

Kustfiskens känslighet för samverkande stressfaktorer från klimatförändring

Diana Hammar Perry, Albin Gräns,
Martin Gullström, Peter Thor,
Håkan Wennhage

RAPPORT 7175 | MAJ 2025



Kustfiskens känslighet för samverkande stressfaktorer från klimatförändring

av Diana Hammar Perry, Albin Gräns, Martin Gullström,
Peter Thor och Håkan Wennhage

Naturvårdsverket
Tel: 010-698 10 00
E-post: registrator@naturvardsverket.se
Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm
Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-7175-2
ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2025

Tryck: Arkitektkopia AB, Bromma 2025
Omslagsfoto: Diana Hammar Perry

Förord

Här presenteras resultaten från forskningsprojektet ”Torskens känslighet för samverkande stressfaktorer från klimatförändring” med rapporten *Kustfiskens känslighet för samverkande stressfaktorer från klimatförändring*. Projektet är ett av sju projekt som genomförts inom forskningssatsningen Kumulativa effekter på miljön. Med forskningsområdet ville Naturvårdsverket och Havs- och vattenmyndigheten stödja forskning som bidrar till utveckling av metoder och analysverktyg för att kvalitativt och kvantitativt bedöma belastning av kumulativa effekter på ekosystem i miljöbedömningar.

Projektet har finansierats med medel från Naturvårdsverkets miljöforskningsanslag.

Rapporten har skrivits av Diana Hammar Perry (SLU), Albin Gräns (SLU), Martin Gullström (Södertörns högskola), Peter Thor (SLU) och Håkan Wennhage (SLU).

Rapporten har granskats för vetenskaplig kvalitet av Sissel Jentoft (Universitetet i Oslo) och för praktisk relevans av Bart Adriaenssens (Havs- och vattenmyndigheten).

Författarna svarar för rapportens innehåll.

Naturvårdsverket maj 2025

Marie Uhrwing
Avdelningschef, Hållbarhetsavdelningen

Innehåll

Förord	3
Sammanfattning	5
Summary	6
Förteckning över förkortningar	7
1. Inledning	8
1.1 Syfte	11
1.2 Frågeställningar	11
2. Metod	13
2.1 Fiskar	13
2.1.1 Torsk (<i>Gadus morhua</i>)	13
2.1.2 Stensnultra (<i>Ctenolabrus rupestris</i>)	13
2.2 Experimentuppställning och exponering	13
2.2.1 Pilotstudie av torsk under sommarförhållanden	15
2.3 Respirometri	15
2.3.1 Datainsamling och beräkning av syreförbrukning	15
2.4 Beräkning av oxidativ stress i fiskelever	16
2.5 DNA-analys av torskar	17
2.6 Dataanalys	18
3. Resultat	19
3.1 Mortalitet och kondition	19
3.2 Fysiologiska parametrar	21
3.2.1 Vilosyreförbrukning (SMR)	21
3.2.2 Oxidativ stress	22
3.3 Genetisk analys av torsk i behandlingarna	24
4. Diskussion	26
4.1 Osäkerhet	29
5. Slutsatser och förslag	30
6. Tack	31
7. Källhänvisning	32
8. Publikationer och data	41

Sammanfattning

Friska ekosystem och arter har en viss förmåga att motstå förändrade förhållanden. Dock kan denna motståndskraft minska, eller till och med gå förlorad, när miljö- och klimatförändringar blir mer intensiva och frekventa. En bidragande orsak till minskad motståndskraft är ohållbara metoder inom akvakultur, som drastiskt har reducerat globala fiskpopulationer. I Sverige påverkas den marina miljön alltmer av klimatförändringar och andra mänskliga faktorer. Ett exempel är torsken (*Gadus morhua*), som länge drabbats av överfiske. Trots över ett decennium av förvaltningsåtgärder har arten visat liten eller ingen återhämtning på grund av ytterligare påfrestningar som habitatförstörelse och förändrade miljöförhållanden. Intensivt fiske av stora rovfiskar såsom torsk, har dessutom haft ekosystemomfattande konsekvenser, vilket resulterat i en ökning av förekomsten av arter på lägre trofiska nivåer, såsom den mesopredatoriska läppfiskstensen (*Ctenolabrus rupestris*). Trots att mesopredatorernas roll i kustnära ekosystem har ökat på grund av minskad mängd rovfiskar, inleddes ett begränsat fiske av läppfisk i Sverige 2010, riktat mot arter som används som putsarfisk i norska laxodlingar.

Med dessa förändringar som sker i kustnära havslandskapet för både rovfiskar (torsk) och mesopredatorer (stensnultra) har det blivit allt viktigare att förstå hur dessa arter kommer att påverkas av framtida klimatförändringar. Detta projekt syftade därför till att fylla kunskapsluckan genom att öka förståelsen för de fysiologiska effekterna av en kumulativ miljöpåverkan där flera stressfaktorer samverkar. För att undersöka dessa effekter genomfördes två multi-stressor-experiment i syfte att utvärdera den fysiologiska påverkan på juvenil torsk och stensnultra efter exponering för uppvärmning/marina värmeböljor (MHWs), havsförurning (OA) och utsötning (OF), samt för kombinationen av alla tre stressfaktorerna. Dessa faktorer valdes eftersom de förväntas påverkas och förändras av klimatförändringar och är viktiga miljövariabler i kustlandskapet.

Resultaten för torsk visade att exponering för enstaka stressfaktorer hade varierande effekter, medan exponering för multipla stressfaktorer resulterade i en signifikant ökad vilosyreförbrukning (SMR) och förhöjda nivåer av oxidativ stress. Ett viktigt resultat var att två separata effekter kunde urskiljas inom en enskild behandling för grupperna med kombinerade stressfaktorer och utsötning. Dessa skillnader inom behandling var korrelerade till genotyp, där Nordsjöekotypen visade en ökat stressrespons jämfört med kustekotypen, som kan vara bättre anpassad för att tolerera de studerade framtida förändringarna.

För stensnultra så visade resultaten att arten är starkt påverkad av MHWs och extremt känslig för en miljö med multipla stressfaktorer. Fisken visade påverkan på metabolismen vid exponering för MHWs, OF och miljöer med kombinerade stressfaktorer, vilket även ledde till en ökning av leverenzymerna, ett tecken på oxidativ stress. Exponering för OA visade däremot ingen effekt på stensnultra.

Denna information är viktig för bevarande av kustnära marina miljöer, med tanke på dessa arters betydande roll i ekosystemet, samt för förvaltning av både atlantisk torsk och stensnultra, eller andra fiskarter som fiskas i kustnära ekosystem.

Summary

Healthy ecosystems and species have some degree of resilience to changing conditions, however as the frequency and severity of environmental changes increase, resilience may be diminished or lost. One such cause of reduced resilience is unsustainable harvesting practices, which have drastically reduced fish populations globally with an increase in aquaculture development also increasing. In particular, in Sweden the marine environment is facing radical changes as a result of climate change and other anthropogenic causes. For instance, Atlantic cod (*Gadus morhua*) is an example of a species that has been subject to overfishing and due to additional pressures, such as habitat degradation and changing environmental conditions, there has been little to no recovery of the species, despite more than a decade of management actions. In fact, the impacts of the removal of large predatory species such as cod have had, and continue to have, far reaching ecosystem wide consequences resulting in the increase in abundances of species at lower trophic levels, such as the mesopredatory goldsinny wrasse (*Ctenolabrus rupestris*). Although the role of mesopredators in coastal ecosystems has increased due to the removal of predatory species, there has recently begun (2010) a new wrasse fishery targeting species such as the goldsinny wrasse for use as delousers in the Norwegian salmon farms.

With these changes occurring in the coastal seascape for both predatory cod fish and mesopredatory goldsinny wrasse, it has become ever more pressing to understand how these species will respond to future expected climate change. Therefore, the current project aimed to fill this knowledge gap by bettering our understanding of the physiological effects of the cumulative impacts of a multi-stressor environment. To address this, two multi-stressor experiments were conducted to evaluate the physiological response of juvenile cod and goldsinny wrasse after exposure to warming/marine heatwaves (MHWs), ocean acidification (OA), and freshening (OF), as well as the combination of all three stressors. These drivers were selected on the basis that they are expected to be altered by climate change and are important environmental variables within the coastal seascape. For the cod specifically the response to single drivers showed variable effects and exposure to multiple stressors resulted in a significantly increased standard metabolic rate (SMR), and increased levels of oxidative stress dependent parameters. Importantly, two separate responses were seen within a single treatment for the multi-stressor and freshening groups. These within-treatment differences were correlated to genotype, with the offshore ecotype having a heightened stress response compared to the coastal ecotype, which may be better adapted to tolerate the studied future changes. For the goldsinny wrasse, the results indicated that this species is highly affected by MHWs and extremely sensitive to a multi-stressor environment. Additionally, exposure to an MHW event, OF, and multi-stressor conditions affected fish metabolism. Increases in liver enzymes, indicative of oxidative stress, were also seen in the MHW, OF, and multi-stressor treatments. Exposure to OA, however, showed no effect as a single stressor. This information is important for conservation of coastal marine environments given these species' important roles in the nearshore seascape, and for management of both Atlantic cod and goldsinny wrasse or other fish harvested in coastal ecosystems.

Förteckning över förkortningar

OF – utsötning

MHW – marin värmebölja

OA – havsförurning

SMR – vilosyreförbrukning

GSSG – oxiderad glutathion

GSH – reducerad glutathion

% GSSG/GSH – förhållande mellan oxiderad glutathion och reducerad glutathion

1. Inledning

I takt med att klimatet förändras påverkas även arter och deras livsmiljö. Arter måste antingen kunna tolerera klimatförändringar, förflytta sig till områden med mer gynnsamma förhållanden eller anpassa sig till den nya situationen, annars riskerar de att utrotas (Berg et al., 2010). Havets uppvärmning och försurning, sjunkande syrehalter i vattnet, utsötning på grund av sjunkande salthalter och andra eskalerande miljöfaktorer påverkar arternas tolerans, anpassning och populationsdynamik, vilket kan få stora konsekvenser och resultera i ekologiska regimskiften i marina ekosystem (Nagelkerken and Connell, 2022; Ratajczak et al., 2018; Rocha et al., 2015). Även om arter och ekosystem har en viss grad av naturlig resiliens (motståndskraft) och anpassningsförmåga till miljöförändringar (Woodson et al., 2019) så kan ett ökat tryck på den marina miljön orsaka förödande stress för både arter och ekosystem (Boyd et al., 2022), vilket i sin tur kan göra så att den naturliga motståndskraften minskar eller till och med gå förlorad (Lake, 2013).

Haven påverkas och förändras på en global skala på grund av kumulativ miljöpåverkan från många samverkande mänskliga aktiviteter (Halpern et al., 2019). Antropogena effekter från t.ex. överfiske, havs- och landbaserad urlakning av näringsämnen, ackumulering av miljögifter och förändringar i habitatutbredning har bland annat lett till att arter dör ut, förändringar i näringsvävens dynamik och förstörelse av viktiga livsmiljöer, vilket skapar en marin miljö med många svåra påfrestningar (Halpern et al., 2015). Marina arter utsätts således för en kumulativ påverkan där negativa drivkrafter kan leda till skadliga effekter och en miljö med många samverkande stressfaktorer (Boyd et al., 2022). Minskad resiliens hos marina system kommer att påverkas av interaktioner mellan globala klimatförändringar och ett hårt tryck på regional och lokal nivå (Wernberg et al., 2011). Om flera interagerande störningar minskar ett ekosystems motståndskraft så kan den lokala havsförvaltningen bli ineffektiv när det gäller att lösa problem på en global skala, men samtidigt ändå bidra till effektiva åtgärder för att minska vissa effekter av klimatförändringar på regional skala. Till exempel skulle havsförsurningen kunna reduceras genom lokalt minskade utsläpp av föroreningar och alkalisering, och skydd eller restaurering av kustvegetation skulle kunna minska effekterna av havsnivåhöjningar (Gattuso et al., 2018). Följaktligen kan förvaltningsstrategier fokuserade på mindre (lokala och regionala) skalor bli allt viktigare för att minska effekterna av en oundviklig föränderlig miljö (Falkenberg et al., 2010).

Grunda hav påverkas av stora naturliga variationer i temperatur, salthalt och pH (t.ex. Hofmann *et al.*, 2011) och är idag föremål för allt snabbare förändringar. Längs den svenska Skagerrak-kusten ökar förnärvarande ytvattentemperaturen (ca 0–10 m) under vintermånaderna med 0,36 °C per decennium (Thor et al., 2023), vilket är fyra gånger så snabbt som det globala genomsnittet för havsområden. Denna havstemperaturökning har åtföljts av en ökad förekomst av marina värmeböljor under de senaste decennierna (Oliver et al., 2018; Spillman et al., 2021; Stuart et al., 2022; Wernberg et al., 2021). Dessutom förändrar ökande sötvattenavrinning kemin i kustvattnen. Längs Skagerrak-kusten minskar förnärvarande den genomsnittliga salthalten med 0,32 enheter per decennium (data från SMHI) och denna trend spås fortsätta (Gröger et al., 2019; Wählström et al., 2022). På en globalt skala

finns det idag tydliga bevis på förändringar i havskemin som lett till försurade hav ("Global Ocean Acidification Observing Network (GOA-ON)", 2023, "Ocean Acidification International Coordination Centre (OA-ICC)", 2023), och havsförsurningen (OA) är särskilt påtaglig i kustnära områden (Hofmann et al., 2011). Dessa klimatstressorer har påverkat många kustområden i Sverige och har tillsammans med förstörda livsmiljöer och överfiske lett till förändringar i sammansättning av organismsamhällen och påverkat ekologiska funktioner i kusthabitat (Baden et al., 2012, 2003; Cardinale and Svedäng, 2004; Moksnes et al., 2008). Längs den svenska västkusten har förändringarna påverkat kustnära marina ekosystem genom kraftig reduktion av stora rovfiskar såsom torsk, vilket har orsakat en förskjutning av ekologiska födovävar mot ett mer mesopredator-dominerat fiskesamhälle, vilket i sin tur lett till en ökad betydelse av andra arter inom t.ex. familjen läppfiskar (L. Bergström et al., 2016). Detta i sin tur minskar potentiellt systemets motståndskraft på grund av förändringar i artsammansättningen, vilket gör dessa livsmiljöer mer sårbara för ytterligare förändringar. Med hänsyn till förväntade framtida förändringar i regionen, och ett redan påverkat ekosystem, är det viktigt att förstå hur fysiologin hos ekologiskt viktiga arter, såsom torsk och stensnula, kommer att påverkas av förändrade marina förutsättningar. Klimatförändringar påverkar många fysiologiska funktioner hos havslevande fiskar. Till exempel visar fiskar som exponeras för uppvärmning generellt sett en ökad ämnesomsättning som en konsekvens av temperaturens inverkan på hastigheten av enzymatiska reaktioner. (Lankford et al., 2005). Ämnesomsättningen hos fiskar verkar inom vissa gränser vilket gör att miljöförändringar, såsom uppvärmningen av våra hav, först ökar metabolismen tills ett optimum är nått, för att sedan avsevärt försämrats (Gräns et al., 2014; Pörtner et al., 2017). När ämnesomsättningen ökar så ökar även produktionen av reaktivt syre (ROS) på grund av läckage i elektrontransportkedjan. Detta följs vanligtvis av att fiskens antioxidantsystem påverkas. Om produktionen av ROS överskrider försvarskapaciteten kan oxidativ stress leda till skador på proteiner, lipider och DNA (Finkel and Holbrook, 2000). Specifika biomarkörer hos fisk som indikerar oxidativ stress är välstuderade (Carney Almroth, 2008; Sturve et al., 2006). Ett exempel på en sådan biomarkör är reducerad glutation (GSH) som är en viktig antioxidant. Nedbrytning av glutation gör cellen mer sårbar för reaktiva syreföreningar, vilket kan leda till DNA-fragmentering och ökad apoptos (Higuchi, 2004). Vid svår oxidativ stress kan aktiviteten hos glutationreduktas (GR) inhiberas, vilket resulterar i en ackumulering av oxiderat glutation (GSSG) (Stephensen et al., 2002). Därför är långsiktig fysiologisk prestation och överlevnad delvis beroende av antioxidantrespons, där ökad produktion av ROS leder till fysiologisk skada (Carney Almroth et al., 2008; Herbert and Steffensen, 2005; Hernroth et al., 2012). Dessutom kan oxidativ stress uppstå från förändringar i den akvatiska miljön utöver temperaturförändringar, såsom salthalt och pH (Hellou et al., 2012).

I svenska vatten har torsk länge varit en nyckelart med förmåga att strukturera både havsnära och kustnära födovävar (Casini et al., 2008; Kulatska, 2019; Orio, 2019) och har därför en viktig roll för marina ekosystem. Avsaknaden av stora rovfiskar såsom torskfisk har på många håll lett till trofiska kaskader som resulterat i besvärliga algblomningar som hotar ekosystembalansen och leder till minskad täckning av sjögräs (Moksnes et al., 2008). Detta skapar en negativ återkopplings-slinga, med tanke på kustvegetationens vikt som uppväxtområden för ung torsk, där förlusten av sjögräs har rapporterats påverka rekryteringen av torsk. Därför är det nödvändigt att förstå ytterligare potentiella hot, såsom stressfaktorer relaterade till

klimatförändringar, för att kunna förvalta arten i framtiden. Att skydda och förvalta bestånden av torsk för att behålla livskraftiga populationer är därför en viktig del för att etablera en ekosystemansats i fiskeförvaltningen. Det har blivit allt viktigare att försöka återfå balans i våra ekosystem där förekomsten av stora rovfiskar är tillräckligt hög för att bibehålla stabila populationer av mesopredator snarare än ett system som domineras av mesopredatorer som storspigg och läppfiskar, vilket är fallet idag i svenska kustvatten (Bergström et al., 2022, 2015; Olin et al., 2022; Perry et al., 2018b).

En av våra viktiga mesopredatorer längs kusterna är stensnultra (*Ctenolabrus rupestris*) som lever på klippiga stränder från 1 till 50 m djup. Stensnultran är ofta associerad med makroalgsbälten och sjögräsängar (Costello, 1991; Halvorsen et al., 2021a; Perry et al., 2018a; Pihl and Wennhage, 2002; Stål et al., 2007). Arten förekommer naturligt inom ett brett temperaturspann från Marocko till Norge (Froese and Pauly, 2023). Eftersom vattentemperatur och salthalt kraftigt varierar i våra kustmiljöer (t.ex. Pihl and Rosenberg, 1982; Albretsen et al., 2012; Ceccaldi et al., 2020) är arter som lever här, såsom *C. rupestris*, troligtvis ganska motståndskraftiga mot miljöförändringar. Kustnära arter påverkas dock för närvarande av stora förändringar till följd av många (ofta samverkande) antropogena störningar.

En viktig stressfaktor för stensnultran är att denna art ingår i ett nyetablerat fiske av läppfisk där den fångas levande och transporteras till Norge för att användas som putsarfisk i odlingar av lax och öring. Faktum är att effekterna av detta fiske redan fått konsekvenser i Norge och resulterat i minskad kroppsstorlek och färre individer (Halvorsen et al., 2017), vilket i sin tur kan påverka artens motståndskraft mot klimatförändringar. Även om förekomsten av *C. rupestris* inte har setts minska i svenska vatten är det viktigt att övervakning, rådgivning och förvaltning av det här fisket upprätthålls för att säkerställa ett hållbart fiske. Fisket av läppfisk i Sverige startade 2010 på grund av en ökad efterfrågan på putsarfisk i de norska laxodlingarna (> 50 miljoner per år beräknas behövas) eftersom Norge är världens största producent av odlad atlantlax. Redan 2013, bara tre år efter att fisket startat i Sverige, så hade nästan en miljon individer fångats inom tillåten storleksintervall och sålts från den svenska västkusten (Andersson et al., 2021). I likhet med det norska fisket fokuserar det svenska fisket av läppfisk på fångster av berggylta, skärsnultra och stensnultra, där de två sistnämnda arterna är de som fångas i störst antal. Tyvärr har studier visat att putsarfiskar i allmänhet inte mår bra i odlingsmiljö och det har också lett till en hög dödlighet (Overton et al., 2020). För de norska bestånden utgör fisk som fångas längs den svenska västkusten och transporteras till de norska laxodlingarna dessutom en risk för introduktion eller spridning av sjukdomar, och därtill kan även individer som rymmer från odlingsburarna ha skadliga effekter på den genetiska variationen hos lokala populationer av läppfisk (Bourlat et al., 2021; Faust et al., 2018). Arter av läppfisk som lever i grunda kustmiljöer längs den svenska västkusten är genetiskt likartade och kan därför betraktas som ett enda bestånd (Jansson et al., 2020), vilket anses vara tolerant mot miljöförändringar, men med dagens extrema förändringar av havsmiljön kan även dessa arter bli hotade.

Fisket av dessa mesopredatoriska läppfiskar etablerades eftersom de används som putsarfiskar i laxodlingar. Detta har dock lett till en ökad efterfrågan på fiskprotein från odlade källor samtidigt som viltfångade stora rovfiskbestånd har minskat drastiskt över hela världen (Myers and Worm, 2003). Specifikt i Sverige har mängden torsk (*Gadus morhua*) nått kritiskt låga nivåer i både västra och östra bestånden i Östersjön (Bergenius et al., 2019), och studier visar en dramatisk nedgång även på västkusten för torsken i Kattegatt samt ur ett längre perspektiv på

minskningar i bestånden av torsk i Nordsjön (Baden et al., 2012; Svensson et al., 2019) på grund av förstörda livsmiljöer, sämre havskvalitet och överfiske, vilket har lett till att denna art är nära en kollaps under rådande förhållanden. Historiskt sett har torskbestånden påverkats av ett överfiske i regionen och trots mer än ett decennium av återhämtningsplaner för torsk i både Nordsjön (rådsförordning 423/2004) och Östersjön (2001), och inrättande av fiskefria områden på västkusten (U. Bergström et al., 2016), finns det idag begränsade eller inga tecken på återhämtning (Gunnartz, 2020). Forskning har visat att flera ekotyper av torsk kan förekomma inom samma geografiska område (Berg et al., 2017; Henriksson et al., 2023; Sodeland et al., 2016). Denna information är viktig för förvaltningen att ta hänsyn till, eftersom ett enskilt fiske därmed kan bestå av flera ekotyper som svarar unikt på olika stressfaktorer. Det blir alltmer uppenbart att förändringar gällande en rad olika stressfaktorer och förändrade trofiska interaktioner i födoväven måste beaktas.

1.1 Syfte

Det övergripande syftet med det här forskningsprojektet är att förstå hur fysiologiska funktioner påverkas hos viktiga arter av kustfisk när potentiellt stressande miljöförhållanden, såsom havstemperaturer utanför deras termiska preferenser, inte kan undvikas. För att förstå och skydda viktiga arter och ekosystem mot globala klimat- och miljöförändringar är det viktigt att forskningen inriktas på att utvärdera hur specifika arter, särskilt nyckelarter såsom torsk eller den mesopredatoriska läppfiskens stensnultra, påverkas av olika störningar (enskilt och i kombination), givet såväl nuvarande som framtida stressnivåer. Olika arter kan variera i sin känslighet för miljöförändringar i olika livsstadier. Arter som torsk visar ontogenetiskt betingad migration från grundare kustområden som juveniler till djupare utsjömiljöer som vuxna (Staveley et al., 2019; Zemeckis et al., 2017), medan läppfiskens stensnultra är en mer stationär art med mycket begränsade rörelser under sin livstid (Halvorsen et al., 2021a). Juvenil torsk och stensnultra är vanliga i många ekologiskt viktiga havsmiljöer längs den svenska kusten (Pihl and Wennhage, 2002; Wennhage and Pihl, 2002). Torsk och många andra icke-stationära fiskarter har även en multifunktionell roll (beroende på t.ex. livsstadium) som förbinder livsmiljöer inom kustnära områden (Perry et al., 2018a; Staveley et al., 2017) och även mellan grunda havsmiljöer och det öppna havet (Perry et al., 2018b).

1.2 Frågeställningar

De specifika syftena har varit a) att utvärdera till vilken grad globala klimatförändringar inducerar ökad dödlighet och stress, mätt som förändringar i syreförbrukning och bildande av antioxidantzymer samt molekyler som tyder på ROS-produktion, hos atlantisk torsk (*Gadus morhua*) och läppfiskens stensnultra (*Ctenolabrus rupestris*) och om så är fallet, b) att avgöra om kumulativa effekter kan uppstå i en miljö med flera stressfaktorer. Klimatförändringar kan inducera positiva, negativa eller neutrala förändringar hos organismer och effekterna kan variera när alla miljöfaktorer samverkar, men om individens reaktion är negativ så kan en drivande faktor bli en stress för organismen. Vi utvärderade därför fysiologiska effekter av reducerad salthalt (havsutsötning, OF), ökad vattentemperatur (marina värmeböljor,

MHW), minskat pH (havsförurning, OA) och alla dessa stressfaktorer kombinerade på atlantisk torsk och stensnulta från den svenska västkusten. Tidigare studier har visat att fiskars fysiologi påverkas betydligt av variationer i dessa parametrar (Nagelkerken et al., 2015; Nagelkerken and Connell, 2015; Nissling et al., 2002; Perry et al., 2019; Ustups et al., 2013), som dessutom förväntas förändras i framtiden inom svenska vatten (Gröger et al., 2019; Havenhand and Dahlgren, 2017; Meier et al., 2022, 2012; Vuorinen et al., 2015; Wåhlström et al., 2022). Dessa miljöförändringar är särskilt oroande för arter och livsstadier som lever i kustmiljöer, såsom ung torsk och stensnulta, eftersom variationerna är större där än i utsjöområden. Avsikten är att resultaten från detta projekt ska bidra till nödvändig information om hur olika arter reagerar på stressorer relaterade till klimatförändringar, information som är nödvändig för att skapa holistiska ekosystembaserade förvaltningsplaner i syfte att minska effekterna av de globala klimatförändringarna.

2. Metod

2.1 Fiskar

2.1.1 Torsk (*Gadus morhua*)

Totalt användes 100 ungtorskar ($24,3 \pm 3,5$ cm, $159,4 \pm 72,6$ g), insamlade från området kring Grundsund ($58^{\circ}13'2,2''$ N, $11^{\circ}24'46,2''$ E) på den svenska västkusten i oktober 2020. Dessa transporterades till laboratorieanläggningarna på Kristinebergscentret ($58^{\circ}14'55,9''$ N, $11^{\circ}26'37,4''$ E). Vid starten av försöksperioden vägdes och mättes alla fiskar och fördelades sedan slumpmässigt i en av 20 cylindriska tankar, var och en med en volym på 3800 liter. Experimentella exponeringar för olika behandlingar genomfördes under fyra veckor i november 2020 ("Höstförhållanden") i två termokonstantrum. Inga signifikanta skillnader hittades i fiskens vikt eller längd mellan behandlingsgrupperna vid försökens början (vikt $F(4, 95) = 0,06$, $p = 0,99$ medelvärde $159,4 \pm 7,3$ SE, längd $F(4, 95) = 0,65$, $p = 0,63$ medelvärde $24,3 \pm 0,3$ SE). All djurhållning och försöksförhållanden utfördes i enlighet med relevanta riktlinjer och föreskrifter och godkändes av Jordbruksverkets etiska nämnd i Göteborg (tillstånd Dnr 83-2016/ Dnr 5.8.18-15787/2020). Fisken hölls i tankar med filtrerat havsvatten som pumpades in från ett djup av 32 m från havet utanför laboratoriet med en 12h:12h ljus:mörk-cykel, och matades dagligen med en blandning av tinade räkor och sill. Överskottsmat rensades från tankarna 1–2 gånger per vecka. Fisk hölls i acklimatisering vid omgivande förhållanden under minst 5 dagar före början av experimentens start, se Perry et al. (2024b).

2.1.2 Stensnultra (*Ctenolabrus rupestris*)

Totalt samlades 160 individer av stensnultra (*Ctenolabrus rupestris*) ($10,6 \pm 1,0$ cm SD, $15,9 \pm 5,2$ g SD) in från Gullmarfjorden på svenska västkusten i maj 2022 och transporterades till laboratorieanläggningarna vid Kristinebergscentrum ($58^{\circ}14'55,9''$ N, $11^{\circ}26'37,4''$ E) för användning i experimentet. Alla fiskar vägdes, mättes, märktes med pit-tags, och placerades ut slumpmässigt i cylindriska 200-liters tankar. Inga skillnader hittades i fiskens vikt eller längd mellan behandlingsgrupperna i början av exponeringsperioden (vikt $H[4, 159] = 5,83$, $p = 0,21$, längd $H[4, 159] = 3,66$, $p = 0,45$). Alla djurhållnings- och försöksförhållanden godkändes av Jordbruksverkets etiska nämnd i Göteborg (tillstånd Dnr 5.8.18-17034/2021). Fisken hölls i tankar med en 13h:11h ljus:mörk cykel, och med ett genomflöde av havsvatten från ett djup av 7 m från havet utanför laboratoriet. De matades dagligen med tinade räkor och överflödigt mat rensades från tankarna ungefär en gång i veckan. Fisk hölls i acklimatisering i omgivningsförhållanden i 5 dagar före början av experimenten, se Perry et al. (2024a).

2.2 Experimentuppställning och exponering

Experimentuppställningen bestod av 5 behandlingar – kontroll, låg salthalt (utsötning), hög temperatur (uppvärmning), lågt pH (OA) och kombinationen av alla tre stressorer (multi-stressor) – med fyra tankar per behandling och fem (torsk)

eller åtta (stensnultra) fiskar per tank, vilket totalt gav 20 fiskar per behandling och 100 fiskar totalt för torskförsöket samt 40 fiskar per behandling för totalt 160 fiskar för stensnultraförsöket.

I metoderna och resultaten kommer de olika behandlingarna att benämnas kontroll, låg salthalt, hög temperatur, lågt pH och multi-stressor även om dessa är direkt relaterade till de globala klimatförändringarnas konsekvenser av utsötning, uppvärmning och havsförsurning som orsakar en havsmiljö med flera stressor. Nivåerna för de olika behandlingarna baserades på de senaste fem årens data (2015–2019 för torsk och 2017–2021 för stensnultra) från faktiska vattenförhållanden runt studieområdet vid tidpunkten för experimentet (<https://www.weather.mi.gu.se/kristineberg/en/>). De högsta/lågsta 5 % av värdena togs bort på grund av potentiella datafel, och sedan adderades/subtraherades lämpliga regionala sekelslutsvärden. Sekelskiftets värden baserades på Sveriges meteorologiska och hydrologiska institution (SMHI) senaste regionala modellprognoser, i sin tur baserade på Rossby Center Atmosphere Ocean-modellen (RCAO) i kombination med den svenska kust- och havsbiogeokemiska modellen (SCOBI) (Gröger et al., 2019; Wåhlström et al., 2022). För torskexperimentet satte vi våra behandlingar till en salthalt på 26 ppt (låg salthalt), en temperatur på 18 °C (hög temp) och ett pH på 7,5 (långt pH). För stensnultraexperimentet satte vi våra behandlingar till en salthalt på 17 ppt (låg salthalt), vattentemperatur på 19 °C (hög temperatur) och ett pH på 7,5 (långt pH). Skillnaden i behandlingarna mellan arterna beror på att tiden på året som försöket genomfördes skiljde sig samt att för torsk användes djupvatten och för stensnultra användes ytvatten. För varje behandling (förutom multi-stressor) hölls de två andra vattenparametrarna vid omgivningsförhållanden. För exempelvis torskexperimentet fick den salthaltsbehandlade gruppen vatten med en salthalt på 26 ppt (manipulerad enligt framtida förutsägelser), en temperatur på 13 °C och ett pH på cirka 8,1. Kontrollbehandlingstanken hölls vid omgivande förhållanden, med en salthalt av 33 ppt, en temperatur av 13 °C och ett pH av 8,1. Stensnultraexperimentet återspeglade omgivningsförhållandena för ytvatten under sommaren och hade därför en temperatur på 13 °C, en salthalt på cirka 28 ppt och ett pH på 8,2. För behandling med flera stressorer exponerades tankarna för alla tre globala klimatförändringsvariablerna samtidigt under hela experimentperioden. För behandlingen med låg salthalt blandades sötvatten centralt i havsvatteninmatningen. För högtemperaturbehandlingen styrdes temperaturen centralt av datorer inställda för de termokonstantrum som användes, vilket gjorde det möjligt att upprätthålla två separata vattentemperaturer. Behandlingen med långt pH hade ren koldioxid som bubblat in i tankarna med hjälp av ett återkopplings-system där pH styrs med ett datorsystem (Aqua Medic, Bissendorf, Tyskland) för att upprätthålla ett reducerat pH på 7,5.

För att övervaka förhållandena under experimentet utfördes mätningar av vattentemperatur, salthalt, pH och syre 1–3 gånger per vecka med en WTW Multi 3430 pH-mätare. Dessutom registrerades vattenkemiska förhållanden ungefär två gånger i veckan, och därefter samlades vattenprover för alkalinitetsmätningar med en analytisk mätare (TA05 plus/TW alpha plus, SI Analytics, Mainz, Tyskland). Alla prover filtrerades med ett 0,45 ml filter och mättes om för totalt pH (pHTS) med en pH-mätare kalibrerad med TRIS (Tris/HCl) och AMP (2-aminopyridin/HCl) som är buffertlösningar med en salthalt på 32, efter vilka punktprover placerades i alkalinitetsmaskinen för avläsningar av total alkalinitet (TA). Beräkningen av pH-totalskala gjordes med hjälp av den linjära regressionskurvan beräknad från TRIS-kalibreringarna. Karbonatsystemparametrar beräknades sedan från pHTS och TA.

2.2.1 Pilotstudie av torsk under sommarförhållanden

En första pilotstudie genomfördes för torsk i augusti 2020 med genomströmmande havsvatten från 7 m djup. Den allmänna designen liknade den som nämnts ovan, med samma fem behandlingar och tjugo exemplar av unga torskfiskar per behandling. Behandlingarna i pilotstudien reflekterade sommarförhållanden med en salt-halt på 21 ppt, en temperatur på 21,5 °C och pH på 7,5. Kontrollbehandlingen bestod av omgivande salthalt, pH och en temperatur (16 °C). Den avsedda exponeringen var fyra veckor; efter två och en halv vecka sågs dock hög dödlighet i behandlingarna med hög temperatur och multi-stressorer, och studien avslutades efter ungefär tre och en halv veckas exponering. På grund av den höga dödligheten utfördes inga ytterligare analyser.

2.3 Respirometri

Fisk från samma behandlingsgrupp infångades och transporterades i vattenfyllda hinkar till ett experimentrum där de placerades i cylindriska transparenta respirometrar (plexiglasrör med en volym på 0,68–3,9 L beroende på fiskstorlek). Respirometrarna placerades i två vattenfyllda tankar innehållande fyra respirometrar vardera. Varje tank fick kontinuerligt syresatt havsvatten som justerats enligt de specifika behandlingsgrupperna. Fisken hölls i respirometrarna i ca 20–21 timmar och avlivades därefter med ett kraftigt slag mot huvudet. Efter avlivning noterades vikt och längd, och fiskarnas lever avlägsnades, preparerades och förvarades sedan i –80 °C för vidare analys (se analys av oxidativ stress).

2.3.1 Datainsamling och beräkning av syreförbrukning

Varje respirometer var kopplad till en individuell recirkulationspump och en gemensam spolpump. Recirkulationspumpen recirkulerade hela tiden vattnet i respirometern och in- och utflödena kopplades diagonalt för att säkerställa en god blandning av vattnet. En syreoptod (OXROB, PyroScience, Aachen, Tyskland) placerades i utflödet av recirkulationsslingan och ett FirestingO₂-system (FSO2-4, PyroScience, Aachen, Tyskland) registrerade kontinuerligt vattnets syremättnad. Före varje försök tvåpunktskalibrerades optoderma genom att kraftig bubbla vattnet med luft för att uppnå 100 % syremättnad och behandlades med natriumsulfit för att uppnå 0 % syremättnad. Spolpumpen spolade kontinuerligt respirometrarna med nytt, syremättat vatten när den slogs på. För torsk var den totala cykeln 20 min vilket betyder att spolpumpen stängdes av var 20:e min under 5 min. För stensnultra varade cyklerna 12 minuter med en 3-minuters spolperiod. Fiskarnas syreförbrukning (MO₂) beräknades genom att registrera minskningen av syremättnad i respirometern under de minuter som spolpumpen var avslagen. Spolperioden bestämdes för att säkerställa att luftmättnaden i respirometrarna aldrig gick under 85 %. Bakgrundsandning, dvs. andningen i respirometern från bakterier, mättes under 1 timme innan fisken placerades i respirometern och under 1 timme efter att fisken tagits ur respirometern. Den beräknade syreförbrukning från dessa mätningar användes för att korrigera fiskens MO₂ för bakgrundsforbrukning. MO₂ (mg O₂ kg⁻¹ h⁻¹) beräknades med användning av Ekvation 1.

Ekvation 1 $MO_2 = [(V_r - V_f) \times (\Delta\%Sat/t) \times \alpha] / Mb$

där V_r är volymen (L) av respirometern, V_f är fiskens volym (härledd från fiskens kroppsmassa [g] förutsatt att densiteten är 1 g ml vävnad⁻¹), $\Delta\%Sat/t$ är förändringen i syrekonscentration (% s⁻¹) i vattnet per tid och α är en "solubility coefficient" (härledd från syrepartialtrycket, med hänsyn till temperatur och salthalt), och M_b är fiskens kroppsmassa (g).

Data från Firesting O₂-systemet vidarebefordrades till ett 16SP PowerLab (ADInstrument, Castle hill, Australien) kopplat till en dator. Datorn innehöll datainsamlingsmjukvaran LabChart pro (7.3.2; ADInstrument, Castle hill, Australien) som, förutom att hämta data, möjliggjorde en automatisk kontroll av spolpumpen.

Utöver ovanstående protokoll utmattades stensnultra fysiskt genom att varje individ jagades under 3 min en hink, varefter fiskarna omedelbart överfördes tillbaka till sina respektive respirometrar. Cyklerna återupptogs efter denna försöksprocedur. MO₂ registrerades i ytterligare 1–2 timmar innan försöket avslutades. Fiskarnas viloförbrukning (standard metabolic rate, SMR) beräknades som den lägre 0,20-kvantilen med hjälp av alla mätningar som förvärvats under 23-timmarsstudien (Chabot et al., 2016).

2.4 Beräkning av oxidativ stress i fisklever

Provberedning

Fiskarna dödades genom hjärndestruktion med hjälp av en skalpell omedelbart efter respirometriförsöken. Längd (cm) och vikt (g) registrerades för varje fisk och för stensnultrorna avlästes deras identitet (PIT-tag nummer) med hjälp av Global Pocket Reader Plus (Biomark, Idaho, USA). Fiskarnas lever skars ut, vägdes, delades upp, frystes i flytande kväve och förvarades sedan vid -80 °C i väntan på vidare analys. Varje leverprov vägdes och homogeniserades i 4 volymer iskall buffertsaltlösning (0,1 M Na/K-PO₄) innehållande 0,15 M KCl vid pH 7,4 genom sonikering under 3 s. Homogenatet centrifugerades under 20 min vid 10 000 rpm och en temperatur på 4°C. Alikvoter av supernatanten (S9-fraktioner) lagrades vid -80 °C fram till analys.

Biokemiska analyser

Alla biokemiska analyser mättes spektrofotometriskt som en förändring i absorbans över tiden (96-brunnars plattläsare Spectra Max 190 Molecular Devices) vid 20 °C. Enzymaktiviteten normaliserades till proteininnehåll. Totalt proteininnehåll mättes enligt Lowry et al. (1951), med användning av bovint serumalbumin som standard.

Glutathione-S-transferase (GST) aktivitet mättes med användning av CDNB som substrat. 190 µl reagenslösning (120 µl CDNB 100 mM löst i DMSO, med 5880 µl GSH 1 mM löst i 0,1 M NaPO₄-buffert vid pH 7,5) tillsattes till brunnar innehållande 10 µl cytosolprov (utspädd 10 gånger med homogeniseringsbuffert) eller 10 µl buffert som referens. CDNB-reduktion mättes vid 340 nm under 3 min. GST-aktiviteten beräknades med extinktionskoefficienten för glutathion-DNB-addukt $\epsilon = 9\,600\text{ M}^{-1}\text{cm}^{-1}$.

Glutathione reductase (GR) aktivitet mättes med användning av GSSG som substrat. 160 µl reagenslösning (0,6 ml från 2,5 mg/ml NADPH och 9 ml från 4 mg/100 ml DTNB, båda lösta i 0,1 M natriumfosfatbuffert vid pH 7,5 och innehållande 1 mM EDTA) tillsattes till brunnar som innehöll 20 µl cytosolprov (spädd 10 gånger med homogeniseringsbuffert) eller 20 µl buffert som referens. 20 µl GSSG

(löst i 0,1 M natriumfosfatbuffert vid pH 7,5 och innehållande 1 mM EDTA) tillsattes för att starta reaktionen. DTNB-reduktion mättes vid 340 nm under 3 min, och aktiviteten beräknades med användning av extinktionskoefficienten för TNB ($\epsilon = 14151/\text{M}/\text{cm}$).

Reduced glutathione (GSH) och oxidized glutathione (GSSG) mättes med en indirekt biokemisk analys med användning av GR. Leverprover vägdes och homogeniserades med exakt 4 gånger 5 % SSA, sonikerades i 3 s, fälldes ut på is i 15 min och centrifugerades i 20 min vid 10 000 rpm och en temperatur på 4 °C. 100 µl supernatant sparades för GSSG-mätning och 10 µl supernatant späddes 80x i 1,3 % SSA för GSH-mätning.

För GSH tillsattes 200 µl reagenslösning innehållande 2,5 ml 10 mM DTNB, 4,25 ml 2 mM NADPH och 18,25 ml stambuffert (143 mM NaH_2PO_4 + 6,3 mM EDTA, pH 7,4) till brunnar innehållande 20 µl eller 2 µl cytosol i dupl. µl standard. 20 µl 17 IU/ml GR startade reaktionen. All tillgänglig GSSG konverterades till GSH. Absorbansen av fritt TNB mättes vid 415 nm under 7 min och jämfördes med en standardkurva för GSH med 10, 5, 1 och 0,5 µM utspädd i syra. För GSSG innehöll reagenslösningen istället 1 mM DTNB och GSH fälldes ut genom att röra om provet under 1 timme i RT med 5 µl 2-vinylpyridin. GSSG- och GSH-lutningar jämfördes med standardkurvlutningar och beräknades som µg per mg levervikt. Förhållandet beräknades som $\text{GSSG}/\text{GSH} \times 100$.

Följande tilläggsanalyser utfördes endast för experimentet 2022 på stensnulta.

Lipid peroxidation (LPO) mättes med ett malondialdehyd (MDA) analyskit (MAK085, Sigma-Aldrich) enligt tillverkarens protokoll. Reaktionen av MDA med tiobarbitursyra (TBA) bildade en kolorimetrisk produkt som mättes vid 532 nm under 1 min. Koncentrationen av MDA i proverna bestämdes från standardkurvan och utspädningsfaktorn och uttrycktes i nmol/ml.

Catalase (CAT) aktiviteten mättes med användning av väteperoxid som substrat. Nedbrytningen av väteperoxid mättes vid 240 nm i UV-ljuskänsliga plattor. 190 µl reagenslösning innehållande 1 ml kaliumfosfatbuffertlösning 0,08 M vid pH 6,5 och 10 ml väteperoxidlösning (115 µl H_2O_2 + 6 650 µl kaliumfosfatbuffert) tillsattes till brunnar innehållande 10 µl cytosolprov i triplikat eller triplikat av 10 µl provbuffert som referens. Aktiviteten beräknades med hjälp av extinktionskoefficienten för H_2O_2 ($\epsilon = 40 \text{ M}^{-1} \text{ cm}^{-1}$).

2.5 DNA-analys av torskar

Fenklippsprover togs från analfenan på varje torskindivid efter att fisken avlägsnats från respirometrarna (vissa individer användes inte för respirometri och därför togs prover direkt efter avslutad experimentbehandling). När fisken avlivats lades den på is under max 30 min. Proverna förvarades sedan i etanol i 2 mL mikrocentrifugrör vid -4 °C för senare analys vid Tjärnö-laboratoriet, Göteborgs universitet. Totalt genotypades 49 individer för ekotypdiagnostiska loci. Ekotypindelningen bestämdes enligt den metod som användes i Henriksson et al. (2023).

2.6 Dataanalys

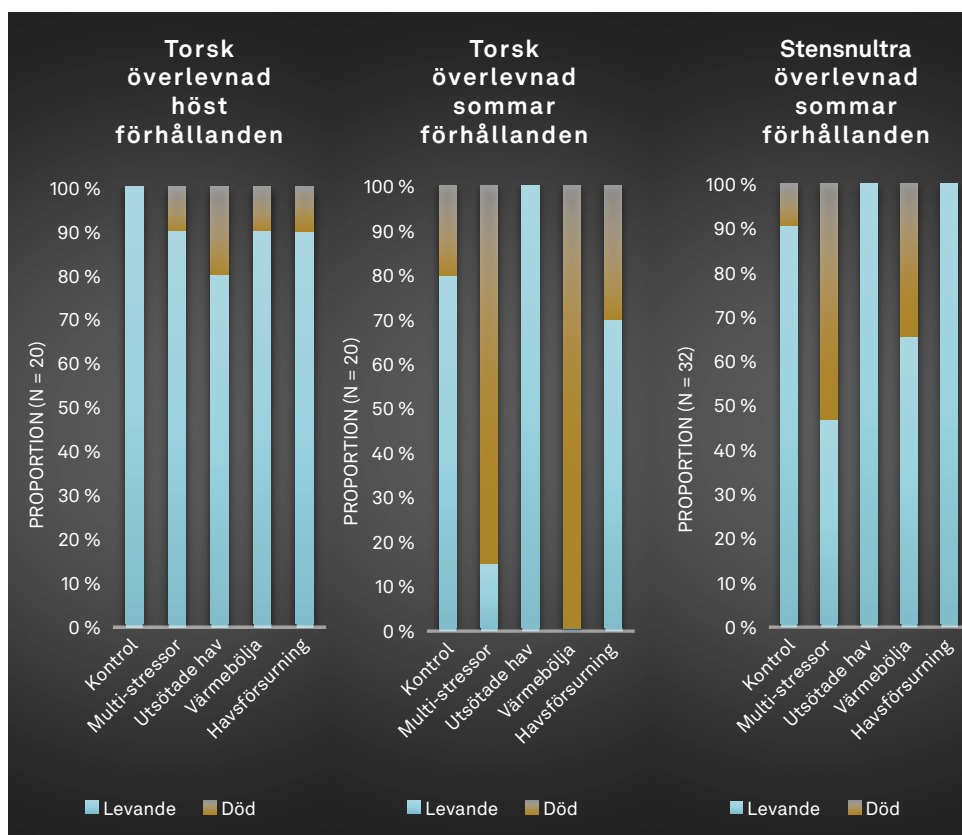
Statistiska analyser utfördes med hjälp av STATISTICA 64 version 13 och R version 4.2.2 (R Core Team, 2022). Data kontrollerades för normalfördelning och homogenitet av varianser före analys med Shapiro-Wilk test och Levene's (1960) test. Vid behov transformerades data med kvadratroten, $\log(x)$ eller $\log_{10}(x+1)$, och om data förblev heteroskedastiska även efter transformationer, utfördes det icke-parametiska Kruskal-Wallis-testet. Envägs-ANOVA eller Kruskal-Wallis-analys användes för att testa för signifikanta skillnader mellan behandlingar för initial vikt (g), initial längd (cm), syreförbrukning (MO₂), viloförbrukningshastighet (SMR), och oxidativ stress i form av enzymaktivitet (GSSG) samt % GSSG/GSH, GSH, GR, GST, CAT och LPO. När ANOVA-tester visade signifikanta skillnader mellan behandlingar utfördes Dunnett posteriori-jämförelseanalyser (post-hoc:s) för att testa om behandlingarna skilde sig från kontrollen. Grupper inom behandlingen testades för signifikans och ojämna N HSD post-hoc-tester användes för att bestämma potentiella signifikanta skillnader mellan alla behandlingar. Alla värden är medelvärden $\pm$ standardavvikelse (SD).

För torsk inom behandling kontrollerades data för avvikelser runt medianen, och alla behandlingar som innehöll de två närmaste datapunkterna över och under medianen, som båda låg en eller flera standardfelpunkter från medianen, ansågs vara två distinkta grupper med olika stressrespons inom en behandling (där inom behandlingsgrupper är märkta som A och B; se figurerna 3 och 4 för exempel på distinkta grupper inom en behandling). Från DNA-resultaten analyserades förhållandet mellan atlantisk torsk i utsjö och kustnära ekotyper och en förhöjd eller minskad stressrespons med hjälp av Chi-square-testet X-square.

3. Resultat

3.1 Mortalitet och kondition

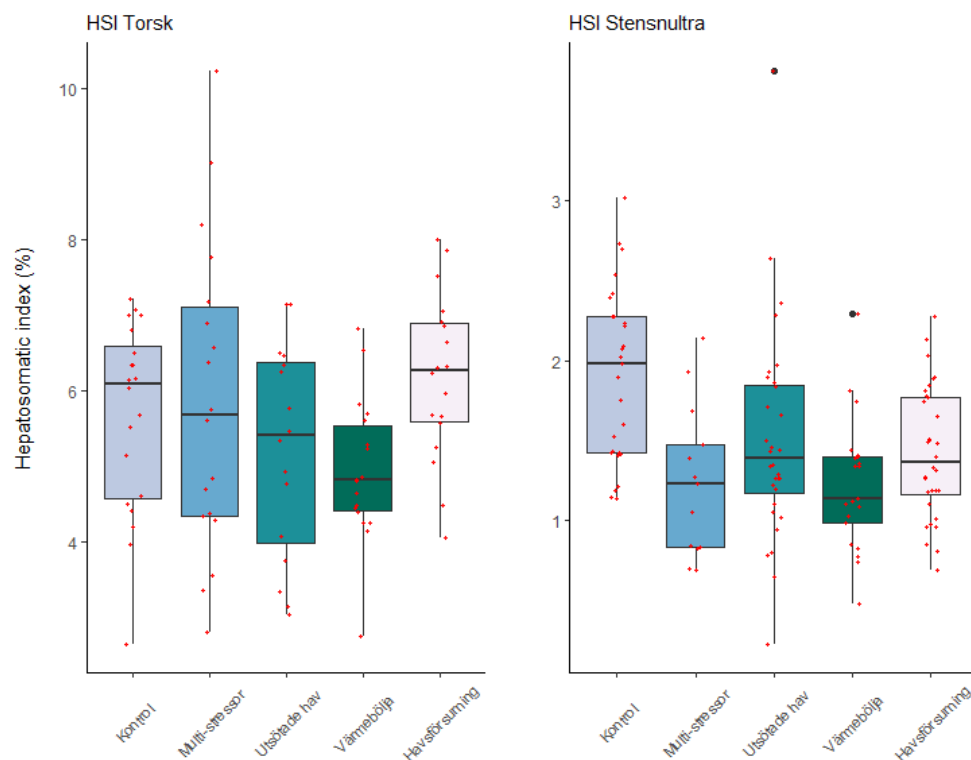
Mortaliteten var hög i pilotstudien på torsk under sommarförhållanden (Figur 1). Medan mortaliteten för pilotstudien var 20 % i kontroll-behandlingen (4 av 20) och 30 % i havsförsurnings-behandlingen (6 av 20), var mortaliteten så hög som 85 % i multistressor-behandlingen (17 av 20) och 100 % i värmebölja-behandlingen. Det var dock ingen mortalitet i utsötnings-behandlingen. De statistiska testerna visade statistiskt säkerställda skillnader mellan behandlingarna (Kruskal-Wallis: $H(4, N = 20) = 16.48, p = 0.002$) och en post-hoc-test visade signifikanta skillnader mellan värmebölja- och multistressor-behandlingarna samt mellan utsötnings-behandlingen ($p = 0.008$ och $p = 0.025$). Mortaliteten för experimentet var 0 % i kontroll-behandlingen (0 av 20), 10 % i havsförsurnings-, värmebölja-, och multistressor-behandlingarna (2 av 20) och 20 % i utsötnings-behandlingen (4 av 20). Notera att det är bara figur 1 som tillhör torskpilotstudien (sommarförhållanden), medan alla andra resultat tillhör huvudstudien (höstförhållanden). På grund av den höga mortaliteten kunde inga fysiologiska analyser göras på individer från pilotstudien.



Figur 1. Mortalitet för torsk under höstförhållanden (vänster), torsk under sommarförhållanden från pilotstudie (mitten, pilotstudie) och stensnultra under sommarförhållanden (höger) exponerad för de fyra behandlingarna.

I experimenten med stensnultra avled 31 av totalt 160 fiskar under experimentet och dessa är därför inte inkluderade i resultaten för tillväxt, respirometri och oxidativ stress. Mortaliteten varierade signifikant mellan behandlingarna (Figur 1) (Kruskal-Wallis: $H[4, 20] = 13.55$, $p < 0.01$). Medan kontroll-behandlingen gav en mortalitet på 9 % (3 av 32) och utsötnings- och havsförsurnings-behandlingarna inte hade någon mortalitet, gav värmebölja-behandlingen en mortalitet på 34 % (11 av 32) och multistressor-behandlingen en mortalitet på 53 % (17 av 32).

Testerna av det hepatosomatiska indexet (HSI = levervikt/kroppsvikt $\times 100$) visade att det inte utvecklades några skillnader i torskarnas kondition mellan behandlingarna under de fyra veckor som experimentet pågick (Figur 2).



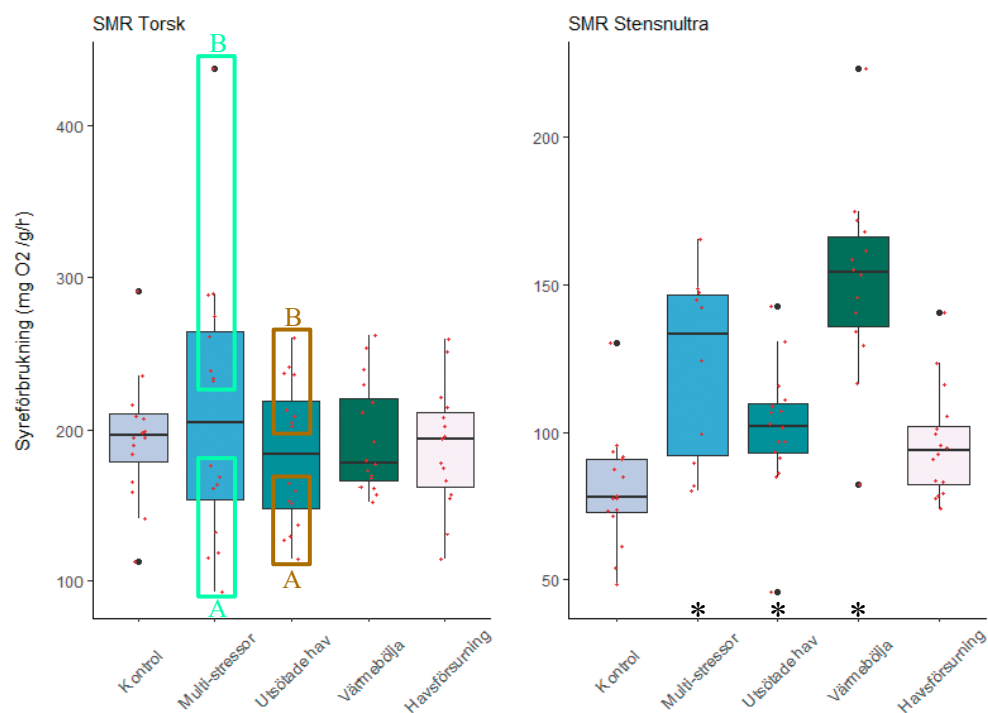
Figur 2. Hepatosomatiskt index (HSI) för torsk (vänster) och stensnultra (höger) utsatt för de fyra behandlingarna. * visar statistiskt säkerställda skillnader från kontrollbehandlingen.

Stensnultorna utvecklade signifikanta skillnader i HSI mellan behandlingarna under de fyra veckor som experimentet pågick (ANOVA: $F[4, 120] = 6.57$, $p < 0.001$). Där hade fiskar i alla behandlingarna lägre HSI än fiskarna i kontroll-behandlingen (Dunnett post-hoc test: $p < 0.005$) (Figur 2).

3.2 Fysiologiska parametrar

3.2.1 Vilosyreförbrukning (SMR)

Det fanns inga skillnader i vilosyreförbrukning mellan torskar i de olika behandlingarna (ANOVA: $p = 0.29$). Vilosyreförbrukningen räknades ut som medelvärdet av de lägsta 10 % syreförbrukningsvärden. Högsta medelvärden hittades i torskar i multistressor-behandlingen och lägsta värden i utsötnings-behandlingen (Figur 3). Respirometrimätningarna visade två skilda grupper av torskar med olika reaktion i multistressor- och utsötnings-behandlingarna (A och B i Figur 3). En jämförelse av syreförbrukningen hos dessa två grupper visade signifikant skilda värden (ANOVA: $p < 0.0001$). Post-hoc-tester visade att syreförbrukningen hos fiskar i multistressor-behandlingens grupp B var signifikant högre än syreförbrukningen i fiskar från alla andra behandlingar utom fiskar i utsötnings-behandlingens grupp B. Däremot hade torskar i multistressor-behandlingens A-grupp signifikant lägre syreförbrukning än torskar i kontroll-behandlingen och utsötnings-behandlingens A-grupp och signifikant lägre syreförbrukning än torskar i värmebölja- och havsförsurnings-behandlingarna.



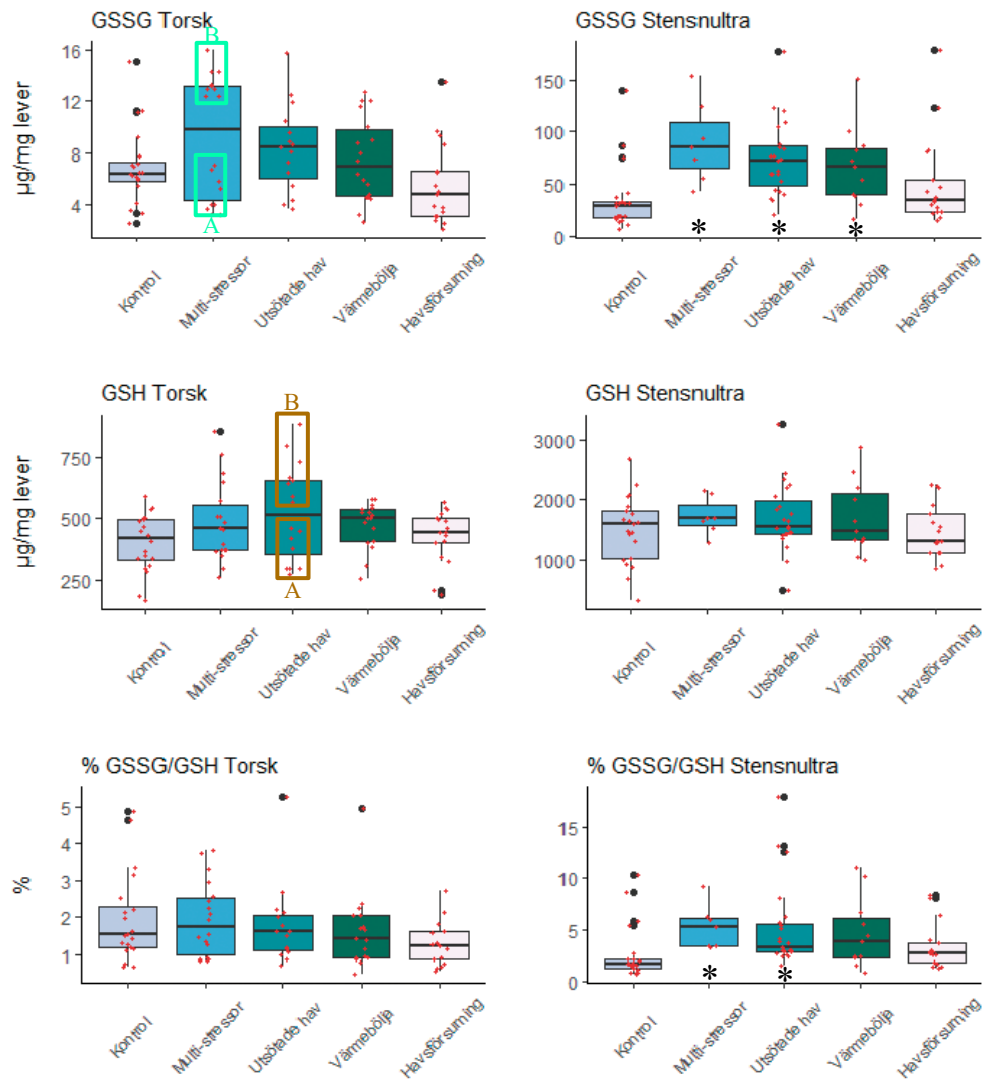
Figur 3. Vilosyreförbrukningshastigheter för torsk (vänster) och stensnultra (höger) utsatt för de fyra behandlingarna. * anger statistiskt säkerställda skillnader från kontrollbehandlingen. Horisontala linjer anger medianen, boxar anger kvartilavståndet och de vertikala svarta linjerna anger whiskers. Svarta punkter anger outliers som inte ingick i analysen. De mintgröna boxarna anger de två olika grupper (A och B) i multistressor-behandlingen och de bruna boxarna anger de två olika grupper (A och B) i utsötnings-behandlingen.

Stensnultrorna hade en mer tydlig reaktion på behandlingarna än torskarna. De snultror som utsattes för utsötnings-, värmebölja- och multistressor-behandlingarna hade alla förhöjd vilosyreförbrukning jämfört med fiskar i kontroll-behandlingen (ANOVA: $p = 0.036$, $p < 0.0001$ och $p < 0.001$, respektive).

3.2.2 Oxidativ stress

Analyserna av oxiderad glutation (GSSG) i levern visade skillnader mellan behandlingarna för både torsk och stensnultra med högsta värden i multistressor-behandlingen följt av utsötnings- och värmebölja-behandlingarna (Figur 4). För torsk fanns det ingen skillnad mellan de olika behandlingarna och kontroll-behandlingen förutom mellan multistressor- och havsförsurnings-behandlingarna som skiljde sig åt (ANOVA: $p = 0,01$). Det fanns inga skillnader i koncentrationerna av den andra indikatorn för oxidativ stress, dvs. reducerad glutation (GSH), och inte heller i kvoten mellan de två indikatorer (Figur 4). Liksom för vilosyreförbrukningen fanns det statistiskt säkerställda skillnader i GSSG-koncentration mellan de två olika grupperna av torsk som utsattes för multistressor-behandlingen (ANOVA: $p = 0,001$). Det fanns även en skillnad i GSH-koncentrationen hos torsk utsatta för utsötnings-behandlingen (ANOVA: $p = 0.001$).

I stensnultrorna var koncentrationen av GSSG statistiskt skilda från kontroll-behandlingen i fiskar utsatta för multistressor-, utsötnings- och värmebölja-behandlingarna (ANOVA: $p < 0.001$) (Figur 4). Det fanns dock inga skillnader i GSH. Den procentuella nivån för GSSG/GSH visade samma mönster som för GSSG.



Figur 4. Koncentrationer av de två stress-indikatorerna oxiderad glutation (GSSG) och reducerad glutation (GSH) i torskar (vänster) och stensnultror (höger) utsatta för de fyra behandlingarna. Panelen längst ner visar % GSSG/GSH. * anger statistiskt säkerställda skillnader från kontroll-behandlingen. Horisontala linjer anger medianen, boxar anger kvartilavståndet och de vertikala svarta linjerna anger whiskers. Svarta punkter anger outliers som inte ingick i analysen. De mintgröna boxarna anger de två olika grupperna (A och B) i multistressor-behandlingen och de bruna boxarna anger de två olika grupperna (A och B) i utsötnings-behandlingen.

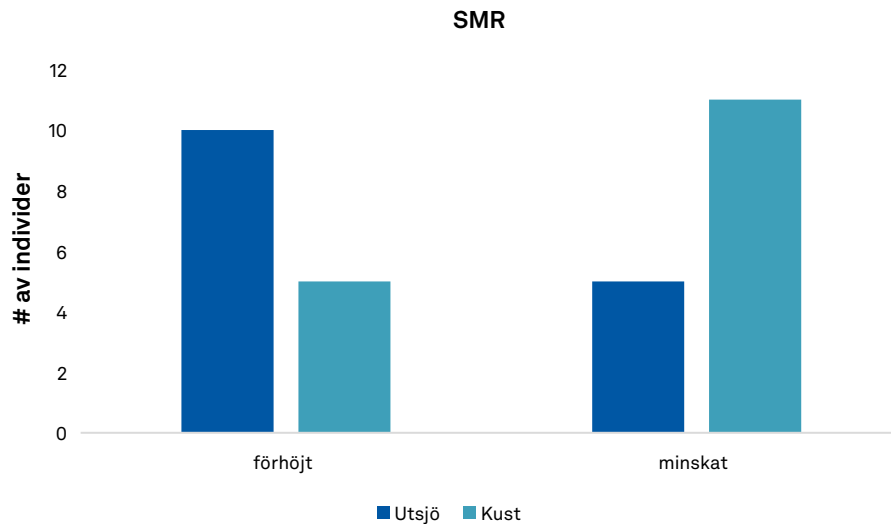
3.3 Genetisk analys av torsk i behandlingarna

Eftersom tidigare undersökningar visar på två genetiskt olika ekotyper av torsk på den svenska västkusten (kusttorsk och utsjö/Nordsjötorsk (Henriksson et al., 2023)) undersökte vi om den tydliga uppdelningen av syreförbrukningshastigheter och GSSG- och GSH-koncentrationer hos torskarna i vissa behandlingar kunde bero på dessa genetiska skillnader. DNA-proverna analyserades för skillnader i de loci där de genetiska skillnaderna träder fram. 48 av de 49 analyserade proverna gav resultat där 20 fiskar hade utsjöekotypen och 28 hade kustekotypen (Tabell 1). I kontroll-behandlingen hade 5 fiskar utsjöekotypen och 11 kustekotypen. Fiskar i multistressor- och utsötnings-behandlingarna var mer jämnt fördelade på de två ekotyperna; 7 utsjö och 10 kust i multistressor-behandlingen och 8 utsjö och 7 kust i utsötnings-behandlingen.

Tabell 1. Den genetiska ekotypen (utsjö/kust) per fisk för kontroll-, utsötning- och multistressor-behandlingar.

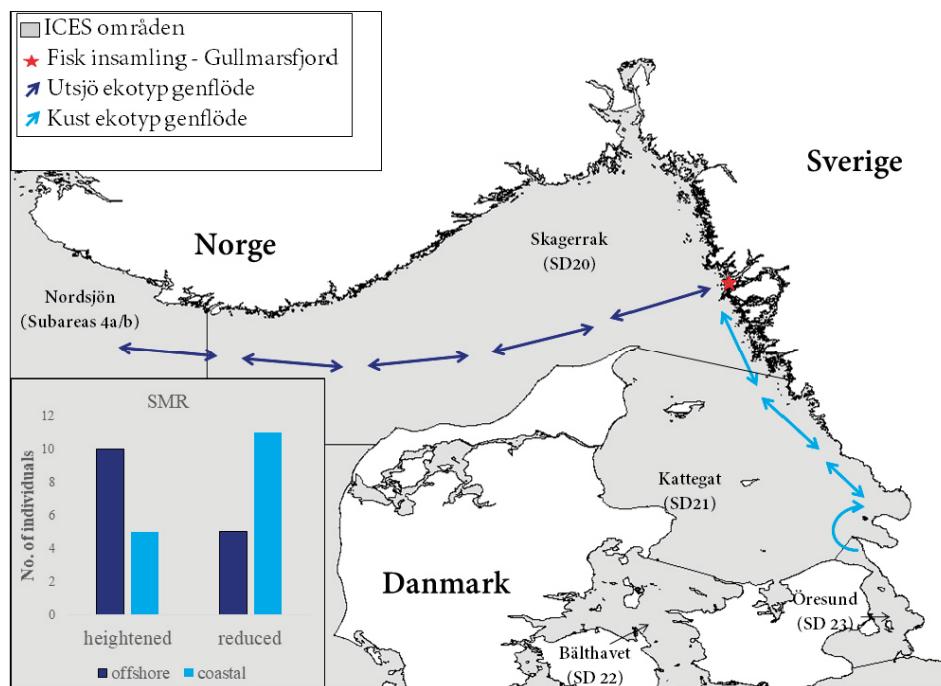
Behandling	Ekotyp	Behandling	Ekotyp
Kontroll	Kust	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Utsjö	Multistressor	Kust
Kontroll	Utsjö	Multistressor	Kust
Kontroll	Utsjö	Multistressor	Kust
Kontroll	Utsjö	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
Kontroll	Utsjö	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Kust	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Kust	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Kust	Multistressor	Utsjö
Kontroll	Kust	Multistressor	Kust
		Multistressor	Utsjö
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	NA
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Utsjö
		Utsötning	Kust
		Utsötning	Kust

För att avgöra om ekotyp var relaterad till variationen i stressrespons inom behandlingen utfördes korregerade Chi-square-tester som kombinerade de förhöjda (B) och minskade svarsgrupperna (A) för multistressor- och utsötade-behandlingarna (Figur 5).



Figur 5. Antal torskar med förhöjd eller minskad vilosyreförbrukning hos de två ekotyperna i multistressor- och utsötnings-behandlingarna.

SMR-resultaten visade att det fanns ett statistiskt säkerställt högre antal utsjöekotyper med en förhöjd stressrespons X^2 i jämförelse med de som inte visade detta (1, $N = 31$) = 3.89, $p = 0.049$) (Figur 6). Ingen statistiskt skillnad återfanns för stressrespons relaterade till ekotyp för oxidativ stress.

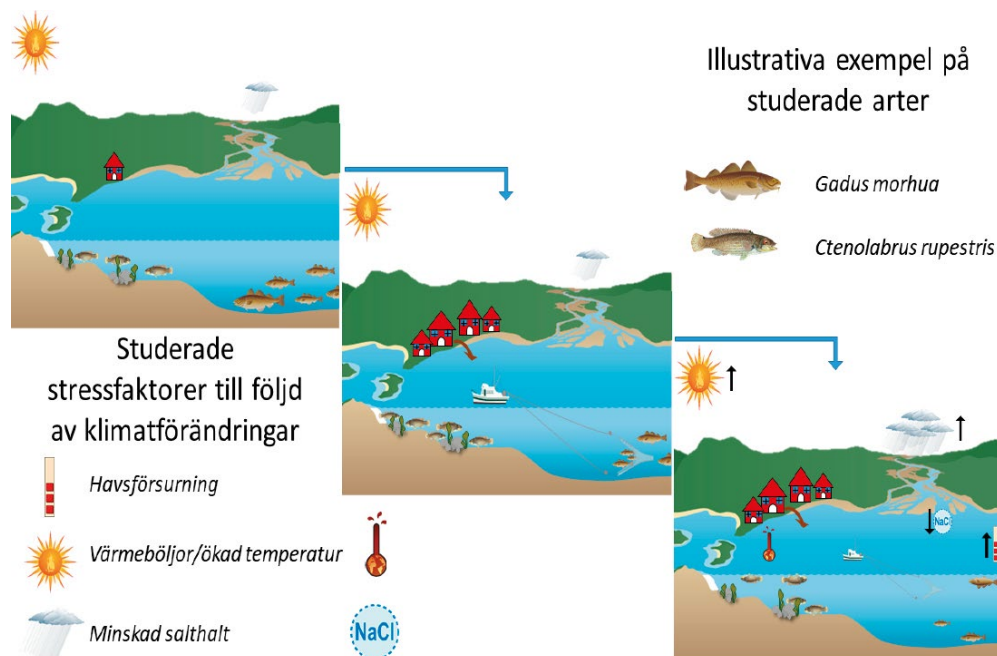


Figur 6. Karta som visar det genetiska ursprung hos de två torsk-ekotyperna i Västerhavet. ICES' indelningar av havsområden visas med svarta linjer.

4. Diskussion

Fisk längs Sveriges kuster och omkringliggande hav utsätts för påverkan från ett stort antal mänskliga aktiviteter som ger upphov till belastningar av potentiell betydelse för arternas tillväxt och överlevnad (Wennhage et al., 2021). Kustekosystem är särskilt utsatta för belastningar från mänskliga aktiviteter där kunskapen om hur livsbetingelserna för ett stort antal kustarter av fisk, men även lek- och uppväxtområden för kommersiellt viktiga arter i haven, påverkas (Brown et al., 2018). De två fiskarterna som studerats i detta projekt, torsk och stensnultra, är relevanta exempel på kommersiella arter som är beroende av livsmiljöer av hög kvalitet längs våra kuster (Halvorsen et al., 2021a; Seitz et al., 2014). Klimatförändring utgör genom sina tre huvudsakliga beståndsdelar – temperaturökning, utsötning och pH-sänkning – ett högst relevant exempel på kumulativa effekter för dessa nyckelarter av fisk i kustekosystemen (Figur 7).

Pilotstudien på torsk visade att under tider med höga temperaturer, såsom längs kusterna under sommaren, har torsken svårt att klara av ytterligare stressfaktorer. Den höga mortaliteten visade att under sådana förhållanden kan marina värmeböljor eller kraftiga förändringar i temperatur i kombination med förändringar i salinitet och pH ha starkt negativa konsekvenser för torskbestånden. Den ökade mortaliteten var inte signifikant högre än i kontrollbehandlingen, men att den var signifikant högre än i behandlingen med låg salinitet visar ändå att det finns en signifikant effekt av marina värmeböljor på ungtorskars överlevnad.



Figur 7. Illustration av reducerad motståndskraft i kustekosystem orsakat av mänskliga belastningar inklusive klimatförändringens tre huvudsakliga beståndsdelar: havsförurening, ökad temperatur och minskad salthalt. Från mer naturliga förhållanden (vänster) till ökad mänsklig påverkan (mitten) till kumulativa effekter av mänsklig påverkan inklusive klimatförändring (höger).

De efterföljande experimenten på torsk visade att responsen på stressfaktorerna skiljde ut fiskarna två grupper, som visade antingen förhöjda eller reducerade mätvärden, och individernas beståndstillhörighet bestämdes därför genom populationsgenetik. Även om antalet prover var begränsat och resultaten något varierande fanns det en indikation på att fiskens genetiska ekotyp förklarade skillnader i stressreaktionen mellan individer. Fiskar av Nordsjöekotypen hade oftare högre vilosyreförbrukning (SMR), medan kustekotypen uppvisade en lägre SMR. Studier har visat att ungfisk av kustekotypen torsk har sitt huvudsakliga utbredningsområde i skärgården samt i Kattegatt och Öresund, medan rekryter av Nordsjötorsk finns i större mängd i Nordsjö- och Skagerrakregionen, medan området för den aktuella studien, Gullmarsfjorden, visade sig ha en jämn fördelning av båda ekotyperna (Henriksson et al., 2023; Sodeland et al., 2022). Författarna till dessa nyligen publicerade studier föreslår att områden där kusttorsk dominerar har en mer heterogen och stratifierad salthaltsgradient jämfört med utsjöområden, och att kusttorsken kan vara bättre anpassad att hantera de skiktade vattenmassorna i skärgården. Våra resultat tar denna hypotes ett steg längre genom att indikera att förmågan att hantera de heterogena salthaltsgradienterna kan vara till nytta under framtida klimatförändringar, vilket gör kusttorsken bättre anpassad till förväntad utsötning. Givet en sådan anpassning kan torskbestånden från sydvästra Östersjön, Öresund och Kattegatt ha en anpassningsfördel gentemot klimatförändringar i Sverige, även om ytterligare experiment där de två ekotyperna kontrasteras krävs för att bekräfta dessa indikationer.

Om det stämmer att kustekotypen har högre motståndskraftighet mot klimatförändring är dessa resultat såväl kritiska för förvaltningen av torsk som alarmerrande med tanke på torskens mycket dåliga status i Västerhavet och den kritiskt minskande mängden torsk i sydvästra Östersjön inklusive Öresund (Cardinale och Svedäng, 2004; Ices Advice 2021 – cod.27.22–24, 2021; Sköld et al., 2022). Temperaturökningar kommer sannolikt att driva kustnära arter längre ut till havs eftersom kustområden påverkas av en högre frekvens av värmeböljor (Meier et al., 2022), och dessutom orsaka utbredningsförskjutningar norrut när havstemperaturerna ökar (se sammanställning i Philippart et al., 2011). Det framgick tydligt av resultaten från de aktuella experimenten, som simulerade en sommarsituation, att unga torsk som utsätts för värmeböljor vid kusten inte kommer att överleva om de inte kan förflytta sig till kallare vatten. Juvenila torsk har dock uppvisat både dygns- och säsongsmigration som till del kan minska exponeringen för de mest extrema temperaturerna (Staveley et al., 2019). Med tanke på den avgörande betydelsen av kustnära grunda havsmiljöer som uppväxtområden med god födotillgång och skydd från predation skulle en temperaturökning som gör dessa livsmiljöer oboeoliga få allvarliga konsekvenser för torskrekryteringen (Lilley and Unsworth, 2014). En beteendeförändring avseende val av livsmiljöer har tydligt visats som en process för att undvika temperaturer hos rörliga växelvarma djur, där de söker och väljer områden inom artens temperaturpreferensintervall för att hantera värme-stress (Christensen et al., 2021). De senaste regionala klimatprognoserna tyder dock på att det för Kattegatt-Skagerrak-området förväntas betydande temperaturhöjningar, inte bara för ytvattnet utan även proportionellt sett ännu större förändringar i bottenvattnet (Wahlström et al., 2022). Utöver detta drabbas vissa områden längs den svenska västkusten, särskilt fjordområden, av perioder med syrebrist, eller till och med svavelvätebildning vid helt syrefria förhållanden (Karlsön et al., 2002), förhållanden med känd negativ inverkan på torskens tillväxt, reproduktion

och överlevnadsförmåga (Vallin *et al.*, 1999; Plambech *et al.*, 2013; Casini *et al.*, 2016; Limburg och Casini, 2018). Ungtorskens möjlighet att undvika höga temperaturer genom att flytta till svalare djupare livsmiljöer förväntas därför minska kraftigt i regionen till följd av globala klimatförändringar samt försämring och förlust av livsmiljöer, med hänsyn till att djupare vatten kommer att vara varmare än idag och dessutom erbjuda en lägre habitatkvalité.

Med tanke på stensnultrans roll som en viktig mesopredator i grunda marina livsmiljöer och artens stora geografiska utbredning (Froese och Pauly, 2023) har de kumulativa effekterna som visas i den aktuella studien potentiella konsekvenser för hela kustekosystem. Även om arten lever i kustområden som regelbundet påverkas av fluktuationer och säsongsvariation i vattentemperatur och salthalt (t.ex. Pihl och Rosenberg, 1982; Staveley *et al.*, 2019) visade våra resultat fysiologiska stressreaktioner på framtida nivåer av utsötning och värmeböljor som enskilda stressfaktorer, och i ännu högre utsträckning när dessa stressfaktorer kombineras.

Eftersom den här typen av miljöförändringar förväntas fortsätta eller förvärras i framtiden, och särskilt i boreala kustnära miljöer (Meier *et al.*, 2022; Wåhlström *et al.*, 2022) kan detta leda till försämrade levnadsförhållanden, eller till och med minskande populationer om dödligheten ökar som i vår studie. Detta kan potentiellt leda till förändringar i födovävdynamiken inklusive trofiska kaskader eftersom denna fiskart är en dominerande karaktärsart i komplexa boreala kustområden (Perry *et al.*, 2018b, 2018a; Stål *et al.*, 2007; Staveley *et al.*, 2017). Läppfiskens föda består huvudsakligen av mindre kräftdjur och snäckor (Wennhage och Pihl, 2002; Stål *et al.*, 2007). Den signifikanta minskningen i HSI hos stensnultror som utsätts för både enskilda och kombinerade stressfaktorer indikerar att åtminstone en del av orsaken till den ökade mortalitet i värmebölja- och multistressor-behandlingarna orsakades av minskat födointag. Minskad predation från läppfiskar på dessa algbetande kräftdjur och snäckor kan leda till en ökning av trådalger. Trådalger kan i sin tur skugga och konkurrera ut sjögräset, vilket orsakar förändringar i sjögräsängarnas kvalité och utbredning (Eklöf *et al.*, 2012; Moksnes *et al.*, 2008).

De potentiella kaskadeffekter som följer av en minskning i förekomst av läppfiskar till följd av artens känslighet för klimatförändringar ger anledning till oro, särskilt med tanke på det fiske av läppfiskar som förekommer i delar av norra Europa (Andersson *et al.*, 2021; Halvorsen *et al.*, 2021b). Förutom förändringar i näringsvävarna från högre till lägre trofiska nivåer som skulle bli följden av en minskad förekomst av stensnultror i kustekosystemen, finns det också potentiella förändringar uppåt i näringskedjan givet läppfiskarnas betydelse för större rovdjur. Stensnultran är en viktig födokälla för rovfiskar som lax- och torskfiskar, liksom för sjöfåglar såsom skarvar (Härkönen, 1988; Wennhage och Pihl, 2002; Alexandersson och Lunneryd, 2005; Nedreaas *et al.*, 2008). Reducering av en viktig art i livsmiljöer som redan nu påverkas av kumulativa effekter av klimatförändringen bör hanteras med yttersta försiktighet, eftersom beståndsminskning genom fiske tidigare har resulterat i tydliga exempel på ekologiska konsekvenser.

Samtliga torskbestånd i havsområdena runt Sverige är överexploaterade och har trots kraftiga förvaltningsåtgärder ännu inte visat tecken på återhämtning (Bergström *et al.*, 2022; Sköld *et al.*, 2022). Samtidigt som torskbestånden varit utsatta för ett hårt fiske så har belastning från andra mänskliga aktiviteter fortgått eller tillkommit, och det är nu svårt att särskilja vilka faktorer som i huvudsak begränsar återhämtningen. Experimentella studier av den typ som genomförts

i detta projekt kan då ge värdefull information om hur olika stressfaktorer utöver fiske enskilt och kumulativt kan motverka en återhämtning för denna nyckelart i både kust- och utsjöekosystem.

Stensnultran och andra läppfiskar har visat sig vara relativt stationära efter det pelagiska larvstadiet. Märkningsförsök, fiskefredade områden och lokal utfiskning indikerar att förekomst och status hos läppfiskar fångade på en plats speglar de lokala livsbetingelserna (Halvorsen et al., 2021a). Strikt skyddade områden skulle därför kunna användas för att särskilja storskaliga belastningar som klimatförändring från lokala belastningar som fiske och olika utsläpp, och därigenom komplettera resultat från experimentella studier. Detta angreppssätt kan anses extra angeläget eftersom fisket efter läppfisk idag regleras genom begränsning av antalet fiskare och antal redskap, då kunskap om beståndens storlek för kvotsättning saknas.

4.1 Osäkerhet

I vetenskapliga experiment kan osäkerheter uppstå på grund av olika faktorer, inklusive orealistiska experimentuppställningar och små urvalsstorlekar. När man studerar naturliga fenomen kan det vara utmanande att återskapa exakta förhållanden i en kontrollerad miljö, vilket potentiellt kan leda till skillnader mellan experimentella och verkliga situationer. Till exempel, för arter som torsk som naturligt kan undvika ogynnsamma förhållanden genom att byta miljö, kan en experimentell uppställning som begränsar rörelse överdriva den potentiella stressen som annars skulle undvikas i en naturlig miljö. En orealistisk experimentuppställning kan införa snedvridningar eller förväxlande variabler som påverkar tillförlitligheten och giltigheten hos resultaten. På liknande sätt begränsar små urvalsstorlekar generaliserbarheten av fynd och ökar sannolikheten för slumpmässiga variationer som påverkar resultaten. Otillräcklig representation av populationen under studien kan också snedvrider tolkningen av resultat och hämma robustheten hos slutsatserna som dras från experimentet.

Dessutom kan utsättning av organismer, som fiskar, för experimentella förhållanden utan en heltäckande förståelse för deras framtida anpassningsförmåga introducera osäkerheter i vetenskapliga undersökningar. Miljöstörningar kan utlösa adaptiva svar hos organismer över tid, vilket förändrar deras fysiologiska, beteendemässiga eller genetiska egenskaper. Att förutse omfattningen och riktningen av dessa anpassningar kan vara utmanande, särskilt med tanke på komplexa interaktioner mellan flera störningar och genetisk mångfald inom populationer. Bristen på försiktighet när det gäller framtida anpassningsvägar kan fördunkla de långsiktiga effekterna av experimentella manipulationer och leda till ofullständiga eller vilseledande slutsatser. Dessutom visar inte alltid alla indikatorer på stress tydliga och enhetliga resultat, eftersom olika stressfaktorer kan framkalla varierande svar eller producera icke-signifikanta effekter under vissa förhållanden. Denna variation komplicerar tolkningen av experimentella resultat och understryker vikten av att överväga en omfattande uppsättning stressindikatorer för att fånga hela spektrat av biologiska svar i vetenskapliga studier.

5. Slutsatser och förslag

Den aktuella studien visar ett tydligt fysiologiskt svar hos ung torsk och stensnultra på globala klimatförändringsstressorer. De energetiska kraven i en stressande miljö leder till förändringar i ämnesomsättningen och leverns antioxidantförsvar såväl som förändringar i tillväxt och överlevnad. Även om fiskarnas reaktion på enskilda stressfaktorer skiljer sig för de två arterna från ingen påverkan till skadliga effekter, orsakar behandlingen med flera stressfaktorer generellt de klart största effekterna. Experiment med enskilda stressfaktorer ger dock endast en del av den fullständiga bilden av vad som kan förväntas under framtida klimatförändringar, vilket ytterligare understryker vikten av att förstå responsen av flera interagerande stressfaktorer i miljön. Med tanke på den stora mängd av förändringar som haven redan genomgår och de som förväntas i framtiden (Meier et al., 2012, 2011; Philippart et al., 2011; Vuorinen et al., 2015) är det av avgörande betydelse att förstå hur viktiga rovdjursarter, såsom torsk, och mesopredatorer såsom läppfiskar, reagerar på dessa miljöförändringar.

Resultaten indikerar att det för atlantisk torsk kan finnas en genetisk skillnad i graden av fysiologisk respons till de miljöförändringar som förväntas i framtiden, vilket indikerar att kustekotypen (inkl. västra Östersjön och Kattegatt) kan vara bättre anpassad för att tolerera utvalda aspekter av klimatförändringen än utsjö/Nordsjöekotypen, ett resultat som kräver ytterligare utredning. Båda de ingående studierna visar på behovet av att förvalta dessa arter enligt försiktighetsprincipen. När det gäller torsken är det viktigt att minimera all fiskeridödlighet för att möjliggöra en återhämtning av de svaga bestånden, så att torsken kan återfå sin roll som nyckelart i födovävarna och bidra till motståndskraft mot klimatförändringar. För stensnultran är en proaktiv och försiktig förvaltning av det relativt nya fisket väsentligt för att upprätthålla friska bestånd, givet artens höga känslighet för förväntade framtida förändringar och dess dominerande roll som mesopredator i grunda vegetationsmiljöer. Resultaten från experimenten med ungtorsk visar på vikten av att minimera all mänskligt orsakad dödlighet eftersom det kan förväntas att arten kommer att påverkas negativt av klimatförändringar där starka bestånd har störst potential att ge motståndskraft inför framtiden. Detta är särskilt viktigt att beakta i ljuset av den kritiska statusen för dessa torskbestånd (ICES, 2023; Svedäng and Bardon, 2003; Vitale et al., 2008). När det gäller stensnultra så finns indikationer på lokalt förändrad förekomst och storleksfördelning relaterat till fiske, även om överfiske inte konstaterats (Halvorsen et al., 2021b). Även för denna känsliga art finns därför anledning till försiktighet som ger marginaler vid förvaltningen givet förväntade klimatförändringseffekter.

Med hänsyn till de aktuella resultaten som visar att båda torsk och stensnultra påverkas negativt av klimatförändringar är det viktigt att fortsätta med liknande studier på andra kustnära fiskarter och dess olika livsstadier. Studier som specifikt fokuserar på hur genetik och olika ekotyper påverkar stressrespons är av avgörande betydelse, inte bara för att förstå gränsvärden och anpassningar hos torsk, utan också för att utvärdera om ekotyp-relaterad stressrespons kan förekomma hos andra arter, såsom atlantisk sill.

6. Tack

Ett särskilt tack till medförfattarna till de vetenskapliga publikationerna, nämligen Elena Tamarit, Joachim Sturve, Erika Sundall, Daniel Morgenroth, Sanne Bergman och Michael Axelsson som möjliggjort de experimentella studierna och analyserna. Författarna riktar ett stort tack till personalen på Kristineberg Center och riktar ett särskilt tack till Bengt Lundve och Linda Svanberg för all hjälp och Sam Dupont, Susanne Baden och Bodil Hernroth för deras generositet med att låna ut utrustning. Vi vill också tacka Bobo Roysson och Peter Jakobsson för deras arbete med att fånga fisken som användes i studien. Tack till Filip Svensson, Francesco Saltalamacchia, Leon Green, Mattias Sköld och Frederick Fleet för deras hjälp med att sätta upp eller ta ner akvarier.

7. Källhänvisning

- Albretsen, J., Aure, J., Sætre, R., Danielssen, D.S., 2012. Climatic variability in the Skagerrak and coastal waters of Norway. *ICES J. Mar. Sci.* 69, 758–763.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsr187>
- Alexandersson, K., Lunneryd, S.-G., 2005. Födoanalyser av storskarv, *Phalacrocorax carbo* i Kattegatt-Skagerrak.
- Andersson, E., Wikström, A., Wennhage, H., 2021. Svenskt fiske efter läppfisk för export som putsarfisk. *Lysekil*.
- Baden, S., Emanuelsson, A., Pihl, L., Svensson, C., Åberg, P., 2012. Shift in seagrass food web structure over decades is linked to overfishing. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 451, 61–73. <https://doi.org/10.3354/meps09585>
- Baden, S., Gullström, M., Lundén, B., Pihl, L., Rosenberg, R., 2003. Vanishing Seagrass (*Zostera marina*, L.) in Swedish Coastal Waters. *AMBIO A J. Hum. Environ.* 32, 374–377. <https://doi.org/10.1579/0044-7447-32.5.374>
- Berg, M.P., Toby Kiers, E., Driessen, G., van der Heijden, M., Kooi, B.W., Kuenen, F., Liefting, M., Verhoef, H.A., Ellers, J., 2010. Adapt or disperse: Understanding species persistence in a changing world. *Glob. Chang. Biol.* 16, 587–598.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2486.2009.02014.x>
- Berg, P.R., Star, B., Pampoulie, C., Bradbury, I.R., Bentzen, P., Hutchings, J.A., Jentoft, S., Jakobsen, K.S., 2017. Trans-oceanic genomic divergence of Atlantic cod ecotypes is associated with large inversions. *Heredity (Edinb.)* 119, 418–428.
<https://doi.org/10.1038/hdy.2017.54>
- Bergenius, M., Casini, M., Lundström, K., Orio, A., Ovegård, M., Hentati Sundberg, J., Hjelm, J., 2019. Östersjöns torskar illa ute. *Fauna och Flora* 114, 2–9.
- Bergström, L., Karlsson, M., Bergström, U., Pihl, L., Kraufvelin, P., 2016. Distribution of mesopredatory fish determined by habitat variables in a predator-depleted coastal system. *Mar. Biol.* 163, 1–13. <https://doi.org/10.1007/s00227-016-2977-9>
- Bergström, U., Berkström, C., Sköld, M., Börjesson, P., Eggertsen, M., Fetterplace, L., Florin, A.-B., Fredriksson, R., Fredriksson, S., Kraufvelin, P., Lundström, K., Nilsson, J., Ovegård, M., Perry, D., Sacre, E., Sundelöf, A., Wikström, A., Wennhage, H., 2022. Long-term effects of no-take zones in Swedish waters.
<https://doi.org/https://doi.org/10.54612/a.10da2mgf51>
- Bergström, U., Olsson, J., Casini, M., Eriksson, B.K., Fredriksson, R., Wennhage, H., Appelberg, M., 2015. Stickleback increase in the Baltic Sea – A thorny issue for coastal predatory fish. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 163, 134–142.
<https://doi.org/10.1016/j.ecss.2015.06.017>
- Bergström, U., Sköld, M., Wennhage, H., Wikström, A., 2016. Ekologiska effekter av fiskefria områden i Sveriges kust- och havsområden. *Öregrund*.

- Bourlat, S.J., Faust, E., Wennhage, H., Wikström, A., Rigby, K., Vigo, M., Kraly, P., Selander, E., André, C., 2021. Wrasse fishery on the Swedish West Coast: towards ecosystem-based management. *ICES J. Mar. Sci.* 2010, 1–12.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsaa249>
- Boyd, P.W., Beusen, A., Breitburg, D., Comeau, S., Dupont, S., Hansen, P.J., Isensee, K., Kudela, R.M., Lundholm, N., Otto, S., Schwing, F., Tilbrook, B., 2022. *Multiple Ocean Stressors: A Scientific Summary for Policy Makers*. Paris.
<https://doi.org/10.25607/OBP-1724>
- Brown, E.J., Vasconcelos, R.P., Wennhage, H., Bergström, U., Stottrup, J.G., Van De Wolfshaar, K., Millisenda, G., Colloca, F., Le Pape, O., 2018. Conflicts in the coastal zone: human impacts on commercially important fish species utilizing coastal habitat. *ICES J. Mar. Sci.* 75, 1203–1213. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsx237>
- Cardinale, M., Svedäng, H., 2004. Modelling recruitment and abundance of Atlantic cod, *Gadus morhua*, in the eastern Skagerrak-Kattegat (North Sea): evidence of severe depletion due to a prolonged period of high fishing pressure. *Fish. Res.* 69, 263–282.
<https://doi.org/10.1016/j.fishres.2004.04.001>
- Carney Almroth, B., 2008. *Oxidative Damage in Fish Used as Biomarkers in Field and Laboratory Studies* Bethanie Carney Almroth. <http://hdl.handle.net/2077/10108>
- Carney Almroth, B., Albertsson, E., Sturve, J., Förlin, L., 2008. Oxidative stress, evident in antioxidant defences and damage products, in rainbow trout caged outside a sewage treatment plant. *Ecotoxicol. Environ. Saf.* 70, 370–378.
<https://doi.org/10.1016/j.ecoenv.2008.01.023>
- Casini, M., Hjelm, J., Molinero, J.-C., Lövgren, J., Cardinale, M., Bartolino, V., Belgrano, A., Kornilovs, G., 2008. Trophic cascades promote threshold-like shifts in pelagic marine ecosystems. *PNAS* 106, 197–202.
<https://doi.org/10.1073/pnas.0806649105>
- Casini, M., Käll, F., Hansson, M., Plikshs, M., Baranova, T., Karlsson, O., Lundström, K., Neuenfeldt, S., Gårdmark, A., Hjelm, J., 2016. Hypoxic areas, density-dependence and food limitation drive the body condition of a heavily exploited marine fish predator. *R. Soc. Open Sci.* 3, 160416. <https://doi.org/10.1098/rsos.160416>
- Ceccaldi, H.-J., Hénocque, Y., Komatsu, T., Prouzet, P., Benoit, S., Yoshida, J., 2020. *Evolution of Marine Coastal Ecosystems under the Pressure of Global Changes*, Proceeding. ed. Springer, Cham, Switzerland. <https://doi.org/10.1007/978-3-030-43484-7>
- Chabot, D., Steffensen, J.F., Farrell, A.P., 2016. The determination of standard metabolic rate in fishes. *J. Fish Biol.* 88, 152–172. <https://doi.org/10.1111/jfb.12836>
- Christensen, E.A.F., Norin, T., Tabak, I., Van Deurs, M., Behrens, J.W., 2021. Effects of temperature on physiological performance and behavioral thermoregulation in an invasive fish, the round goby. *J. Exp. Biol.* 224. <https://doi.org/10.1242/jeb.237669>
- Costello, M.J., 1991. A review of the biology of wrasse (Labridae: Pisces) in Northern Europe. *Prog. Underw. Sci.* 16, 29–51.
- Eklöf, J.S., Alsterberg, C., Havenhand, J.N., Sundbäck, K., Wood, H.L., Gamfeldt, L., 2012. Experimental climate change weakens the insurance effect of biodiversity. *Ecol. Lett.* 15, 864–872. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2012.01810.x>

- Falkenberg, L.J., Burnell, O.W., Connell, S.D., Russell, B.D., 2010. Sustainability in near-shore marine systems: Promoting natural resilience. *Sustainability* 2, 2593–2600. <https://doi.org/10.3390/su2082593>
- Faust, E., Halvorsen, K.T., Andersen, P., Knutsen, H., André, C., 2018. Cleaner fish escape salmon farms and hybridize with local wrasse populations. *R. Soc. Open Sci.* 5. <https://doi.org/10.1098/rsos.171752>
- Finkel, T., Holbrook, N.J., 2000. Oxidants, Oxidative Stress and Biology of Ageing. *Nat. Insight Rev. Artic. Rev. Artic.* 408, 239–247. <https://doi.org/10.1038/35041687>
- Froese, R., Pauly, D., 2023. FishBase [WWW Document]. World Wide Web electronic Publ. URL www.fishbase.org
- Gattuso, J.-P., Magnan, A.K., Bopp, L., Cheung, W.W.L., Duarte, C.M., Hinkel, J., Mcleod, E., Micheli, F., Oschlies, A., Williamson, P., Billé, R., Chalastani, V.I., Gates, R.D., Irsson, J.-O., Middelburg, J.J., Pörtner, H.-O., Rau, G.H., 2018. Ocean Solutions to Address Climate Change and Its Effects on Marine Ecosystems. *Front. Mar. Sci.* 5, 1–18. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00337>
- Global Ocean Acidification Observing Network (GOA-ON) [WWW Document], 2023. URL <http://www.goa-on.org/home.php>
- Gräns, A., Jutfelt, F., Sandblom, E., Jönsson, E., Wiklander, K., Seth, H., Olsson, C., Dupont, S., Ortega-martinez, O., Einarsdottir, I., Björnsson, B.T., Sundell, K., Axelsson, M., 2014. Aerobic scope fails to explain the detrimental effects on growth resulting from warming and elevated CO₂ in Atlantic halibut. *J. Exp. Biol.* 711–717. <https://doi.org/10.1242/jeb.096743>
- Gröger, M., Arneborg, L., Dieterich, C., Höglund, A., Meier, H.E.M., 2019. Summer hydrographic changes in the Baltic Sea, Kattegat and Skagerrak projected in an ensemble of climate scenarios downscaled with a coupled regional ocean–sea ice–atmosphere model. *Clim. Dyn.* 53, 5945–5966. <https://doi.org/10.1007/s00382-019-04908-9>
- Gunnartz, U., 2020. Förslag till åtgärder för att skydda bestånden av torsk.
- Halpern, B.S., Frazier, M., Afflerbach, J., Lowndes, J.S., Micheli, F., O’Hara, C., Scarborough, C., Selkoe, K.A., 2019. Recent pace of change in human impact on the world’s ocean. *Sci. Rep.* 9, 1–8. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-47201-9>
- Halpern, B.S., Frazier, M., Potapenko, J., Casey, K.S., Koenig, K., Longo, C., Lowndes, J.S., Rockwood, R.C., Selig, E.R., Selkoe, K.A., Walbridge, S., 2015. Spatial and temporal changes in cumulative human impacts on the world’s ocean. *Nat. Commun.* 6, 7615. <https://doi.org/10.1038/ncomms8615>
- Halvorsen, K.T., Larsen, T., Browman, H.I., Durif, C., Aasen, N., Vøllestad, L.A., Cresci, A., Sørvalen, T.K., Bjelland, R.M., Skiftesvik, A.B., 2021a. Movement patterns of temperate wrasses (Labridae) within a small marine protected area. *J. Fish Biol.* 99, 1513–1518. <https://doi.org/10.1111/jfb.14825>
- Halvorsen, K.T., Larsen, T., Sørvalen, T.K., Vøllestad, L.A., Knutsen, H., Olsen, E.M., 2017. Impact of harvesting cleaner fish for salmonid aquaculture assessed from replicated coastal marine protected areas. *Mar. Biol. Res.* 13, 359–369. <https://doi.org/10.1080/17451000.2016.1262042>

Halvorsen, K.T., Skiftesvik, A.B., Durif, C., Faust, E., Wennhage, H., André, C., Rønfeldt, J.L., Møller, P.R., Carl, H., Jørgensen, T., Quintela, M., Sandlund, N., Stien, L.H., Nedreaas, K., Jansson, E., Stockhausen, H.H., Korsnes, K., Reynolds, P., Imsland, A., Fyllingen, I., Bysheim, H., Henly, L., Mortensen, S., 2021b. Towards a sustainable fishery and use of cleaner fish in salmonid aquaculture. Nordic Council of Ministers.

Härkönen, T.J., 1988. Food-habitat relationship of harbour seals and black cormorants in Skagerrak and Kattegat. Zool. Soc. London 214, 673–681.
<https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1988.tb03766.x>

Havenhand, J., Dahlgren, T., 2017. Havsplanering med hänsyn till klimatförändringar. An assessment of the theoretical basis, and practical options, for incorporating the effects of projected climate change in marine spatial planning of Swedish waters. Gothenburg, Sweden. diva2:1369774

Hellou, J., Ross, N.W., Moon, T.W., 2012. Glutathione, glutathione S-transferase, and glutathione conjugates, complementary markers of oxidative stress in aquatic biota. Environ. Sci. Pollut. Res. 19, 2007–2023. <https://doi.org/10.1007/s11356-012-0909-x>

Henriksson, S., Pereyra, R.T., Sodeland, M., Ortega-Martinez, O., Knutsen, H., Wennhage, H., André, C., 2023. Mixed origin of juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*) along the Swedish west coast. ICES J. Mar. Sci. 80, 145–157.
<https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac220>

Herbert, N.A., Steffensen, J.F., 2005. The response of Atlantic cod, *Gadus morhua*, to progressive hypoxia: fish swimming speed and physiological stress. Mar. Biol. 147, 1403–1412. <https://doi.org/10.1007/s00227-005-0003-8>

Hernroth, B., Nilsson, H., Wiklander, K., Jutfelt, F., Baden, S., 2012. Simulated climate change causes immune suppression and protein damage in the crustacean *Nephrops norvegicus*. Fish Shellfish Immunol. 1–7.
<https://doi.org/10.1016/j.fsi.2012.08.011>

Higuchi, Y., 2004. Glutathione depletion-induced chromosomal DNA fragmentation associated with apoptosis and necrosis. J. Cell. Mol. Med. 8, 455–464.
[10.1111/j.1582-4934.2004.tb00470.x](https://doi.org/10.1111/j.1582-4934.2004.tb00470.x)

Hofmann, G.E., Smith, J.E., Johnson, K.S., Send, U., Levin, L.A., Micheli, F., Paytan, A., Price, N.N., Peterson, B., Takeshita, Y., Matson, P.G., Derse Crook, E., Kroeker, K.J., Gambi, M.C., Rivest, E.B., Frieder, C.A., Yu, P.C., Martz, T.R., 2011. High-frequency dynamics of ocean pH: A multi-ecosystem comparison. PLoS One 6. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0028983>

ICES, 2023. Advice on fishing opportunities. ICES Advice 15.

ICES Advice 2021 – cod.27.22-24, 2021. Cod (*Gadus morhua*) in subdivisions 22–24 , western Baltic stock (western Baltic Sea). <https://doi.org/10.17895/ices.advice.7744>

Jansson, E., Besnier, F., Malde, K., André, C., Dahle, G., Glover, K.A., 2020. Genome wide analysis reveals genetic divergence between Goldsinny wrasse populations. BMC Genet. 21, 1–15. <https://doi.org/10.1186/s12863-020-00921-8>

- Karlson, K., Rosenberg, R., Bonsdorff, E., 2002. Temporal and Spatial Large-Scale Effects of Eutrophication and Oxygen Deficiency on Benthic Fauna in Scandinavian and Baltic Waters, Åi a Review. *Oceanogr. Mar. Biol. An Annu. Rev.* 427–489. <https://doi.org/10.1201/9780203180594.ch8>
- Kulatska, N., 2019. Baltic cod predation : mechanisms , impact on prey , implications for fisheries. <https://res.slu.se/id/publ/101247>
- Lake, P.S., 2013. Resistance, Resilience and Restoration. *Ecol. Manag. Restor.* 14, 20–24. <https://doi.org/10.1111/emr.12016>
- Lankford, S.E., Adams, T.E., Miller, R.A., Cech Jr., J.J., 2005. The cost of chronic stress: impacts of a nonhabituating stress response on metabolic variables and swimming performance in sturgeon. *Physiol. Biochem. Zool.* 78, 599–609. <https://doi.org/10.1086/430687>
- Lilley, R.J., Unsworth, R.K.F., 2014. Atlantic Cod (*Gadus morhua*) benefits from the availability of seagrass (*Zostera marina*) nursery habitat. *Glob. Ecol. Conserv.* 2, 367–377. <https://doi.org/10.1016/j.gecco.2014.10.002>
- Limburg, K.E., Casini, M., 2018. Effect of Marine Hypoxia on Baltic Sea Cod *Gadus morhua*: Evidence From Otolith Chemical Proxies. *Front. Mar. Sci.* 5, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2018.00482>
- Lowry, O.H., Rosenbrough, N.J., Farr, A.L., Randall, R.J., 1951. Protein measurement with the Folin phenol reagent. *J. Biol. Chem.* 193, 265–275. [https://doi.org/10.1016/s0021-9258\(19\)52451-6](https://doi.org/10.1016/s0021-9258(19)52451-6)
- Meier, H.E.M., Dieterich, C., Gröger, M., Dutheil, C., Börgel, F., Safonova, K., Christensen, O.B., Kjellström, E., 2022. Oceanographic regional climate projections for the Baltic Sea until 2100. *Earth Syst. Dyn.* 13, 159–199. <https://doi.org/10.5194/esd-13-159-2022>
- Meier, H.E.M., Eilola, K., Almroth, E., 2011. Climate-related changes in marine ecosystems simulated with a 3-dimensional coupled physical-biogeochemical model of the Baltic sea. *Clim. Res.* 48, 31–55. <https://doi.org/10.3354/cr00968>
- Meier, H.E.M., Hordoir, R., Andersson, H.C., Dieterich, C., Eilola, K., Gustafsson, B.G., Höglund, A., Schimanke, S., 2012. Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961-2099. *Clim. Dyn.* 39, 2421–2441. <https://doi.org/10.1007/s00382-012-1339-7>
- Moksnes, P., Gullström, M., Tryman, K., Baden, S., 2008. Trophic cascades in a temperate seagrass community. *Oikos* 117, 763–777. <https://doi.org/10.1111/j.2008.0030-1299.16521.x>
- Myers, R. a, Worm, B., 2003. Rapid worldwide depletion of predatory fish communities. *Nature* 423, 280–3. <https://doi.org/10.1038/nature01610>
- Nagelkerken, I., Connell, S.D., 2022. Ocean acidification drives global reshuffling of ecological communities. *Glob. Chang. Biol.* 28, 7038–7048. <https://doi.org/10.1111/gcb.16410>
- Nagelkerken, I., Connell, S.D., 2015. Global alteration of ocean ecosystem functioning due to increasing human CO₂ emissions. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 2015, 201510856. <https://doi.org/10.1073/pnas.1510856112>

- Nagelkerken, I., Russell, B.D., Gillanders, B.M., Connell, S.D., 2015. Ocean acidification alters fish populations indirectly through habitat modification. *Nat. Clim. Chang.* 6, 89–93. <https://doi.org/10.1038/NCLIMATE2757>
- Nedreaas, K., Aglen, A., Gjøsæter, J., Jørstad, K., Knutsen, H., Smedstad, O., Svåsand, T., Ågotnes, P., 2008. Kysttorskforvaltning på Vestlandet og langs Skagerrakkysten.
- Nissling, A., Westin, L., Hjerne, O., 2002. Reproductive success in relation to salinity for three flatfish species, dab (*Limanda limanda*), plaice (*Pleuronectes platessa*), and flounder (*Pleuronectes flesus*), in the brackish water Baltic sea. *ICES J. Mar. Sci.* 59, 93–108. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2001.1134>
- Ocean Acidification International Coordination Centre (OA-ICC) [WWW Document], 2023. URL <https://www.iaea.org/services/oa-icc>
- Olin, A.B., Olsson, J., Eklöf, J.S., Eriksson, B.K., Kaljuste, O., Briekmane, L., Bergström, U., 2022. Increases of opportunistic species in response to ecosystem change: The case of the Baltic Sea three-spined stickleback. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 1419–1434. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac073>
- Oliver, E.C.J., Donat, M.G., Burrows, M.T., Moore, P.J., Smale, D.A., Alexander, L. V., Benthuyssen, J.A., Feng, M., Sen Gupta, A., Hobday, A.J., Holbrook, N.J., Perkins-Kirkpatrick, S.E., Scannell, H.A., Straub, S.C., Wernberg, T., 2018. Longer and more frequent marine heatwaves over the past century. *Nat. Commun.* 9. <https://doi.org/10.1038/s41467-018-03732-9>
- Orio, A., 2019. Understanding the spatiotemporal dynamics of demersal fish species in the Baltic Sea. <https://res.slu.se/id/publ/98445>
- Overton, K., Barrett, L.T., Oppedal, F., Kristiansen, T.S., Dempster, T., 2020. Sea lice removal by cleaner fish in salmon aquaculture: a review of the evidence base. *Aquac. Environ. Interact.* 12, 31–44. <https://doi.org/10.3354/aei00345>
- Perry, D., Staveley, T., Deyanova, D., Baden, S., Dupont, S., Hernroth, B., Wood, H., Björk, M., Gullström, M., 2019. Global environmental changes negatively impact temperate seagrass ecosystems. *Ecosphere* 10, e02986. <https://doi.org/10.1002/ecs2.2986>
- Perry, D., Staveley, T.A.B., Gullström, M., 2018a. Habitat Connectivity of Fish in Temperate Shallow-Water Seascapes. *Front. Mar. Sci.* 4, 1–12. <https://doi.org/10.3389/fmars.2017.00440>
- Perry, D., Staveley, T.A.B., Hammar, L., Meyers, A., Lindborg, R., Gullström, M., 2018b. Temperate fish community variation over seasons in relation to large-scale geographic seascape variables. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 75, 1723–1732. <https://doi.org/10.1139/cjfas-2017-0032>
- Perry, D., Tamarit, E., Morgenroth, D., Gräns, A., Sturve, J., Gullström, M., Thor, P., Wennhage, H., 2024a. The heat is on : sensitivity of goldsinny wrasse to global climate change. *Conserv. Physiol.* 12, 1–15. <https://doi.org/10.1093/conphys/coae068>
- Perry, D., Tamarit, E., Sundell, E., Axelsson, M., Bergman, S., Gräns, A., Gullström, M., Sturve, J., Wennhage, H., 2024b. Physiological responses of Atlantic cod to climate change indicate that coastal ecotypes may be better adapted to tolerate ocean stressors. *Sci. Rep.* 14, 1–17. <https://doi.org/10.1038/s41598-024-62700-0>

- Philippart, C.J.M., Anadón, R., Danovaro, R., Dippner, J.W., Drinkwater, K.F., Hawkins, S.J., Oguz, T., O'Sullivan, G., Reid, P.C., 2011. Impacts of climate change on European marine ecosystems: Observations, expectations and indicators. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 400, 52–69. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.023>
- Pihl, L., Rosenberg, R., 1982. Production, abundance, and biomass of mobile epibenthic marine fauna in shallow waters, western Sweden. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 57, 273–301. [https://doi.org/10.1016/0022-0981\(82\)90197-6](https://doi.org/10.1016/0022-0981(82)90197-6)
- Pihl, L., Wennhage, H., 2002. Structure and diversity of fish assemblages on rocky and soft bottom shores on the Swedish west coast. *J. Fish Biol.* 61, 148–166. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2074>
- Plambech, M., Van Deurs, M., Steffensen, J.F., Tirsgaard, B., Behrens, J.W., 2013. Excess post-hypoxic oxygen consumption in Atlantic cod *Gadus morhua*. *J. Fish Biol.* 83, 396–403. <https://doi.org/10.1111/jfb.12171>
- Pörtner, H.O., Bock, C., Mark, F.C., 2017. Oxygen- and capacity-limited thermal tolerance: bridging ecology and physiology. *J. Exp. Biol.* 220, 2685–2696. <https://doi.org/10.1242/jeb.134585>
- Ratajczak, Z., Carpenter, S.R., Ives, A.R., Kucharik, C.J., Ramiadantsoa, T., Stegner, M.A., Williams, J.W., Zhang, J., Turner, M.G., 2018. Abrupt Change in Ecological Systems: Inference and Diagnosis. *Trends Ecol. Evol.* 33, 513–526. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2018.04.013>
- Rocha, J.C., Peterson, G.D., Biggs, R., 2015. Regime shifts in the anthropocene: Drivers, risks, and resilience. *PLoS One* 10, 1–16. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134639>
- Seitz, R.D., Wennhage, H., Bergström, U., Lipcius, R.N., Ysebaert, T., 2014. Ecological value of coastal habitats for commercially and ecologically important species. *ICES J. Mar. Sci.* 71, 648–665. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fst152>
- Sköld, M., Börjesson, P., Wennhage, H., Hjelm, J., Lövgren, J., Ringdahl, K., 2022. A no-take zone and partially protected areas are not enough to save the Kattegat cod, but enhance biomass and abundance of the local fish assemblage. *ICES J. Mar. Sci.* 79, 2231–2246. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsac152>
- Sodeland, M., Jentoft, S., Jorde, P.E., Mattingsdal, M., Albretsen, J., Kleiven, A.R., Synnes, A.E.W., Espeland, S.H., Olsen, E.M., Andrè, C., Stenseth, N.C., Knutsen, H., 2022. Stabilizing selection on Atlantic cod supergenes through a millennium of extensive exploitation. *Proc. Natl. Acad. Sci. U. S. A.* 119. <https://doi.org/10.1073/pnas.2114904119>
- Sodeland, M., Jorde, P.E., Lien, S., Jentoft, S., Berg, P.R., Grove, H., Kent, M.P., Arnyasi, M., Olsen, E.M., Knutsen, H., 2016. “Islands of Divergence” in the Atlantic cod genome represent polymorphic chromosomal rearrangements. *Genome Biol. Evol.* 8, 1012–1022. <https://doi.org/10.1093/gbe/evw057>
- Spillman, C.M., Smith, G.A., Hobday, A.J., Hartog, J.R., 2021. Onset and Decline Rates of Marine Heatwaves: Global Trends, Seasonal Forecasts and Marine Management. *Front. Clim.* 3, 1–13. <https://doi.org/10.3389/fclim.2021.801217>

- Stål, J., Pihl, L., Wennhage, H., 2007. Food utilisation by coastal fish assemblages in rocky and soft bottoms on the Swedish west coast: Inference for identification of essential fish habitats. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71, 593–607. <https://doi.org/10.1016/j.ecss.2006.09.008>
- Staveley, T.A.B., Jacoby, D.M.P., Perry, D., van der Meijs, F., Lagenfelt, I., Cremle, M., Gullström, M., 2019. Sea surface temperature dictates movement and habitat connectivity of Atlantic cod in a coastal fjord system. *Ecol. Evol.* 1–11. <https://doi.org/10.1002/ece3.5453>
- Staveley, T.A.B., Perry, D., Lindborg, R., Gullström, M., 2017. Seascape structure and complexity influence temperate seagrass fish assemblage composition. *Ecography (Cop.)*. 40, 936–946. <https://doi.org/10.1111/ecog.02745>
- Stephensen, E., Sturve, J., Förlin, L., 2002. Effects of redox cycling compounds on glutathione content and activity of glutathione-related enzymes in rainbow trout liver. *Comp. Biochem. Physiol. C* 133, 435–442. [https://doi.org/10.1016/S1532-0456\(02\)00129-1](https://doi.org/10.1016/S1532-0456(02)00129-1)
- Stuart, L., Lutebacher, J., Paterson, L., Devillier, R., Gastonguay, S., 2022. United in Science 2022: A multi-origination high-level compilation of the most recent science related to climate change, impacts and responses. <https://library.wmo.int/idurl/4/58075>
- Sturve, J., Hasselberg, L., Fälth, H., Celander, M., Förlin, L., 2006. Effects of North Sea oil and alkylphenols on biomarker responses in juvenile Atlantic cod (*Gadus morhua*). *Aquat. Toxicol.* 78, 73–78. <https://doi.org/10.1016/j.aquatox.2006.02.019>
- 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 J. Mar. Sci.* 60, 32–37. <https://doi.org/10.1006/jmsc.2002.1330>
- Svensson, F., Svenson, A., Jacobsson, P., Hentati-sundberg, J., Wennhage, H., 2019. Rapport för 2018 års kusttrålundersökning av kustnära fiskbestånd längs den svenska västkusten. Lysekil. <https://res.slu.se/id/publ/100166>
- Thor, P., Olsson, K., Wennhage, H., Lundström, K., Sköld, M., Belgrano, A., Åhlund, M., Uddén, J., Tomczak, M., Magnusson, K., Svensson, F., 2023. Marina miljön i 8+ fjordar – nuvarande kunskap om ekosystemet och de mänskliga belastningarna. Lysekil. <https://doi.org/https://doi.org/10.54612/a.utn1p1g09m>
- Ustup, D., Müller-Karulis, B., Bergstrom, U., Makarchouk, A., Sics, I., 2013. The influence of environmental conditions on early life stages of flounder (*Platichthys flesus*) in the central Baltic Sea. *J. Sea Res.* 75, 77–84. <https://doi.org/10.1016/j.seares.2012.05.001>
- Vallin, L., Nissling, A., Westin, L., 1999. Potential factors influencing reproductive success of Baltic cod, *Gadus morhua*: A review. *Ambio* 28, 92–99. <https://doi.org/10.2307/4314854>
- Vitale, F., Börjesson, P., Svedäng, H., Casini, M., 2008. The spatial distribution of cod (*Gadus morhua* L.) spawning grounds in the Kattegat, eastern North Sea. *Fish. Res.* 90, 36–44. <https://doi.org/10.1016/j.fishres.2007.09.023>

- Vuorinen, I., Hänninen, J., Rajasilta, M., Laine, P., Eklund, J., Montesino-Pouzols, F., Corona, F., Junker, K., Meier, H.E.M., Dippner, J.W., 2015. Scenario simulations of future salinity and ecological consequences in the Baltic Sea and adjacent North Sea areas-implications for environmental monitoring. *Ecol. Indic.* 50, 196–205. <https://doi.org/10.1016/j.ecolind.2014.10.019>
- Wählström, I., Hammar, L., Hume, D., Pålsson, J., Almroth-Rosell, E., Dieterich, C., Arneborg, L., Gröger, M., Mattsson, M., Zillén Snowball, L., Kågesten, G., Törnqvist, O., Breviere, E., Brunnabend, S., Jonsson, P.R., 2022. Projected climate change impact on a coastal sea-as significant as all current pressures combined. *Glob. Chang. Biol.* <https://doi.org/10.1111/gcb.16312>
- Wennhage, H., Naddafi, R., Mustamäki, N., Orio, A., Bergström, L., Sköld, M., Bergenius, M., Valentinsson, D., Olsson, J., 2021. Påverkansanalys fisk – till åtgärdsprogram för havsmiljön. Aqua reports 2021:22. Lysekil. <https://res.slu.se/id/publ/114953>
- Wennhage, H., Pihl, L., 2002. Fish feeding guilds in shallow rocky and soft bottom areas on the Swedish west coast. *J. Fish Biol.* 61, 207–228. <https://doi.org/10.1006/jfbi.2002.2078>
- Wernberg, T., Russell, B.D., Moore, P.J., Ling, S.D., Smale, D.A., Campbell, A., Coleman, M.A., Steinberg, P.D., Kendrick, G.A., Connell, S.D., 2011. Impacts of climate change in a global hotspot for temperate marine biodiversity and ocean warming. *J. Exp. Mar. Bio. Ecol.* 400, 7–16. <https://doi.org/10.1016/j.jembe.2011.02.021>
- Wernberg, T., Smale, D.A., Frölicher, T.L., Smith, A.J.P., 2021. ScienceBrief Review: Climate change increases marine heatwaves harming marine ecosystems. *Crit. Issues Clim. Chang. Sci.* 4.
- Woodson, C.B., Micheli, F., Boch, C., Al-Najjar, M., Espinoza, A., Hernandez, A., Vázquez-Vera, L., Saenz-Arroyo, A., Monismith, S.G., Torre, J., 2019. Harnessing marine microclimates for climate change adaptation and marine conservation. *Conserv. Lett.* 12, 1–9. <https://doi.org/10.1111/conl.12609>
- Zemeckis, D.R., Liu, C., Cowles, G.W., Dean, M.J., Hoffman, W.S., Martins, D., Cadrin, S.X., 2017. Seasonal movements and connectivity of an Atlantic cod (*Gadus morhua*) spawning component in the western Gulf of Maine. *ICES J. Mar. Sci.* 74, 1780–1796. <https://doi.org/10.1093/icesjms/fsw190>

8. Publikationer och data

- Perry, D., Tamarit, E., Sundell, E., Axelsson, M., Bergman, S., Gräns, A., Gullström, M., Sturve, J., Wennhage, H. (2024) Physiological responses of Atlantic cod to climate change indicate that coastal ecotypes may be better adapted to tolerate ocean stressors. *Scientific Reports* 14, 12896.
- Perry, D., Tamarit, E., Morgenroth, D., Gräns, A., Sturve, J., Gullström, M., Thor, P., Wennhage, H. (2024) The heat is on: sensitivity of goldsinny wrasse to global climate change. *Conservation Physiology* 12, coae068.
- Perry, D., Gullström, M. (2024) Vad händer med våra kustmiljöer när klimatet förändras? *Havsutsikt* (accepterad artikel).
- A short interview about the project: SLU Future Food ”Mat och klimat hör ihop”: <https://www.youtube.com/watch?v=82IIR8bARC8&t=1s>

Rapporten uttrycker nödvändigtvis inte Naturvårdsverkets ställningstagande. Författaren svarar själv för innehållet och anges vid referens till rapporten.

Kustfiskens känslighet för samverkande stressfaktorer från klimatförändring

Projekt syftade till att öka förståelsen för fysiologiska effekter av kumulativ miljöpåverkan på fisk i det kustnära havslandskapet där flera stressfaktorer samverkar. I experiment exponerades torsk och stensnultra för uppvärmning, havsförsurning och utsötning, samt för kombinationer av alla tre stressfaktorerna. Resultaten för torsk visade att exponering för enstaka stressfaktorer hade varierande effekter, medan exponering för flera stressfaktorer gav förhöjd stressrespons. Nordsjöekotypen av torsk visade en ökat stressrespons jämfört med kustekotypen. För stensnultra visade resultaten att arten är extremt känslig för en miljö med flera stressfaktorer. Denna information är viktig för arbetet med bevarande av kustnära marina miljöer och för förvaltning av arter som fiskas i kustnära ekosystem.

Projektet har finansierats med medel från Naturvårdsverkets miljöforskningsanslag som finansierar forskning till stöd för Naturvårdsverkets och Havs- och vattenmyndighetens kunskapsbehov.



Havs
och Vatten
myndigheten