ecosystem regime shift. ICES Journal of Marine Science **67**: 1587-1595.
Lotze H.K, Worm B, Sommer U. 2000. Propagule banks, herbivory and nutrient supply control population development and dominance patterns in macroalgal blooms. 2000. Oikos **89**: 46-58.
Moksnes P. 2009. Restaurera ålgräsängar. Länsstyrelsen i Västra Götalands län, vattenvårdsenheten.2009:26.
Moksnes P. Gullström M, Tryman K, Baden S. 2008. Tropic cascades in a temperate seagrass community. Oikos **117**: 763-777.
Möllman C, Köster F, Kornilovs G, Sidrevics L.2003. Interannual variability in population dynamics of calanoid copepods in the Central Baltic Sea. ICES Journal of marine science symposia **219**: 220-230.
Möllman C, Müller- Kaluis B, Kornilovs G, St John MA. 2008. Effects of climate and overfishing on zooplankton dynamics and ecosystem structure: regime shift, trophic cascade and feedback loops in a simple ecosystem. ICES Journal of marine science **65**: 302-310.
Nilsson J, Andersson J, Karås P, Sandström O. 2004. Recruitment failure and decreasing catches of perch (Perca fluviatilis) and pike (Esox lucius L.) in the coastal waters of southeast Sweden. Boreal Environmental Research **9**: 295-306.
Pearl H.W, Rudek J, Mallin M.A. 1990. Stimulation of phytoplankton production in coastal waters by natural rainfall inputs: nutritional and tropic implications. Marine biology **107**: 247-254.
Persson M, Andersson S, Baden S, Moksnes P. 2008. Tropic role of the omnivorous shrimp *Palaemon elegans* in a Swedish eelgrass system. Marine ecology progress series **371**: 203-212.
Pethon P, Svedberg H. Fiskar i färg. Bokförlaget prisma, Stockholm.
Pihl L, Baden S, Kautsky N, Rönnbäck P, Söderquist T, Troell M, Wennhage H. 2006. Shift in fish assemblage structure due to loss of seagrass *Zostera marina* habitats in Sweden. Estuarine coastal and shelf science **67**: 123-132.
Svedäng H, Bardon G. 2003. Spatial and temporal aspects of the decline in cod (*Gadus morhua* L.) abundance in the Kattegat and eastern Skagerrak. ICES Journal of marine science **60**: 32-37.
Svedäng H, Stål J, Sterner T, Cardinale M. 2010. Consequences of subpopulation on fisheries management: Cod *(Gadus morhua)* in the Kattegat and Öresund (North Sea). Reviews in Fisheries science **18**: 139-150.
Svedäng H. 2003. The inshore demersal fish community on the Swedish Skagerrak coast: regulation by recruitment from offshore sources. ICES Journal of marine science **60**: 23-31.
Tidlund A, Viklund K, Brenner U, Åstrand Capetillo N. WWW-dokument:

http://www.havet.nu/?d=202. Hämtad 2012-04-12.