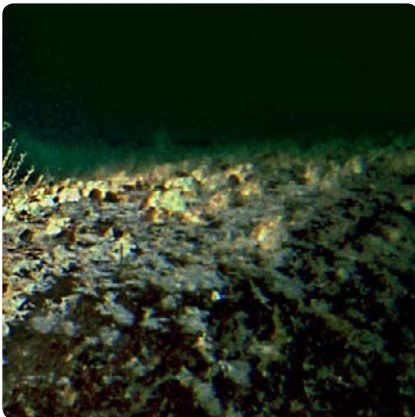


Hårt substrat i marin miljö

En litteraturöversikt

TORLEIF MALM

RAPPORT 6466 • DECEMBER 2012



Hårt substrat i marin miljö En litteraturöversikt

Torleif Malm

Stockholms Universitet – Stockholms marina forskningscenter

NATURVÅRDSVERKET

Beställningar

Ordertel: 08-505 933 40

Orderfax: 08-505 933 99

E-post: natur@cm.se

Postadress: Arkitektkopia AB, Box 110 93, 161 11 Bromma

Internet: www.naturvardsverket.se/publikationer

Naturvårdsverket

Tel: 010-698 10 00, fax: 010-698 10 99

E-post: registrator@naturvardsverket.se

Postadress: Naturvårdsverket, SE-106 48 Stockholm

Internet: www.naturvardsverket.se

ISBN 978-91-620-6466-2

ISSN 0282-7298

© Naturvårdsverket 2012

Tryck: Arkitektkopia AB, Bromma 2012

Omslagsfoto: Inge Lennmark, Naturfotograferna



Förord

Behovet av kunskap om hur vindkraft påverkar människor och landskap, marin miljö, fåglar, fladdermöss och andra däggdjur är stort. I tidigare studier av vindkraftsanläggningars miljöpåverkan har det saknats en helhetsbild av de samlade effekterna. Det har varit en brist vid planeringen av nya vindkrafts-etableringar.

Kunskapsprogrammet Vindval är ett samarbetsprogram mellan Energimyndigheten och Naturvårdsverket med uppgiften att ta fram och sprida vetenskapligt baserade fakta om vindkraftens effekter på människa, natur och miljö. Vindvals mandat sträcker sig fram till 2013.

Programmet omfattar omkring 30 enskilda projekt och fyra så kallade syntesarbeten. I syntesarbetena sammanställer och bedömer experter de samlade forskningsresultaten och erfarenheterna av vindkraftens effekter inom fyra olika områden – människor, fåglar och fladdermöss, marint liv och däggdjur. Resultaten från Vindvals forskningsprojekt och syntesarbeten ska ge underlag för miljökonsekvensbeskrivningar och planerings- och tillståndsprocesser i samband med etablering av vindkraftsanläggningar.

För att säkra hög kvalitet på redovisade rapporter ställer Vindval höga krav vid granskning av och beslut om forskningsansökningar, och för att godkänna rapportering och publicering av forskningsprojektens resultat.

Den här rapporten har skrivits av Torleif Malm vid Stockholms Universitet. Skribenten svarar själv för innehållet.

Vindval i december 2012.

Innehåll

SAMMANFATTNING	7
ENGLISH SUMMARY	9
1 INLEDNING	11
2 VIDHÄFTNING	13
3 STÖRNING OCH SUCCESSION	14
4 RELIEF OCH STRUKTUR	15
4.1 Bottenfällning och habitatval	15
4.2 Överlevnad och selektion	16
4.2.1 Topografi och vattenrörelser	16
4.2.2 Substratets lutning	17
4.2.3 Herbivori	18
4.2.4 Konkurrens	19
4.3 Blockmiljö	21
5 KEMISKA INTERAKTIONER	23
5.1 Interaktioner med biofilmen	23
5.2 Vidhäftning och överlevnad	24
5.3 Effekter på samhällsnivå	24
6 SUBSTRATETS FÄRG	26
7 GENERELLA SLUTSATSER	27
8 FÖRHÅLLANDEN I SVENSKA KUSTOMRÅDEN	28
9 TACKORD	29
10 LITTERATUR	30
ORDLISTA	42

Sammanfattning

Denna rapport sammanfattar den litteratur som diskuterar hårda substrats betydelse för de bottenlevande samhällena. Marina vindkraftverk uppförs för närvarande i tusentals längs västra och norra Europas kuster. Det väcker berättigade frågor om vilka effekter detta kan ha på den marina miljön. Den så kallade reveffekten har i sammanhanget blivit mycket uppmärksammas. Med detta begrepp avses en lokal ansamling av fisk, ryggradslösa djur och alger på och runt fundamenten och deras erosionskydd. Det är dock ur strikt vetenskaplig synvinkel felaktigt att tala om reveffekten som positiv eller negativ som sådan. Om reveffekten ger en lokal ökning av den biologiska mångfalden i artfattiga men unika habitat kan den vara negativ men om den skyddar hotade arter, exempelvis hårt beskattade bestånd av fisk och skaldjur är den positiv. En artificiell struktur kan också vara en inkörsport för nya främmande arter som kan påverka samhällen och system över stora områden. Effekten av en artificiell struktur som ett vindkraftsfundament bör därför bedömas från fall till fall utifrån de miljöförhållanden som råder på platsen. Vindkraftverkens fundament består av betong eller stål och betong och de kan olika lutning och orientering. Substratets egenskaper kan ha betydelse för larvers och sporer chans att hitta en lämplig plats att sätta sig fast och överleva. Störst betydelse verkar substratet ha vid primär succession, det vill säga när en större yta nykoloniserar efter en störning. Larver och sporer sprids med vågor och strömmar. I det tunna gränslagret mot klippan där vattenrörelserna är små kan förmågan att simma ha betydelse för valet att etableringsplats. Särskilt larver söker sig till gropar i storleksordningen 1–10 millimeter. Algsporer som ofta saknar simförmåga kan i stället reglera sin klibbighet och avvägning och på det viset hitta lämpliga miljöer att etablera sig i. Även algsporer föredrar en räfflad struktur men den optimala reliefen beror på den enskilda arten och storleken på dess sporer. Överlevnaden hos vuxna organismer kan påverkas av klippas topografi. Vågkrafterna är ofta svagare i sprickor och detta gynnar överlevnaden av både fastsittande djur, fleråriga stora alger och betare. Substratets lutning har stor betydelse för vilket samhälle som etableras. Vågornas kraft är större på en vertikal jämfört med en horisontal yta och de olika organismerna växer därför djupare på en vertikal yta jämfört med en horisontal. Vertikala ytor är oftast djurdominerade medan alger förhärskar på horisontala ytor. På stenrev är störningsfrekvensen stor. Under stormar välts och snurrar blocken vilket framförallt påverkar stora och fleråriga organismer negativt. Den biologiska mångfalden är störst på medelstora block. På små block hinner bara efemära arter etablera sig mellan störningstillfällena medan störningsfrekvensen på de största blocken är låg och samhällena där liknar den fasta klippan som domineras av konkurrenskraftiga, fleråriga arter. Klippans mineralsammansättning verkar ha liten betydelse för etableringen av alger och djur i marin miljö. Biofilmen av mikroorganismer som alltid etableras före de makroskopiska organismerna tycks utjämna skillnader mellan substrat olika kemisk sammansättning. Mineralsammansättningens betydelse för

överlevnaden av vuxna organismer är också dåligt utforskad. Borrande organismer, organismer som etsar substratet med kemikalier eller penetrerar berget med rizoider tycks vara mer framgångsrika på kalkberggrund jämför med en sur berggrund som granit. Substratets färg har betydelse för etableringen av vissa djur men responsen varierar mycket mellan olika arter.

English summary

Thousands of offshore wind turbines are currently constructed along the western and northern coasts of Europe. This raises legitimate questions about the environmental impact this massive expansion may have on the marine environment. From a strictly scientific point of view, it is wrong to generalize the reef effect as positive or negative. If the artificial reef causes a local increase in biodiversity in species-poor but unique habitats can be described as negative but if the reef protects endangered species, such as depleted stocks of fish and shellfish, it can be positive. An artificial structure may also be a gateway for new invasive species that can affect communities and systems over large areas. The effect of an artificial structure like a wind mill foundation should therefore be assessed case by case, based on the environmental conditions at the site. Wind turbine foundations are constructed of concrete or steel and natural stones and surfaces can have different inclination and orientation. This report is an attempt to examine the different substrate's impact on the benthic communities. Due to the strong wave forces on rocky shores many animals and algae are tightly bound to the substrate with glue or cement-like compounds. Most organisms have juvenile planktonic life stages and the properties of the substrate may be important for the opportunity of larvae and spores to find a suitable place to settle down and survive. The substrate seems to be most important through primary succession, that is, when a large area is recolonized after disturbance. Waves and currents spread larvae and spores. In the thin boundary layer close to the rock surface where the water movements is slow, the ability to swim may influence the establishment. In particular, larvae seek out pits in the range of 1–10 mm. Algal spores, which often lack swimming capability, may instead regulate their stickiness and buoyance in response to suitable microhabitats. Algal spores prefer a rough texture, and the optimal relief for algae depends on the particular species and the size of its spores. Survival of adult organisms may be affected by the topography. Wave forces are often weaker in cracks and such structures may enhance the survival of sessile animals, large perennial algae and mobile grazers. The power of the waves are higher on vertical surfaces than on horizontal surfaces and the different organisms consequently grow deeper on vertical shores compared with horizontal shores. Animals often dominate vertical surfaces while algae prevail on horizontal surfaces. The frequency of disturbance on boulder shores is large. The blocks are turned around during storms, which negatively affect large and perennial organisms. The biodiversity is highest on medium-sized blocks. On small boulders only ephemeral species have time to become established between the disturbance occasions while the disturbance frequency on the largest block is low and the communities there are similar to the solid rock with dominance by competitive and perennial species. The mineral composition appears to have little impact on the establishment of algae and animals in the marine environment. The biofilm of microorganisms that always become established before the macroscopic organisms seem to even out the differences

between materials with different chemical composition. The importance of the mineral composition for the survival of adult organisms is also poorly explored. Boring organisms, organisms that etches the rock with chemicals or penetrates the rock with rhizoid threads seems to be more successful on limestone bedrock compared with acidic bedrock such as granite. Substrate colour may have significance for the establishment of certain animal species but the response varies a lot between different species.

1 Inledning

Vind är en uteslutande energikälla där utvinningen ger mycket små utsläpp av växthusgaser och andra miljöstörande ämnen (Martínez m.fl. 2009). Som en följd av klimatkrisen och ökande energipriser pågår i framförallt Västeuropa en omfattande uppbyggnad av vindkraften både på land och till havs. Även utanför USAs ostkust och i nordöstra Kina finns stora planer på marina vindkraftsparker.

Enligt Global Offshore Wind Farms Database (2011) finns idag nästan 500 vindkraftverk bara i brittiska kustvatten och ytterligare 500 har tillstånd för eller är under konstruktion. Nästan alla Västeuropeiska länder från Frankrike till Finland har utbyggnadsplaner. Sverige kan i sammanhanget sägas utgöra ett undantag där låga energipriser hittills gjort utbyggnaden till havs olönsam. Det finns i landet idag en vindkraftspark till havs, Lillgrund i Öresund med 48 verk, samt enstaka verk i Kalmarsund och utanför Gotlands sydvästkust. Det är dock troligt att den ökande integreringen av det nordiska elnätet med det europeiska på sikt kommer att medföra ökande energipriser i Sverige och därmed ökad lönsamhet för marina projekt längs hela Sveriges kust inklusive de marina utsjöbankarna.

Utbyggnaden av vindkraften till havs i framförallt Nordsjön är så omfattande att den kan sägas utgöra en industrialisering av havslandskapet med fasta installationer på ett sätt som vi tidigare saknar erfarenhet av från Europeiska vatten. Försök har gjorts att identifiera tänkbara miljöproblem som kan uppstå med buller, sedimentation, elektromagnetiska fält och effekter på fåglar (Wilhelmsson, m.fl. 2010). Den så kallade reveffekten lyftes tidigt fram av vindkraftsindustrin som en positiv effekt av marin vindkraft. Med reveffekt menar man då att olika fastsittande organismer, både djur och växter, koloniserar fundamenten och därigenom attraheras större kräftdjur, fisk och marina däggdjur till verkens närhet och till vindkraftsparken i stort (Wilhelmsson, m.fl. 2010).

Det är dock ur strikt vetenskaplig synvinkel felaktigt att tala om reveffekten som positiv och negativ som sådan. Om reveffekten ger en lokal ökning av den biologiska mångfalden i artfattiga men unika habitat kan den vara negativ men om den skyddar hotade arter, exempelvis hårt beskattade bestånd av fisk och skaldjur kan den vara positiv. För en utförlig diskussion i ämnet se Angermeier (1994). En artificiell struktur kan också vara en inkörsport för nya främmande arter som kan påverka samhällen och system över stora områden. Effekten av en artificiell struktur som ett vindkraftsfundament bör därför bedömas från fall till fall utifrån de miljöförhållanden som råder på platsen.

I diskussionen om vindkraftverk och reveffekter är det viktigt att påpeka att turbintornens fundament täcker en obetydlig del av en vindkraftsparks totala bottenyta (Hammar 2008). Vid Lillgrund vindkraftspark i Södra Öresund, som omfattar cirka 4,5 km², blir till det totala tillskottet av nytt hårt substrat cirka 0,1 procent av parkens yta (Malm och Engkvist 2011). På Lillgrund står dessutom kraftverken ovanligt tätt, med ca 400 meters avstånd. I nya parker i Nordsjön har avståndet mellan verken ökat till närmare 1 km.

Detta medför att även om biomassorna av filtrerande organismer ofta är signifikant högre på fundament jämfört med på omgivande naturliga bottnar (Wilhelmsson och Malm 2008, Malm och Engkvist 2011) så blir det totala tillskottet av filtrerande organismer i en vindkraftspark mycket litet. Ur ekologisk synvinkel är därför tillskottet av hårt substrat i en vindkraftspark knappast den viktigaste påverkan en park kan ha.

Vindkraftsfundamentens konstruktion spelar stor roll för vilka organismer som kan kolonisera strukturerna. Fundamentens exakta utformning varierar från objekt till objekt men i huvudsak används två typer av fundament, monopiles av stål och gravitationsfundament av betong. Monopiles är den vanligaste fundamenttypen i Västeuropa och används på bottnar ned till 20 meter djup. Fundamentet utgörs av ett vertikalt stålrör som slås eller borraras ned i botten. Monopile användas på stenblandad botten och på sand eller fast lera. Rören kan vara målade med rostskyddsfärg eller vara omålade. Giftiga båtbottnfärger används enligt muntliga uppgifter inte men de exakta färgtyperna har varit svåra att belägga. Erosionsskydd i form av sten eller betong runt monopilefundamentet används sällan (SGS 2005).

Gravitationsfundament av betong används i grunda områden ned till ungefär 10 meters djup på bottnar med klippa eller mycket block. Fundamentet är i huvudsak vertikalt precis som monopilen men sluttande eller horisontala ytor kan också förekomma (SGS 2005). Konstruktioner av betong i marin miljö gjuts ofta mot en dränerande textil för att ge dem en slät, hård yta. För att ytterligare skydda mot vatten och saltintrång är det också vanligt att behandla ytan med silikon som binder kemiskt till betongen. Den glasartade yta som erhålls förhindrar effektivt etableringen av många fastsittande organismer (Fletcher m.fl, 1985; Callow, 1989). Om detta är ett standardförfarande vid tillverkningen av gravitationsfundament har dock inte gått att belägga. Gravitationsfundament kan därför ha väldigt variabla egenskaper som substrat för marina organismer beroende på tillverkningsmetod. Gravitationsfundament omges ofta av ett flera meter tjockt lager sprängsten som erosionsskydd.

Vindkraftsfundamentens miljöpåverkan från konstruktion till demontering har tidigare behandlats i en bred och mycket uttömmande litteratursammanställning. (Hammar m.fl. 2008). Denna litteratursammanställning är ett försök att fördjupa en del av diskussionen från Hammar m.fl. (2008). Rapporten diskuterar samspelet mellan organismsamhällena och substratets fysiska och kemiska struktur. Huvuddelen av exemplen är hämtade från tidvattenzoner och grunda infralittora områden längs tempererade och arktiska kuster inklusive Östersjön. Exempel från tropiska hav och korallrev liksom från sötvattensmiljöer har mestadels utelämnats. Diskussionen i artikeln utgår mestadels från naturliga livsmiljöer men vi gör också jämförelser med konstgjorda strukturer som till exempel vindkraftverk, broar, och vallar och andra strukturer som är uppbyggda av sten, betong och stål. Problematiken med påväxt på båtar och fartyg berörs inte.

2 Vidhäftning

Klippsträndernas naturliga samhällen domineras av alg- och djurarter som lever större delen av sina liv hårt knutna till substratet (Connel 1972). Organismer som specifikt är knutna till stenmaterial kallas Lithobionter. Dessa arter benämns ”sclerobionter” enligt Taylor och Wilson (2002). En individ på en klippstrand löper stor risk att bli bortspolad av de starka vågkrafterna (Denny 1985) och sclerobionter har därför utvecklat ett stort antal olika strategier för att undvika detta. Många rörliga mollusker som till exempel skålnäckor (*Patella* sp.) fäster sig vid substratet med hjälp av starka sugande muskler (Bandyopadhyay m.fl. 2008) och ett limliknande sekret som har olika vidhäftande förmåga beroende på om djuret vilar eller födosöker (Smith m.fl. 1999). De musslor (bivalvia) som lever på klippstränder limmar fast sig vid underlaget med hjälp av starka trådar (Carrington och Gosline 2004). En stor fördel med att använda organiska lim är att det är relativt lätt för djuret att lösa upp fästet och förflytta sig om miljön blir ogynnsam (Kobak m.fl. 2009).

De flesta arter av havstulpaner använder sig av ett cementliknande material för att fästa sig vid underlaget (Khandeparker och Anil 2007). Detta material är det hårdaste man känner till i den marina miljön och därför svårt att lösa upp (Abbot 1990). Organismer som använder denna typ av cementliknande vidhäftningsmaterial kan därför inte själva förflytta sig efter bottenfällningen och etableringen (Waterman och Chace 1960) men de har en viss förmåga att återetablera sig om de slits loss från underlaget av yttre krafter (Rittschof m.fl. 2008). Cement definieras av Bromley och Heinberg (2006) som ett material innehållande mineral, oftast kalciumkarbonat, medan ett lim endast består av organiska molekyler.

Makroalger använder både organiska limmer och cement för att fästa sig vid underlaget (Vreeland m.fl. 1998) och någon förmåga till förflyttning och återetablering är inte känd. Fleråriga stora brunalger har förmåga att penetrera ett mineralogent underlag med rizoider och förändra detta kemiskt genom så kallad etsning (Morrison m.fl. 2004) Vidhäftningen av stora alger kan ibland vara så stark att delar av klippan som algen är fast vid bryts loss när algen slits från klippan under en storm (Bromley och Heinberg 2006).

Att kemiskt förändra eller bryta ned klippan för att göra en fördjupning som förbättrar vidhäftningen förekommer också inom många skilda organismgrupper som foraminiferer, gastropoder, balanider och bryozoer (Bromley och Heinberg 2006 och referenser i detta arbete).

3 Störning och succession

Litobionter kan förändras fysiologiskt (Lesser m.fl. 2010) och/ eller beteendemässigt (Rilov m.fl. 2004) som ett svar på ganska små förändringar i miljön och varierar därför mycket i utbredning och täthet (Underwood och Chapman 2000, Munroe och Noda 2010). En specifik art är ofta knuten till en viss typisk livsmiljö. Dessa specifika mikrohabitat (Dobretsov och Wahl 2001) antas kunna erbjuda skydd och resurser (Raffaelli och Hughes 1978, Duffy och Hay 1991).

Litobionter börjar sina livscyklar med mikroskopiska och oftast planktoniska faser som kan vara i dagar eller veckor. När deras sporer eller larver bottenfaller är det nödvändigt för dem att hitta lämpliga ytor för att kunna överleva, växa och uppnå reproduktiv ålder (Herbert och Hawkins 2006). Vad som ytterst är en lämplig yta beror på karaktärer hos de enskilda arterna och varierar därför avsevärt (Hadfield 1986).

Störningar i littorala hårbottensamhällen som ger öppna ytor för nyrekrytering av litobionter sker frekvent. En omfattande litteratur beskriver effekterna på samhällsstrukturen av fysiska (McCook och Chapman 1993), biologiska (Scheibling m.fl. 1999) och antropogena störningar (Lehtinen 1988). Störningar som är så stora att de eliminerar eller förändrar samhällen över större områden (< 1 kilometer) är relativt ovanliga men kan ske vid till exempel jordskred (Konar och Roberts 1996), jordbävningar (Castilla m.fl. 2010) eller större vulkanutbrott (Jewett m.fl. 2010). Många studier beskriver frekventa men mindre omfattande störningar som skapar ett varierat landskap med ytor i olika successionsstadier (Berlow 1997 Bertocci m.fl. 2005).

Efter en större störning som eliminerar en stor del av samhället i ett område kan den efterföljande successionen vara primär, det vill säga starta från en fullständigt tom yta som är så stor att etableringen kan ske utan interaktioner med andra arter. Primär succession äger också rum på olika artificiella konstruktioner som sänks ned i havet vid etableringen av till exempel broar, vallar och vindkraftverk (Glasby och Connell 1999). Det verkar framförallt vara vid initieringen av en primär succession som abiotiska faktorer är viktiga för vilka organismer som etablerar sig i ett givet område (Cifuentes m.fl. 2010). Substratets ytegenskaper (textur, mineralsammansättning och färg) är sådana faktorer. Vid sekundär succession det vill säga när en viss del av det tidigare samhället överlevt störningen (Connell och Slatyer 1977) verkar interaktioner med andra organismer ha större betydelse för bottenfällande larver och algsporer etableringsframgång (Chabot och Bourget 1988, Campana m.fl. 2009) än substratens egenskaper. Kvarvarande organismer kan främja eller förhindra nykolonisation men ibland kan påtagliga effekter av andra organismer vara svåra att upptäcka (Bertness m.fl. 1999 Barnes m.fl. 2010).

4 Relief och struktur

Klippor och stenrev är topografiskt komplexa allt från bergarternas kristallmönster till stora geomorfologiska strukturer som öar vikar och sund (Archambault och Bourget 1996, McKindsey och Bourget 2001, Wilding m.fl. 2010). Olika miljövariabler med förmåga att strukturera de naturliga samhällena som temperatur ljus, fuktighet och påverkan av vågor varierar mycket beroende på topografin (Helmuth och Hofmann 2001, Denny m.fl. 2003, O'Donnell 2008).

4.1 Bottenfällning och habitatval

Sporer eller larver hos organismer som saknar rörelseförmåga sprids passivt (Fletcher och Callow 1992; Norton och Fetter 1981) medan arter med rörelseförmåga, främst djur, kan söka sig aktivt till lämpliga mikrostrukturer (Callow m.fl. 1997). Algsporer är så små att deras eventuella rörelseförmåga bara har betydelse i det stillastående tunna gränslagret några millimeter närmast det hårda substratet (Stevens m.fl. 2008). Trots detta så är inte etableringen av algsporer på hårda ytor en helt slumpmässig process. Inom en begränsad tidsperiod kan sporerna interagera med sin omgivning genom att reglera sin klibbighet och avvägning (Taylor och Schiel 2003) och därmed öka sina möjligheter att hitta en fördelaktig miljö att etablera sig i (Fletcher och Callow 1992 och referenser inom).

Ytans topografi är en faktor som kan ha betydelse för hur väl enskilda arter kan etablera sig på en given plats. Vad som är optimal topografi för en makroalg är främst en funktion av sporens storlek (Norton och Fetter 1981). Laborativa studier av Linskens (1966) visade att den optimala topografin för olika makroalgsporer varierar mellan fem till 105 millimeter. I det storleksspannet är det skillnader i bergarters kristallmönster som bestämmer ytans topografi, det som brukar kallas för en ytas textur (Vernon 2004). Irving och Connell (2002) visade att etableringen och överlevnaden av fintrådiga alger i den infralittoral zonen längs södra Australiens kust var större på ytor med en grövre textur jämfört med släta ytor. Samtidigt noterades det omvända förhållandet vid en hög belastning av sediment. Författarna visade att eftersom grövre strukturer samlar mer sedimentpartiklar än vad släta ytor gör så missgynnas makroalger av en hög relief under sådana förhållanden.

Fletcher och Callow (1992) argumenterar i en litteraturöversikt för att sporer av många skilda algar har förmågan att känna av en ytas textur och fysiologiskt reagera på denna stimulus, en så kallad thigmotactic respons. Stödet för detta antagande baserar sig dock endast på en äldre publikation (Christie 1973) och det saknas fortfarande avgörande bevis för att en sådan mekanism existerar hos makroalger. I vissa exempel verkar Fletcher och Callow (1992) ha förväxlat det etableringsmönster som är resultatet av en eventuell thigmotactic respons och det som är resultatet av skillnader i

selektion, se till exempel Watanuki och Yamamoto (1990). Texturens och topografins betydelse för selektionstrycket diskuteras nedan.

Det har även hävdats att möjligheten för en evertebratlarv att nå en fördelaktig plats och behålla den påverkas så mycket det turbulenta vattenflödet över en klippa eller ett block att valmöjligheten är begränsad (Nowell och Jumars 1984). Argumenten för att bottenfällande larver av fastsittande djur som musslor, havstulpaner, havsborstmaskar och hydroider attraheras av strukturelement i klippan är dock bättre underbyggda än för alger (Susumu och Takashi 2000). Sprickor och gropar i storleksspannet en till tio millimeter verkar avgöra var de väljer att sätta sig fast (Bourget m.fl. 1994, Walters och Wetthey 1996).

Många evertebrater söker sig till räfflade ytor (Menge m.fl. 2010) men det finns också arter som brackvattenshavstulpanen (*Balanus improvisus* L) som aktivt söker upp släta ytor (Berntsson m.fl. 2004) till exempel båtskrov och pelare i stål (Andersson m.fl. 2009). Valet av ytor kan variera även inom en och samma population. I tidvattenzonen kan den vertikala positionen ha betydelse för vilken typ av struktur olika organismer väljer. Munroe m.fl. 2010 fann att i den övre tidvattenzonen föredrog havstulpanen *Chthamalus dalli* Pilsbry att etablera sig i sprickor medan inga särskilda preferenser kunde observeras för samma art i den lägre tidvattenzonen. Arter som formar skorpor tätt knutna till underlaget till exempel många mossdjur är generellt mindre selektiva i sitt val av ytor än arter som har en begränsad fästpunkt som till exempel havstulpaner och hydroider (Walters och Wetthey 1996).

4.2 Överlevnad och selektion

4.2.1 Topografi och vattenrörelser

Den litteratur som beskriver hur vågorna påverkar littorala organismer och samhällen är omfattande (Schiel 2004). De vågkrafter som ett kustavsnitt utsätts för är främst en funktion av större geologiska formationer som bestämmer graden av öppenhet mot havet och avståndet till motsatta stranden (Håkansson 1981). Små topografiska element i klippan kan avsevärt påverka de krafter som de littorala organismerna utsätts för. Strukturella element som uddar i storleksordningen två till tre meter kan förstärka vågornas krafter med femtio procent och ge upphov till jetströmmar (Denny m.fl. 2003) men även ännu mindre strukturer som sprickor och andra oregelbundenheter kan modifiera vågornas krafter med två till tre gånger på några centimeters avstånd (O'Donnell och Denny 2008). Detta kan i sin tur inverka på de littorala organismernas överlevnad och samhällets diversitet (Camus m.fl. 1999, Hunt och Scheibling 2001). I den infralittorala zonen reduceras krafterna i sprickorna och bakom ojämnheter och i sådana mikromiljöer är algvegetationen tätare och mer högvuxen (Ferrier och Carpenter 2009).

4.2.2 Substratets lutning

Substratets vinkel är en viktig faktor som samverkar med vattenrörelserna för att strukturera littoral samhällen (Westerbom m.fl. 2008). Ett generellt mönster tycks vara att fastsittande filtrerande djur upptar en större del av arean på vertikala ytor jämfört med än horisontala ytor (Knott m.fl. 2004) medan alger visar motsatt mönster (Southgate m.fl. 1984 Whorff m.fl. 1995).

En brytande våg med en given energi orsakar alltid ett mycket större tryck på en vertikal klippyta jämför med en horisontal eller lätt sluttande yta (Kirkgoz 1995). De olika hydrodynamiska förhållandena som uppstår på grund av olika lutning på substratet kan i sig påverka samhällenas sammansättning (Oigman-Pszczol m.fl. 2004). Även den vertikala utbredningen kan påverkas. Vid samma vågexponering på en vertikal klippa förskjuts fördelningen av de olika fastsittande organismerna nedåt jämfört med på en mer horisontalt sluttande yta (Nishihara m.fl. 2004).

I grunda områden i norra Östersjöns skärgårdar där tidvatten saknas helt observerade Westerbom m.fl. (2008) lägre biomassor av blåmussla (*Mytilus edulis* L.) på substrat med vertikal lutning och då särskilt på klippor med hög vågexponering. Detta kan ha att göra med att vidhäftningen av musslornas byssustrådar är svag vid den låga salthalt, fem promille, som råder i området. I södra och centrala Östersjön där salthalten fluktuerar runt sju promille var tätheten av blåmusslor på vertikala och extremt vågexponerade substrat betydligt högre jämfört med horisontala ytor i samma miljö (Qvarfordt m.fl. 2006). Dessutom tillväxte musslorna betydligt snabbare på vertikala substrat än horisontala förmodligen beroende på bättre vattenomsättning (Wilhelmsson och Malm 2008). I bägge dessa exempel var horisontala ytor dominerade av alger medan vertikala ytor i stort sätt saknade vegetation av makroalger.

Benedetti-Cecchi m.fl. (2001) påstår att samhällen på vertikala ytor i Medelhavets tidvattenzon är mer utsatta för torka än motsvarande samhällen på horisontala ytor vilket kanske kan förklara skillnaderna i samhällsstruktur. Å andra sidan uppmätte Helmuth och Hofmann (2001) högre temperaturer och därmed svårare värmestress hos musslor som levde på horisontala ytor jämfört med artfränder på vertikala substrat. Åt vilket håll den vertikala klippan vetter är förmodligen avgörande för miljöförhållanden och därmed abundans och diversitet i det littoral samhället (McKindsey och Bourget 2001). De vertikala ytor som Helmuth och Hofmann (2001) jämförde med vette mot norr.

Skillnader i ljusklimat mellan vertikala och horisontala ytor kan ge upphov till skillnader i samhällsstruktur och diversitet. Logan m.fl. (1984) fann att skillnaden i samhällsstruktur mellan vertikala och horisontala ytor förstärks med ökande djup i den infralittoral zonen. I den grundaste delen av Bay of Fundy, Canada, dominerades både horisontala och vertikala ytor av alger medan den relativa proportionen av djur ökade mot djupet och mest på vertikala ytor. Trots detta så fortsatte algerna att dominera de horisontala ytorna ända ned mot 30 meters djup. Logan m.fl. (1984) antog att ljusbrist längs vertikala ytor försvagar algernas konkurrensförmåga och gör det lättare

för djur att etablera sig där. Studier av Goldberg och Foster (2002) bekräftade att ljusbrist på vertikala ytor kan begränsa förekomsten av vissa rödalger. Bilden är dock inte helt entydig. I Nordsjön fann De Kluijver (1991) att vegetationen under de stora brunalgerna (*Laminaria* sp.) gynnades av något högre ljusmängder på en vertikal (70°) jämfört med en horisontal yta (10°).

Effekterna av sedimentation tycks vara platsspecifika och det finns inget generellt mönster hur det påverkar diversitet och samhällsstruktur på vertikala och horisontala ytor. Wendt m.fl. 1989 undersökte djurdominerade samhällen på 20–30 meters djup utanför sydöstra USA och fann att de fastsittande djuren hade större täckningsgrad och högre diversitet på vertikala ytor jämfört med horisontala trots att andelen alger var mycket låg på alla ytor. Wendt m.fl. 1989 spekulerade i att den relativt sätt högre sedimentation försvårade djurens etablering på horisontala ytor. Batala m.fl. (2007) visade tvärtemot att skillnaderna mellan vertikala och horisontala ytor på ett djupt (–30 m) rev i Medelhavet minskade med ökande sedimentation. Det var främst olika arter av fintrådiga alger som ökade på vertikala ytor när sedimentationen ökade samtidigt som kalkinkrusterade rödalger minskade. Ett motsatt mönster observerades av Whorff m.fl. (1995) i Mexikanska Golfen där skillnaderna i samhällsstruktur mellan horisontala och vertikala ytor i tidvattenzonen var störst på svagt vågexponerade klippor och minskade med ökande vågexponering. Whorff m.fl. (1995) antog att skillnaderna i sammansättningen av såväl alger som fastsittande och mobil fauna var kopplade till skillnader i sedimentation.

Vissa betande evertebrater kan vara nischseparerade utifrån ytornas skiftande lutning (Bulleri m.fl. 1999). Det är dock oklart om det sammanlagda betetrycket skiljer sig generellt mellan ytor med olika lutning och om detta i så fall kan förklara några av de skillnader i övrig samhällsstruktur som observerats (Chapman 2006). I tidvattenzonen längs sydvästra Irlands kust dominerar *Fucus* sp. på alla horisontala ytor medan fastsittande djur främst olika havstulpaner och havsborstmaskar (*Spirorbis* sp.) täcker de vertikala sidorna. När både fastsittande filtrerande evertebrater och mobila betare slogs ut på grund av en blomning av en giftig dinoflagelat så tätnade *Fucus* sp. bestånden på de horisontala ytorna medan olika fintrådiga alger koloniserade de vertikala ytorna och *Fucus* sp tätheten förblev låg där (Southgate m.fl. 1984). Exemplet visar att i detta område så har betare stor betydelse inom respektive delhabitat men att skillnaderna mellan habitaterna berodde mer på etableringsbegränsningar hos tången och kanske också konkurrensinteraktioner mellan fintrådiga alger och tång. En studie av Gianguzza m.fl. 2010 antyder också att klippans lutning är av sekundär betydelse för betarnas val. Det är snarare vegetationens sammansättning som reglerar de olika betarnas tätheter. Sammansättning av vegetationen kan ju dock vara styrd av lutningen (Piazzi m.fl. 2004) och på det viset indirekt påverka den mobila faunan.

4.2.3 Herbivori

Rörliga evertebrater av olika taxa främst gastropoder (McQuaid 1996) och kräftdjur (Nilsson m.fl. 2005) bidrar avsevärt till att strukturera de littorala

samhällena (Jenkins m.fl. 2005). Krypande betare till exempel snäckor och ledsnäckor utsätts för starka vågkrafter. Sprickor och fördjupningar i klippan kan förbättra deras möjligheter att motstå dessa krafter och bli kvar i habitatet (Emson och Faller-Fritsch 1976 O'Donnell och Denny 2008). Kopplingen mellan betarnas täthet och substratets topografi är tydlig i tidvattenzonen men mindre märkbar i djupare områden (Carlson m.fl. 2005).

Substratet kan tydligt påverka på betarnas effektivitet och spatiala fördelning och därmed också biomassan av makrofyter i akvatiska hårdbottenssamhällena (Dudley och Dantonio 1991) och då särskilt i tidvattenzonen. Många arter av betare på klippstränder har ett beteende där en individ återvänder gång på gång till samma skyddande struktur, till exempel en specifik grop och skreva efter att ha födosökt på öppna ytor under högvatten (Focardi och Chelazzi 1990). Detta beteende i kombination med högre tätheter av betare runt gropar och sprickor kan skapa en rumslig variation i sammansättningen och biomassan av både biofilmen (Stafford och Davies 2005, Johnson m.fl. 2008) och makroalgsvegetationen (Benedetti-Cecchi och Cinelli 1995 Benedetti-Cecchi 2005 Aguilera och Navarrete 2007).

Denna rumsliga variation i betestryck kan i måttligt vågspåverkade områden påverka konkurrensinteraktionerna mellan fintrådiga annuella alger och perenna makroalger. I frånvaro av betare dominerar de fintrådiga algerna (Lubchenco 1983, Martins m.fl. 2010) men med ett måttligt betestryck ökar andelen perenner (Lubchenco 1983). Detta gäller dock bara där substratet är tillräckligt räfflat eller uppsprucket så att perennernas groddplantor kan växa i skydd tills att de blir så stora att en krypande betare inte kan skada dem. På en slät yta konsumerar betarna lika mycket av fintrådiga annueller och unga groddplantor (Lubchenco 1983) och där gynnas därför de snabbväxande annuellerna.

Betande evertebrater är olika effektiva och deras aktivitet kan ha dramatiskt olika effekter på samhällsstrukturen även vid lika tätheter och biomassor (Moore m.fl. 2007). I en experimentell studie fann Griffin m.fl. (2009) skillnader i hur effektivt olika betare konsumerar alger på ytor med olika topografi. I experimentet föredrog skålsnäckan *Patella vulgata* L att beta på släta ytor medan snäckorna *Littorina saxatilis* Olivi och *Gibbula umbilicalis* da Costa föredrog ytor med en högre relief. Studien utfördes dock under relativt kort tid i mesocosmmiljö och författarna manipulerade varken predationstryck eller vågexponering vilket möjligen kan ha påverkar resultatet. Engkvist m.fl. (2004) visade att betares beteende och födoval kan påverkas kraftigt av vattenrörelser.

4.2.4 Konkurrens

De kompetitiva interaktionerna är förmodligen viktigast för att strukturera samhällena på måttligt vågexponerade kuster där de flesta fastsittande organismerna är platsbegränsade (Dudgeon m.fl. 1999). De stora krafterna på mycket exponerade kustavsnitt eliminerar eller reducerar de flesta littoralarterer så att de direkta interaktionerna mellan arterna minskar (Denny m.fl. 1985). Vissa arter av betare och filtrerare gynnas dock av stark vågexponering och i dessa fall ökar konkurrensen med ökande vågexponering (Branch m.fl. 2008).

En regelbunden succession under en längre tid utan störning leder ofta till att några få konkurrenskraftiga arter dominerar den tillgängliga ytan särskilt om den är homogen över ett större område (Menge 1976, Paine 1984). Eventuell samexistens mellan arter på homogena klippstränder är ofta kopplad till olika fysiologisk tolerans till exempelvis regelbunden torka och resultat blir en tydlig zonerings där en arts övre utbredningsgräns sätts av fysiska begränsningar och en art nedre bredningsgräns sätts av interspecifik konkurrens (Norton 1985). Samexistens mellan två arter i samma miljö kan gynnas av regelbunden störning till exempel stormar som reducerar de konkurrensmässigt starkaste arterna (Dudgeon m.fl. 1999 Menge m.fl. 2005 Bulleri och Benedetti-Cecchi 2006).

Ett strukturellt komplext habitat med många mikromiljöer, till exempel sprickor och gropar, kan hysa många fler arter på alla trofiska nivåer jämfört med mer homogena habitat. Konkurrensen mellan arter i denna typ av miljö minskar genom specialisering och genom att predatorer blir mindre effektiva då de inte förmår att exploatera hela området (Menge och Sutherland 1976).

Den allmänna giltigheten i denna deterministiska modell har ifrågasatts. Vissa författare hävdar att mer eller mindre slumpvisa faktorer, som tidpunkten för en störning och vilka larver och sporer som har möjlighet att inleda successionen, har stor betydelse för utfallet av en konkurrensinteraktion (Edwards och Schreiber 2010, Shinen och Navarrete 2010). I ett försök att integrera dessa bägge synsätt i en landskapsstudie från littorala samhällen i södra Japan visade Okuda m.fl. (2010) att deterministiska miljövariabler som till exempel vågexponering och substratets lutning förklarade en större del av samhällsvariationen på landskapsnivå än slumpvisa spatiala mönster och spridningsbegränsningar i tid och rum, även om sådana faktorer har en viss betydelse.

Både generella hierarkiska mönster och mer slumpvisa interaktioner har alltså observerats i den littorala miljön där fastsittande marina organismer kan konkurrera om ljus eller plats genom att skugga (Edwards 1998), växa över (Walters och Wetthey 1986) eller svepa bort konkurrenter (Kennelly 1989, Kiirikki 1996). Dessa mekanismer kan också på olika sätt modifieras av substratets egenskaper.

Ett bra exempel där hierarkiska interaktioner modifieras av topografen, är de infralittorala samhällen som domineras av makroalger. Olika storvuxna Laminariales-arter som är vanliga i den infralittorala zonen längs flesta tempererade kusthav skuggar undervegetationen mer effektivt i strukturellt enkla områden jämfört med komplexa och den biologiska mångfalden av olika mindre makroalger blir därför större i komplexa områden (Toohey 2007, Toohey och Kendrick 2008).

I den lilla skalan har kompetitiva interaktioner mellan skorpbildande organismer observerats. I dessa interaktioner tycks det inte finnas samma grad av hierarki utan utgången avgörs ofta av underlagets topograf. En så liten höjdskillnad som 1,6 millimeter kan avgöra vem som vinner när två konkurrerande arter bryzoer växer mot varandra (Walters och Wetthey 1986).

4.3 Blockmiljö

Områden med stenblock så kallade stenrev är strukturellt mer komplexa än fasta klippor och erbjuder livsmiljöer för ett stort antal arter (Charton och Ruzafa 1998). Stenrevet består av både skyddade och exponerade hårda ytor ofta tillsammans med fickor av sediment på och mellan blocken. Ljusförhållandena varierar kraftigt från de ljusbelysta övre delarna till grottlignande miljöer under och mellan blocken (Le Hir och Hily 2005).

Mobila arter, fiskar och kräftdjur, använder hålrummen mellan blocken till skydd och för födosök vilket gör att abundans och diversitet hos den mobila faunan ofta blir större på ett stenrev jämfört med den strukturellt enklare miljön i ett klippdominerat område (Steneck 2006, Moore m.fl. 2010). Det har också visats experimentellt att diversiteten hos den mobila faunan ökar med antalet lager block och därmed den ökande tillgången på skyddade miljöer (Takada 1999).

Fekalier och annat organiskt material faller ned under och mellan blocken och anrikar sedimentet organiskt. I extrema fall uppstår syrebrist. Detta påverkar infaunan och det har visats att mjukbottensamhället är tydligt annorlunda i närheten av större block jämfört med mjukbottenmiljöer där block saknas. Det är framförallt detritusätande djur som till exempel ormstjärnor (Ophiuroidea) som förekommer i ett större antal i närheten av block jämfört med områden längre bort (Motta m.fl. 2003).

Block i vågexponerade grunda områden stjälps ofta runt av vågorna under stormar. Hur ofta ett enskilt block påverkas är delvis beroende av dess storlek. De naturliga samhällena längs blockstränder är därför en mosaik av olika successionstadier i kanske ännu större utsträckning än samhällena på fasta klippor. Små block domineras av efemära fintrådiga alger medan stora fleråriga alger bildar sammanhängande bestånd på de största blocken. Högst biologisk mångfald har observerats på mellanstora block där tidiga kolonisatörer växer tillsammans med mer sena och kompetitiva arter (Sousa 1979).

McGuinness (1984) observerade ett liknande mönster från södra Australiens kuster men konstaterade att förhållandet mellan biologisk mångfald och störning endast gäller där de mogna samhällena struktureras av konkurrens det vill säga i den lägre tidvattenzonen och övre infralittoralen. Bottenfällande evertebrater tycks i vissa fall kunna undvika både platser som har hög risk för störning och områden med stor konkurrens av andra organismer genom att selektivt välja att bottenfälla på block i intermediär storlek (McGuinness 1988). Högre upp på tidvattenstranden där antalet arter är lägre och stress orsakad av torka är en viktigare strukturerande faktor, finns inte något klart samband mellan blockstorlek och diversitet.

Denna påverkan på den biologiska mångfalden med högst diversitet vid måttlig störning (Fox 1979) gäller främst makroskopiska individ. Santelices m.fl. (1995) fann en mångformig flora av mikroskopiska sporer till fleråriga makroalger även på små stenar i hällkar längs Chiles centrala kust vilket visar att rekrytering till makrobentos inte nödvändigtvis behöver ske med nyanlända sporer utan att det finns en potential för snabb nyrekrytering även av fleråriga

arter om de lokala förhållandena ändras. Däremot var sporbanken i exemplet ovan betydligt glesare och artfattigare på de riktigt stora blocken jämfört med små och medelstora stenar förmodligen beroende på att de stabila och konkurrensmässigt starka interaktionerna på dessa block förhindrar nyrekrytering.

5 Kemiska interaktioner

5.1 Interaktioner med biofilmen

Klippans kemiska egenskaper kan möjligen påverka det bentiska samhällets succession och sammansättning. Påverkan sker i så fall indirekt via den hinna eller ”biofilm” av mikroorganismer som täcker hårda bottenar. En sådan hinna är en tunn geléartad film sammansatt av bakterier kiselalger svampar encelliga alger och protozoer som täcker alla hårda bottenar i så väl sött som salt vatten (Characklis och Cooksey 1983). Dessa mikroorganismer är oftast de primära kolonisatörerna i marin miljö. Exempelvis fann Rao (2010) en fullt utvecklad biofilm på artificiella ytor redan fyra dagar att de placerats ut i havet. Scholl m.fl. (1990) fann att bakterier binder bättre till positivt laddad kalksten än till negativt laddad kvarts i sötvattensmiljö. Ett likande etableringsmönster för kiselalger fann Yehoshua m.fl. (2008) i Lake Kinneret Israel. Även på mikroskala har man funnit skillnader i artsammansättning av bakterier och svampar mellan fältspat- och kvartskristallerna i en granit från terrester miljö (Gleeson m.fl. 2005 2006).

I en laborativ studie från Medelhavet observerades däremot inga skillnader i biofilmens utveckling mellan kvarts och marmor när de bägge materialen preparerades med sandpapper till samma relief (Faimali m.fl. 2004). I ett fältexperiment från marin miljö där man enbart använt granit visades att en ytas relief påverkar biofilmens täckningsgrad och artsammansättning med högre täckningsgrad och mer kiselalger på räfflade ytor jämfört med släta ytor (Hutchinson m.fl. 2006) samma resultat erhöles i en experimentell studie från strömmande sötvatten (Bergey 1999).

Det finns gott om experimentella arbeten av så kallad ”fouling” på artificiella material i marin miljö. Erfarenheten från dessa studier är att biofilmen fäster och utvecklas bäst på hydrofoba ytor medan biofilmer på hydrofila ytor blir glesare och tunnare (Callow och Fletcher 1994 och referenser inom). PH-värde, jonstyrka och salthalt har också betydelse för bakteriers vidhäftning med generellt starkare adhesion vid högre salthalter och högre PH-värden (Van Loosdrecht m.fl. 1989). Variationer i dessa miljöfaktorer inklusive temperatur och ljus påverkar samhällsstrukturen i och tjockleken på biofilmen (Lau m.fl. 2005; Jackson m.fl. 2010). Mellan rena metallytor av olika grundämnen finns stora skillnader i biofilmens utveckling och struktur som antas bero på kemiska skillnader (Berk m.fl. 2001).

Biofilmens artsammansättning ålder och kondition kan i sin tur påverka bottenfällning och etablering av både djur (Maki m.fl. 1989 Wiczorek m.fl. 1995) och alger (Egan m.fl. 2001; Patel m.fl. 2003). Lau m.fl. (2005) visar att organismer som konkurrerar om plats reagerar olika på variationer i samma biofilm och författarna antar därför att de kemiska signalerna från biofilmen ger bottenfällande organismer ledtrådar om habitatets kvalitet. Samspelet mellan biofilmen och larver eller sporer av högre organismer är emellertid komplext och finstämt och det är därför svårt att generellt ange hur en bergart genom biofilmen påverkar högre organismer.

Signifikanta skillnader mellan bergarter och bottenfällningsmönster hos högre organismer har visats i vissa studier (Raimondi 1988; Savoya och Schwindt 2010) medan sådana effekter saknas i andra studier (Caffey 1982). Möjligen finns det ett byrålädsproblem här det vill säga att negativa resultat publiceras i mindre utsträckning än positiva (Csada m.fl. 1996). Amsler och Neushul (1989) visade i en experimentell studie att algsporer med simförmåga är kemotaktiska och attraheras av låga till måttliga koncentrationer av makro- och mikronäringsämnen medan höga koncentrationer av till exempel järn verkar repellerande. Amsler och Neushul (1989) kopplade emellertid inte de experimentella resultaten till observerade mönster i naturen. I en experimentell studie lyckades Faimali m.fl. (2004) visa att havstulpanen *Amphibalanus amphitrite* Darwin etablerar sig bättre på kvarts än på marmor i frånvaro av en biofilm men att skillnaden minskar när biofilmen mognar och skillnaden försvinner helt efter tjugo dagar när det mikrobiella samhället nått sin klimax.

5.2 Vidhäftning och överlevnad

Makroalgernas häftplattor penetrerar och löser upp klippans mineraler ner till fyra – fem millimeters djup. Olika arter tränger olika djupt in i klippan och inträngningsdjupet varierar med bergarten. *Ascophyllum nodosum* L infiltrerade djupare än *Fucus vesiculosus* L. och bägge arterna infiltrerade djupare i sandsten än granit (Morrison m.fl. 2004). I centrala Östersjön fann Malm m.fl. (2003) betydligt högre tätheter av *Fucus vesiculosus* på sandsten jämfört med granit men inga skillnader i hur hårt häftplattorna fäste vid underlaget.

Många organismer som löser upp kalciumkarbonat är antagligen oförmögna att göra likadant på hårdare bergarter men de flesta arbeten utgår bara från kalkberggrund och jämförande studier saknas nästan helt men se Morrison m.fl. (2004). Några cyanobakterier och svampar kan tränga igenom fältspat i tropisk miljö (Alloué m.fl. 1996). Dessutom bar en del musslor och tagghudingar kapacitet att mekaniskt borra igenom granit (Turner 1954) och räkan *Alpheus saxidomus* Holthuis gör komplicerade tunnelsystem i basalt längs Costa Ricas Stillahavskust (Fischer och Meyer 1985). Det sammanlagda intrycket av litteraturen är ändå att bioerosion har störst betydelse på kalkrika tropiska kuster. Den sparsamma litteraturen koncentrerar sig på beteendestudier och mekanismer men de ekologiska konsekvenserna av organismernas skiftande förmåga att penetrera hårda och mjuka bergarter är mycket dåligt utredda.

5.3 Effekter på samhällsnivå

I en experimental studie från södra Australien fann Ivesa m.fl. (2010) betydande samhällsskillnader mellan olika material på artificiella strandvallar. Både makro- och mikroalger fick en större tillväxt på betong jämfört med sandsten och både bottenfällning rekrytering och överlevnad av olika arter av skålnäckor var större på betongen. Författarna ger ingen förklaring till det observerade

mönstret men diskuterar både kemiska signaler och om en eventuellt bättre vattenhållande förmåga hos betongen skulle ha gjort det materialet till en fördelaktig livsmiljö i tidvattenzonen där studien utfördes.

Guidetti m.fl. (2004) observerade samhällsskillnader mellan kalk- och granitklippor ända upp på fisknivå och Cattaneo-Vietti m.fl. (2002) fann skillnader i samhällsstruktur på landskapsnivå som de ansåg berodde på skillnader i mineral sammansättning. Varken Guidetti m.fl. (2004) eller Cattaneo-Vietti m.fl. (2002) lyckats dock på ett övertygande sätt koppla observerade skillnader i populationer och samhällen till de olika bergarternas kemiska egenskaper utan bägge författarna visade endast på korrelativa samband. I ett kontrollerat fältexperiment i samma område konstaterade Guarnieri m.fl. (2009) att storskaliga processer verkande över tiotals kilometer är betydligt viktigare för samhällsstrukturen än substratets egenskaper.

6 Substratets färg

En annan faktor som är nära kopplad till klippans mineralsammansättning är dess färg (Prieto m.fl. 2009) men även biofilmen kan påverka underlagets spektrala egenskaper (Pitts m.fl. 2008). Litteraturen inom detta område handlar mestadels om metoder för att motverka påväxt på båtskrov och de flesta studier har utförts på artificiella material som glas plast och aspets. Både havstulpaner makroalger (*Ulva* sp.) och sessila havsborstmaskar (*Spirorbis* sp) attraheras mer av mörka ytor än ljusa (Yule och Walker 1984 Swain m.fl. 2006) men det är värt att notera att Hurley (1973) fann det omvända förhållandet för havstulpanen *Paraconcaucus pacificus* Pilsbry.

Redan Visscher och Luce (1928) konstaterade att bottenfällningen av havstulpanlarver (*Balanus improvisus* och *Amphibalanus amphitrite*) inte bara påverkas av ljusets intensitet utan också av dess spektrala egenskaper. Däremot finns ingen konsensus om vilka färger som bäst attraherar marina evertebrater. Visscher och Luce (1928) observerade maximal bottenfällning av *Amphibalanus amphitrite* i grönt ljus med en frekvens på cirka 540 nm. Taki m.fl. (1980) återupprepade försöket med *Amphibalanus amphitrite* och fann att cyprid larverna bottenfällde under dagtid och att de föredrog röd färg (680 nm). Taki m.fl. (1980) upptäckte också att maximal bottenfällning på de röda testpanelerna skedde vid något lägre färgintensitet jämfört med de gula gröna och blå panelerna. Pärlostron (*Pinctada maxima* Jameson) verkar föredra röda och blå färger framför gula och gröna (Su m.fl. 2007) liksom havstulpaner (*Amphibalanus amphitrite*) och rörbyggande havsborstmaskar (Sabellariidae) i Indiska oceanen (Satheesh och Wesley 2010). Däremot verkar sjöpungar (*Didemnum* sp) inte påverkas av underlagets färg (Satheesh och Wesley 2010).

Etableringen av *Spirorbis* sp. på naturliga block i den lägre tidvattenzonen påverkas av färgen på blocken. I ett experiment där grå skifferblock färgades gula och gula sandstensblock färgades grå fann James och Underwood (1994) att fler individer etablerade sig på grå block än gula oavsett bergart. Även om effekten var proportionellt lika över längre avstånd så varierade de faktiska mängderna av bottenfälda *Spirorbis* sp. larver avsevärt på mycket korta avstånd. James och Underwood (1994) drog slutsatsen att färg förmodligen har viss betydelse men är en underordnad faktor i regleringen av litorala samhällen. Den litteratur som beskriver betydelsen av substratets färg i naturliga hårdbottenssamhällen är dock så sparsam att några tydliga slutsatser inte går att dra.

7 Generella slutsatser

Den så kallade ”fouling” litteraturen är enorm och problemområdet är till och med dedikerad med egna tidskrifter. Det som behandlas är så gott som uteslutande problem med påväxt på fartygsskrov och inriktningen är teknisk, bioteknisk eller kemisk, sällan grundvetenskapligt ekologisk. Antalet internationella publikationer som diskuterar substratets betydelse för naturliga bentiska samhällen är däremot lågt ställt i relation till hur mycket som skrivits totalt om dessa samhällen. Det leder till misstanken att många studier som försökt belägga sådana effekter har resulterat i nollresultat och därmed inte blivit publicerade (Csada m.fl. 1996). Antagandet att substratet har en underordnad betydelse för strukturen hos naturliga bentiska samhällen tycks stödjas av slutsatserna hos Underwood (1994) och Guarnieri m.fl. (2009).

Det är också mycket svårt att värdera den relativa betydelsen av olika faktorer eftersom samtliga studier som listas av ”Web och science” och refereras i denna rapport behandlar en faktor för sig. Ingen forskningspublikation har hittills undersökt relief, kemisk sammansättning, lutning, orientering eller färg i en multifaktoriell studie. Utifrån de undersökningar som faktiskt lyckats belägga effekter av substrat tycks det ändå som relief och topografi, lutning och orientering har viss betydelse, åtminstone på den lokala skalan. Kemiska egenskaper är betydligt sämre beskrivna och effekter av färg saknar nästan helt framställningar. Utifrån detta kan man kanske dra slutsatsen att strukturelement är viktigare än kemiska och mineralologiska egenskaper men det är omöjligt att generellt gradera betydelsen av de olika strukturella elementen.

Ur de bentiska organismernas synvinkel finns inget unikt med vindkraftverk som skiljer dem från andra naturliga och artificiella ytor. Själva fundamenten består av stål eller av slät hårdgjord betong. Dessa släta och vertikala substrat liknar varandra och gynnar vissa organismer medan andra missgynnas. Samhällsstrukturen på fundamenten blir därför antagligen oftast annorlunda med en lägre biologisk diversitet jämfört med naturliga bottnar. Den del av ett vindkraftsfundament som har störst ekologisk potential är förmodligen erosionsskyddet runt gravitationsfundamenten. Det utgörs oftast av naturliga bergarter med både vertikala och horisontala ytor. Dessutom är lagret oftast flera meter tjockt vilket får det att likna ett naturligt stenrev med plats för många mobila arter (Malm och Engkvist 2011).

8 Förhållanden i svenska kustområden

Huvuddelen av exemplen i detta arbete är hämtade från fullt marina områden i tempererade områden på Norra halvklotet. Slutsatserna för svensk del är därför främst tillämpliga i Kattegatt och Skagerrak.

Den litteratur som diskuterar substratets betydelse i den egentliga Östersjön, från Öresund till Ålands hav, är med nödvändighet mycket mer sparsam än den internationella litteraturen då färre forskare med färre publicerade arbeten verkar i havet. Eftersom antalet tänkbara bentiska arter är så mycket färre i Östersjön jämfört med Nordsjön och Atlanten är det ändå förmodligen lättare att göra prognoser i Östersjön för hur artificiella strukturer som exempelvis vindkraftverk kan påverka det bentiska samhället.

I Östersjön är det framförallt slät havstulpan (*Balanus improvisus*) och blåmussla (*Mytilus edulis/trossilus*) som dominerar alla hårda ytor, i synnerhet om ytorna är vertikala (Wallin m.fl. 2011). Studier från vindkraftverk visar att de släta ytorna där koloniserar först av havstulpaner och därefter av blåmusslor (Wilhelmsson och Malm 2008). Mängden havstulpaner är signifikant högre på artificiella ytor oavsett material, jämfört med naturliga block som oftast har en grövre ytstruktur (Qvarfordt m.fl. 2006). Både betong och stål domineras till stor del av blåmusslor och havstulpaner men på hårdgjord betong observerades även fintrådiga alger och andra fastsittande djur som till exempel hydroider (Qvarfordt m.fl. 2006). På monopilefundamenten av stål södra Kalmarsund observerades endast blåmusslor och havstulpaner (Wilhelmsson och Malm 2008). I Kalmarsund växte blåstång (*Fucus vesiculosus*) och Sågtång (*Fucus serratus* L.) på block i närheten av Ölandsbrons betongfundament men aldrig på själva fundamenten (Qvarfordt m.fl. 2006). En förklaring kan vara att den hårdgjorda betongen var ett mindre lämpligt substrat för tång eftersom rhizomen inte kan penetrera materialet. (Malm m.fl. 2003) konstaterade att blåstången hade bättre vidhäftningsförmåga och tätare bestånd på naturliga block och stenar av porösa bergarter som sandsten jämfört med mer glasartade block av amfibolit.

I Bottniska viken minskar mängden av de fastsittande organismerna snabbt norrut. Blåmusslor, havstulpaner och de flesta marina alger har sina nordgränser i Norra Kvarken (Bergström och Bergström 1999) men redan i Gävlebukten är mängden av dessa djur i allmänhet så låg att det inte är meningsfullt att diskutera reveffekter av makroskopiska bentiska organismer (Lindblad och Nikolopoulos 2010). Studier av substratets betydelse för det marina samhället i Bottenhavet saknas helt. Några jämförbara studier från andra delar av världen finns inte heller då Bottniska viken är en unik miljö i världen.

9 Tackord

Studien finansierades av energimyndigheten genom vindvalsprogrammet, ett forskningssamarbete mellan Energimyndigheten och Naturvårdsverket.

10 Litteratur

- Abbott A. 1990. Bioadhesives – potential for explikation. *Sci. Prog.* 74:131-146.
- Aguilera M.A. Navarrete S.A. 2007. Effects of *Chiton granosus* Frembly 1827 and other molluscan grazers on algal succession in wave exposed mid-intertidal rocky shores of central Chile. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 349: 84-98.
- Allouc J. Le Champion-Alsumard T. Leung Tack D. 1996. La bioérosion des substrats magmatiques en milieu littoral: l'exemple de la presqu'île du Cap Vert (Sénégal occidental). *Geobios* 29 485–502.
- Amsler C.D. Neushul M. 1989. Chemotactic effects of nutrients on spores of the kelps *Macrocystis pyrifera* and *Pterygophora californica*. *Mar. Biol.* 102: 557-564.
- Andersson M.H. Berggren M. Wilhelmsson D. Öhman M.C. 2009. Epibenthic colonization of concrete and steel pilings in a cold-temperate embayment: A field experiment. *Helgol. Mar. Res.* 63: 249-260.
- Angermeier, P.L. (1994) Does biodiversity include artificial diversity. *Conservation Biology.* 8:600-602.
- Archambault P. Bourget E. 1996. Scales of coastal heterogeneity and benthic intertidal species richness diversity and abundance. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 136: 111-121.
- Balata D. Piazzini L. Benedetti-Cecchi L. 2007. Sediment disturbance and loss of beta diversity on subtidal rocky reefs. *Ecology.* 88: 2455-2461.
- Barnes B.B. Luckenbach M.W. Kingsley-Smith P.R. 2010. Oyster reef community interactions: The effect of resident fauna on oyster *Crassostrea* spp larval recruitment. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 391: 169-177.
- Benedetti-Cecchi L. Cinelli F. 1995. Habitat heterogeneity sea-urchin grazing and the distribution of algae in littoral rock pools on the west-coast of Italy western Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 126: 203-212.
- Benedetti-Cecchi L. Vaselli S. Maggi E. Bertocci I. 2005. Interactive effects of spatial variance and mean intensity of grazing on algal cover in rock pools. *Ecology.* 86: 2212-2222.
- Benedetti-Cecchi L. Bulleri F. Acunzo S. Cinelli F. 2001. Scales of variation in the effects of limpets on rocky shores in the northwest Mediterranean. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 209: 131-141.
- Bergey E.A. 1999. Crevices as refugia for stream diatoms: Effect of crevice size on abraded substrates. *Limnol. Oceanogr.* 44: 1522-1529.
- Berk S.G. Mitchell R. Bobbie R.J. Nickels J.S. White D.C. 2001. Microfouling on metal surfaces exposed to seawater reprinted. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 48: 167-175.

- Berlow E.L. 1997. From canalization to contingency historical effects in a successional rocky intertidal community. *Ecol. Monogr.* 67: 435-460.
- Berntsson K.M. Jonsson P.R. Larsson A.I. Holdt S. 2004. Rejection of unsuitable substrata as a potential driver of aggregated settlement in the barnacle *Balanus improvisus*. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 275: 199-210.
- Bertness M.D. Leonard G.H. Levine J.M. Schmidt P.R. Ingraham A.O. 1999. Testing the relative contribution of positive and negative interactions in rocky intertidal communities. *Ecology.* 80: 2711-2726.
- Bertocci I. Maggi E. Vaselli S. Benedetti-Cecchi L. 2005. Contrasting effects of mean intensity and temporal variation of disturbance on a rocky seashore. *Ecology.* 86: 2061-2067.
- Bourget E. Deguise J. Daigle G. 1994. Scales of substratum heterogeneity structural complexity and the early establishment of a marine epibenthic community. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 181: 31-51.
- Branch G.M. Odendaal F. Robinson T.B. 2008. Long-term monitoring of the arrival expansion and effects of an alien mussel *Mytilus galloprovincialis* relative to wave action. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 370: 171-183.
- Bromley R.G. Heinberg C. 2006. Attachment strategies of organisms on hard substrates: A palaeontological view. *Palaeogeogr. Palaeoclimatol. Palaeoecol.* 232:429-453.
- Bandyopadhyay P.R. Hrubes J.D. Leinhos H.A. 2008. Biorobotic adhesion in water using suction cups. *Bioinspiration Biomimetics.* 3:1-11.
- Bulleri F. Benedetti-Cecchi L. 2006. Mechanisms of recovery and resilience of different components of mosaics of habitats on shallow rocky reefs. *Oecologia.* 149: 482-492.
- Bulleri F. Benedetti-Cecchi L. Cinelli F. 1999. Grazing by the sea urchins *Arbacia lixula* L. and *Paracentrotus lividus* Lm. in the northwest Mediterranean. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 241: 81-95.
- Caffey H.M. 1982. No effect of naturally occurring rock types on settlement or survival in the inter tidal barnacle *Tessieropora rosea* Krauss. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 63: 119-132.
- Callow M.E. Fletcher R.L. 1994. The influence of low surface energy materials on bioadhesion – a review. *Int. Biodeterior. Biodegrad.* 34: 333-348.
- Callow M.E. Callow J.A. Pickett-Heaps J.D. Wetherbee R. 1997. Primary adhesion of *Enteromorpha* Chlorophyta Ulvales. propagules: Quantitative settlement studies and video microscopy. *J. Phycol.* 33: 938-947.
- Campana G.L. Zacher K. Fricke A. Molis M. Wulff A. Quartino M.L. Wiencke C. 2009. Drivers of colonization and succession in polar benthic macro- and microalgal communities. *Bot. Mar.* 52: 655-667.

- Camus P.A. Andrade Y.N. Broitman B. 1999. Effects of substratum topography on species diversity and abundance in Chilean rocky intertidal communities. *Rev. Chil. Hist. Nat.* 72: 377-388.
- Carrington E. Gosline J.M. 2004. Mechanical design of mussel byssus: Load cycle and strain rate dependence. *Am. Malacol. Bull.* 18:135-142.
- Castilla J.C. Manriquez P.H. Camano A. 2010. Effects of rocky shore coseismic uplift and the 2010 Chilean mega-earthquake on intertidal biomarker species. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 418: 17-23.
- Callow, M.E., 1989. Algal attachment to non-toxic coatings. *British Phycological Journal* 24, 300.
- Cattaneo-Vietti R. Albertelli G. Bavestrello G. Bianchi C.N. Cerrano C. Chiantore M. Gaggero L. Morri C. Schiaparelli S. 2002. Can rock composition affect sublittoral epibenthic communities? *P.S.Z.N. Mar. Ecol.* 23: 65-77.
- Chabot R. Bourget E. 1988. Influence of substratum heterogeneity and settled barnacle density on the settlement of cyprid larvae. *Mar. Biol.* 97: 45-56.
- Chapman M.G. 2006. Intertidal seawalls as habitats for molluscs. *J. Molluscan Stud.* 72: 247-257.
- Characklis W.G. Cooksey K.E. 1983. Biofilms and microbial fouling. *Adv. Appl. Microbiol.* 29: 93-138.
- Charton J.A.G. Ruzafa A.P. 1998. Correlation between habitat structure and a rocky reef fish assemblage in the southwest Mediterranean. *Mar. Ecol.* 19:111-128.
- Christie A.O. 1973. Spore settlement in relation to fouling by *Enteromorpha*. In *Proceedings of the Third International Congress of Marine Corrosion and Fouling* (Acker R.F. Floyd Brown B. De Palma J.R. and Iverson W.P. editors) 674-681. Northwestern University Press Evanston.
- Cifuentes M. Ina K. Dumont C.P. Lenz M. Thiel M. 2010. Does primary colonization or community structure determines the succession of fouling communities? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 395: 10-20.
- Connell J.H. 1972. Community interactions on marine rocky intertidal shores. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 3: 169-192.
- Connell J.H. Slatyer R.O. 1977. Mechanisms of succession in natural communities and their role in community stability and organization. *Am. Nat.* 111: 1119-1144.
- Csada R.D. James P.C. Espie R.H.M. 1996. The "file drawer problem" of non-significant results: Does it apply to biological research? *Oikos.* 76: 591-593.
- De Kluijver M.J. 1991. Sublittoral hard substrate communities off Helgoland. *Helgoländer Meeresunters.* 45:317-344.

- Denny M.W. 1985. Wave forces on intertidal organisms: A case study. *Limnol. Oceanogr.* 30:1171-1187.
- Denny M.W. Miller L.P. Stokes M.D. Hunt L.J.H. Helmuth B.S.T. 2003. Extreme water velocities: Topographical amplification of wave-induced flow in the surf zone of rocky shores. *Limnol. Oceanogr.* 48: 1-8.
- Dobretsov S. Wahl M. 2001. Recruitment preferences of blue mussel spat *Mytilus edulis* for different substrata and microhabitats in the White Sea Russia. *Hydrobiologia.* 445: 27-35.
- Dudgeon S.R. Steneck R.S. Davison I.R. Vadas R.L. 1999. Coexistence of similar species in a space-limited intertidal zone. *Ecol. Monogr.* 69: 331-352.
- Dudley T.L. Dantonio C.M. 1991. The effects of substrate texture grazing and disturbance on macroalgal establishment in streams. *Ecology.* 72: 297-309.
- Duffy J.E. Hay M.E. 1991. Food and shelter as determinants of food choice by an herbivorous marine amphipod. *Ecology.* 72: 1286-1298.
- Edwards M.S. 1998. Effects of long-term kelp canopy exclusion on the abundance of the annual alga *Desmarestia ligulata* Light f. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 228: 309-326.
- Egan S. James S. Holmström C. Kjelleberg S. 2001. Inhibition of algal spore germination by the marine bacterium *Pseudoalteromonas tunicata*. *FEMS Microbiol. Ecol.* 35: 67-73.
- Emson R.H. Faller-Fritsch R.J. 1976. Experimental investigation into effect of crevice availability on abundance and size-structure in a population of *Littorina rudis* Maton. – *Gastropoda Prosobranchia.* *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 23: 285-297.
- Engkvist R. Malm T. Nilsson J. 2004. Interaction between isopod grazing and wave action: A structuring force in macroalgal communities in the southern Baltic Sea. *Aquat. Ecol.* 38: 403-413.
- Faimali M. Garaventa F. Terlizzi A. Chiantore M. Cattaneo-Vietti R. 2004. The interplay of substrate nature and biofilm formation in regulating *Balanus amphitrite* Darwin 1854 larval settlement. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 306: 37-50.
- Ferrier G.A. Carpenter R.C. 2009. Subtidal benthic heterogeneity: Flow environment modification and impacts on marine algal community structure and morphology. *Biol. Bull.* 217: 115-129.
- Fletcher R.L. Baier R.E. Fornalik M.S. 1985. The effects of surface energy on germling development of some marine macroalgae. *British Phycological Journal* 20, 184-185.
- Fletcher R.L. Callow M.E. 1992. The settlement attachment and establishment of marine algal spores. *Br. Phycol. J.* 27: 303-329.

- Focardi S. Chelazzi G. 1990. Ecological determinants of bioeconomics in three intertidal chitons *Acanthopleura* spp. *J. Anim. Ecol.* 59: 347-362.
- Fox J.F. 1979. Intermediate-disturbance hypothesis. *Science.* 204:1344-1345.
- Gianguzza P. Bonaviri C. Milisenda G. Barcellona A. Agnetta D. Fernandez T.V. Badalamenti F. 2010. Macroalgal assemblage type affects predation pressure on sea urchins by altering adhesion strength. *Mar. Environ. Res.* 70: 82-86.
- Glasby T.M. Connell S.D. 1999. Urban structures as marine habitats. *Ambio.* 28: 595-598.
- Gleeson D.B. Clipson N. Melville K. Gadd G.M. McDermott F.P. 2005. Characterization of fungal community structure on a weathered pegmatitic granite. *Microb. Ecol.* 50: 360-368.
- Gleeson D.B. Kennedy N.M. Clipson N. Melville K. Gadd G.M. McDermott F.P. 2006. Characterization of bacterial community structure on a weathered pegmatitic granite. *Microb. Ecol.* 51: 526-534.
- Goldberg N.A. Foster M.S. 2002. Settlement and post-settlement processes limit the abundance of the geniculate coralline alga *Calliarthron* on subtidal walls. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 278: 31-45.
- Griffin J.N. Jenkins S.R. Gamfeldt L. Jones D. Hawkins S.J. Thompson R.C. 2009. Spatial heterogeneity increases the importance of species richness for an ecosystem process. *Oikos.* 118: 1335-1342.
- Guarnieri G. Terlizzi A. Bevilacqua S. Frascetti S. 2009. Local vs. regional effects of substratum on early colonization stages of sessile assemblages. *Biofouling.* 25: 593-604.
- Guidetti P. Bianchi C.N. Chiantore M. Schiaparelli S. Morri C. Cattaneo-Vietti R. 2004. Living on the rocks: Substrate mineralogy and the structure of subtidal rocky substrate communities in the Mediterranean sea. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 274: 57-68.
- Hadfield M.G. 1986. Settlement and recruitment of marine-invertebrates – a perspective and some proposals. *Bull. Mar. Sci.* 39: 418-425.
- Håkansson L 1981. *A Manual of Lake Morphometry.* Springer-Verlag Berlin.
- Hammar, L., Andersson, S. & Rosenberg, R. (2008) Miljömässig optimering av fundament för havsbaserad vindkraft. Stockholm. 105.
- Helmuth B.S.T. Hofmann G.E. 2001. Microhabitats thermal heterogeneity and patterns of physiological stress in the rocky intertidal zone. *Biol. Bull.* 201: 374-384.
- Herbert R.J.H. Hawkins S.J. 2006. Effect of rock type on the recruitment and early mortality of the barnacle *Chthamalus montagui*. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 334: 96-108.

- Hunt H.L. Scheibling R.E. 2001. Patch dynamics of mussels on rocky shores: Integrating process to understand pattern. *Ecology*. 82: 3213-3231.
- Hurley A.C. 1973. Larval settling behaviour of acorn barnacle *Balanus pacificus* Pilsbry. and its relation to distribution. *J. Anim. Ecol.* 42: 599-609.
- Hutchinson N. Nagarkarl S. Aitchison J.C. Williams G.A. 2006. Microspatial variation in marine biofilm abundance on intertidal rock surfaces. *Aquatic Microb. Ecol.* 42: 187-197.
- Ivesa L. Chapman M.G. Underwood A.J. Murphy R.J. 2010. Differential patterns of distribution of limpets on intertidal seawalls: Experimental investigation of the roles of recruitment survival and competition. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 407: 55-69.
- Jackson A.C. 2010. Effects of topography on the environment. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 90: 169-192.
- James R.J. Underwood A.J. 1994. Influence of colour of substratum on recruitment of spirorbid tubeworms to different types of intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 181: 105-115.
- Jenkins S.R. Coleman R.A. Della Santina P. Hawkins S.J. Burrows M.T. Hartnoll R.G. 2005. Regional scale differences in the determinism of grazing effects in the rocky intertidal. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 287: 77-86.
- Jewett S.C. Bodkin J.L. Chenelot H. Esslinger G.G. Hoberg M.K. 2010. The nearshore benthic community of Kasatochi island one year after the 2008 volcanic eruption. *Arctic Antarct. Alpine Res.* 42: 315-324.
- Johnson M.P. Hanley M.E. Frost N.J. Mosley M.W.J. Hawkins S.J. 2008. The persistent spatial patchiness of limpet grazing. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 365: 136-141.
- Jones B. Goodbody Q.H. 1982. The geological significance of endolithic algae in glass. *Can. J. Earth Sci.* 19:671-678.
- Khandeparker L. Anil A.C. 2007. Underwater adhesion: The barnacle way. *Int. J. Adhes. Adhes.* 27:165-172.
- Kiirikki M. 1996. Experimental evidence that *Fucus vesiculosus* phaeophyta. controls filamentous algae by means of the whiplash effect. *Eur. J. Phycol.* 31: 61-66.
- Kirgöz M.S. 1995. Breaking wave impact on vertical and sloping coastal structures. *Ocean Eng.* 22: 35-48.
- Kobak J. Poznanska M. Kakareko T. 2009. Effect of attachment status and aggregation on the behaviour of the zebra mussel *Dreissena polymorpha*. *J. Molluscan Stud.* 75:119-126.

- Konar B. Roberts C. 1996. Large scale landslide effects on two exposed rocky subtidal areas in California. *Bot. Mar.* 39: 517-524.
- Lau S.C.K. Thiyagarajan V. Cheung S.C.K. Qian P.Y. 2005. Roles of bacterial community composition in biofilms as a mediator for larval settlement of three marine invertebrates. *Aquatic Microb. Ecol.* 38: 41-51.
- Le Hir M. Hily C. 2005. Macrofaunal diversity and habitat structure in intertidal boulder fields. *Biodiversity Conserv.* 14:233-250.
- Lehtinen K.J. Notini M. Mattsson J. Landner L. 1988. Disappearance of bladder-wrack *Fucus vesiculosus* L. in the Baltic Sea: Relation to pulp-mill chlorate. *Ambio.* 17: 387-393.
- Lesser M.P. Bailey M.A. Merselis D.G. Morrison J.R. 2010. Physiological response of the blue mussel *Mytilus edulis* to differences in food and temperature in the Gulf of Maine. *Comp. Biochem. Physiol. A: Mol. Integr. Physiol* 56: 541-551.
- Linskens H.F. 1966. Adhasion von fortpflanzungszellen benthontischer algen. *Planta.* 68: 99-110.
- Lubchenco J. 1983. *Littorina* and *Fucus* effects of herbivores substratum heterogeneity and plant escape during succession. *Ecology.* 64: 1116-1123.
- Maki J.S. Rittschof D. Schmidt A.R. Snyder A.G. Mitchell R. 1989. Factors controlling attachment of bryozoan larvae – a comparison of bacterial films and unfiled surfaces. *Biol. Bull.* 177: 295-302.
- Malm T. Kautsky L. Claesson T. 2003. The density and survival of *Fucus vesiculosus* L. (fucales phaeophyta) on different bedrock types on a Baltic Sea moraine coast. *Bot. Mar.* 46:256-262.
- Martínez, E., Sanz, F., Pellegrini, S., Jiménez, E. & Blanco, J. (2009) Life-cycle assessment of a 2-mw rated power wind turbine: Cml method. *The International Journal of Life Cycle Assessment.* 14:52-63.
- Martins G.M. Thompson R.C. Neto A.I. Hawkins S.J. Jenkins S.R. 2010. Exploitation of intertidal grazers as a driver of community divergence. *J. Appl. Ecol.* 47: 1282-1289.
- McCook L.J. Chapman A.R.O. 1993. Community succession following massive ice-scour on a rocky intertidal shore – recruitment competition and predation during early primary succession. *Mar. Biol.* 115: 565-575.
- McGuinness K.A. 1984. Species area relations of communities on intertidal boulders testing the null hypothesis. *J. Biogeogr.* 11:439-456.
- McGuinness K.A. Underwood A.J. 1986. Habitat structure and the nature of communities on intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 104:97-123.
- McGuinness K.A. 1988. Short-term effects of sessile organisms on colonization of intertidal boulders. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 116:159-175.

- McKindsey C.W. Bourget E. 2001. Body size and spatial variation of community structure in subarctic intertidal boulder fields. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 216:17-30.
- McQuaid C.D. 1996. Biology of the gastropod family Littorinidae .2. Role in the ecology of intertidal and shallow marine ecosystems. In *Oceanography and marine biology vol 34*. 34. U C L Press Ltd. London. 263-302.
- Menge B.A. 1976. Organization of the New England rocky intertidal community: role of predation competition and environmental heterogeneity. *Ecol.Monogr.* 46 355–393.
- Menge B.A. Allison G.W. Blanchette C.A. Farrell T.M. Olson A.M. Turner T.A. Van Tamelen P. 2005. Stasis or kinesis? Hidden dynamics of a rocky intertidal macrophyte mosaic revealed by a spatially explicit approach. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 314: 3-39.
- Menge B.A. Sutherland J.P. 1976. Species-diversity gradients – synthesis of roles of predation competition and temporal heterogeneity. *Am. Nat.* 110: 351-369.
- Menge B.A. Foley M.M. Pamplin J. Murphy G. Pennington C. 2010. Supply-side ecology barnacle recruitment and rocky intertidal community dynamics: Do settlement surface and limpet disturbance matter? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 392: 160-175.
- Moore P. Thompson R.C. Hawkins S.J. 2007. Effects of grazer identity on the probability of escapes by a canopy-forming macroalga. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 344: 170-180.
- Moran D.P. Reaka M.L. 1988. Bioerosion and availability of shelter for benthic reef organisms. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 44:249-263.
- Moore C.H. Harvey E.S. Van Niel K. 2010. The application of predicted habitat models to investigate the spatial ecology of demersal fish assemblages. *Mar. Biol.* 157:2717-2729.
- Morrison L. Feely M. Stengel D.B. Blamey N. Dockery P. Sherlock A. Timmins E. 2009. Seaweed attachment to bedrock: Biophysical evidence for a new geophycology paradigm. *Geobiology.* 7:477-487.
- Motta J.J.C. Underwood A.J. Chapman M.G. Rossi F. 2003. Benthic assemblages in sediments associated with intertidal boulder-fields. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 285:383-401.
- Munroe D.M. Noda T. 2010. Physical and biological factors contributing to changes in the relative importance of recruitment to population dynamics in open populations. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 412: 151-162.
- Nilsson J. Engkvist R. Persson L.-E. 2005. Long-term decline and recent recovery of *Fucus* populations along the rocky shores of southeast Sweden Baltic Sea. *Aquat. Ecol.* 38: 587-598.

- Nishihara G.N. Mori Y. Terada R. Noro T. 2004. Habitat characteristics and seasonal changes of *Laurencia brongniartii* (Ceramiales, Rhodophyta) in Kagoshima southern Japan. *Phycol. Res.* 52:30-37.
- Norton T.A. 1985. The zonation of seaweeds on rocky shores. In Moore P.G. Seed R. eds. *The ecology of rocky coasts : Essays presented to J.R. Lewis.* Hodder and Stoughton. London. 8-21.
- Norton T.A. Fetter R. 1981. The settlement of *Sargassum muticum* propagules in stationary and flowing water. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 61: 929-940.
- Nowell A.R.M. Jumars P.A. 1984. Flow environments of aquatic benthos. *Annu. Rev. Ecol. Evol. Syst.* 15: 303-328.
- O'Donnell M.J. Denny M.W. 2008. Hydrodynamic forces and surface topography: Centimetre-scale spatial variation in wave forces. *Limnol. Oceanogr.* 53: 579-588.
- Oigman-Pszczol S.S. Figueiredo M.A.O. Creed J.C. 2004. Distribution of benthic communities on the tropical rocky subtidal of Armacao dos Buzios south-eastern Brazil. *P.S.Z.N. Mar. Ecol.* 25:173-190.
- Okuda T. Noda T. Yamamoto T. Hori M. Nakaoka M. 2010. Contribution of environmental and spatial processes to rocky intertidal metacommunity structure. *Acta Oecologica-Int. J. Ecol.* 36: 413-422.
- Paine R.T. 1984. Ecological determinism in the competition for space. *Ecology.* 65: 1339-1348.
- Patel P. Callow M.E. Joint I. Callow J.A. 2003. Specificity in the settlement – modifying response of bacterial biofilms towards zoospores of the marine alga *Enteromorpha*. *Environ. Microbiol.* 5: 338-349.
- Piazzini L. Balata D. Pertusati M. Cinelli F. 2004. Spatial and temporal variability of Mediterranean macroalgal coralligenous assemblages in relation to habitat and substratum inclination. *Bot. Mar.* 47:105-115.
- Pitts B. Hamilton M.A. McFeters G.A. Stewart P.S. Willse A. Zilver N. 1998. Colour measurement as a means of quantifying surface biofouling. *J. Microbiol. Methods* 34: 143-149.
- Prieto B. Sanmartin P. Silva B. Martinez-Verdu F. 2009. Measuring the colour of granite rocks: A proposed procedure. *Color Res Appl.* 35: 368-375.
- Qvarfordt S. Kautsky H. Malm T. 2006. Development of fouling communities on vertical structures in the Baltic Sea. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 67: 618-628.
- Raffaelli D.G. Hughes R.N. 1978. Effects of crevice size and availability on populations of *Littorina rudis* and *Littorina neritoides*. *J. Anim. Ecol.* 47: 71-83.

Raimondi P.T. 1988. Settlement cues and determination of the vertical limit of an intertidal barnacle. *Ecology*. 69: 400-407.

Rao T.S. 2010. Comparative effect of temperature on biofilm formation in natural and modified marine environment. *Aquatic Ecology*. 44: 463-478.

Rittschof D. Orihuela B. Stafslie S. Daniels J. Christianson D. Chisholm B. Holm E. 2008. Barnacle reattachment: A tool for studying barnacle adhesion. *Biofouling*. 24:1-9.

Rilov G. Benayahu Y. Gasith A. 2004. Life on the edge: Do biomechanical and behavioural adaptations to wave-exposure correlate with habitat partitioning in predatory whelks? *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 282: 193-204.

Santelices B. Hoffmann A.J. Aedo D. Bobadilla M. Otaiza R. 1995. A bank of microscopic forms on disturbed boulders and stones in tide pools. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 129:215-228.

Satheesh S. Wesley S.G. 2010. Influence of substratum colour on the recruitment of macrofouling communities. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 90: 941-946.

Savoya V. Schwindt E. 2010. Effect of the substratum in the recruitment and survival of the introduced barnacle *Balanus glandula* Darwin 1854. in Patagonia Argentina. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 382: 125-130.

Scheibling R.E. Hennigar A.W. Balch T. 1999. Destructive grazing epiphytism and disease the dynamics of sea urchin kelp interactions in Nova Scotia. *Can. J. Fish. Aquat. Sci.* 56: 2300-2314.

Schiel D.R. 2004. The structure and replenishment of rocky shore intertidal communities and biogeographic comparisons. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 300: 309-342.

Scholl A.M. Mills L.A. Herman J.S. Hornberger G.M. 1990. The influence of mineralogy and solution chemistry on the attachment of bacteria to representative aquifer materials. *J. Contam. Hydrol.* 6: 321-336.

Serrano A. Preciado I. 2007. Environmental factors structuring polychaete communities in shallow rocky habitats: Role of physical stress versus habitat complexity. *Helgol. Mar. Res.* 61: 17-29.

SGS. 2005. Support Structure Concepts. pp. 13, SGS Group, Report to Vattenfall.

Shinen J.L. Navarrete S.A. 2010. Coexistence and intertidal zonation of Chthamalid barnacles along central Chile: Interference competition or a lottery for space? *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 392: 176-187.

Smith A.M. Quick T.J. Peter R.L.S. 1999. Differences in the composition of adhesive and non-adhesive mucus from the limpet *Lottia limatula*. *Biol. Bull.* 196:34-44.

- Sousa W.P. 1979. Disturbance in marine intertidal boulder fields: The nonequilibrium maintenance of species diversity. *Ecology*. 60:1225-1239.
- Stafford R. Davies M.S. 2005. Spatial patchiness of epilithic biofilm caused by refuge inhabiting high shore gastropods. *Hydrobiologia*. 545: 279-287.
- Steneck R.S. Watling L. 1982. Feeding capabilities and limitation of herbivorous mollusks – a functional-group approach. *Mar. Biol.* 68: 299-319.
- Steneck R.S. 2006. Possible demographic consequences of intraspecific shelter competition among american lobsters. *J. Crustac. Biol.* 26:628-638.
- Stevens C.L. Taylor D.I. Delaux S. Smith M.J. Schiel D.R. 2008. Characterisation of wave-influenced macroalgal propagule settlement. *J. Mar. Syst.* 74: 96-107.
- Su Z.X. Huang L.M. Yan Y. Li H.X. 2007. The effect of different substrates on pearl oyster *Pinetada martensii* Dunker. larvae settlement. *Aquaculture*. 271: 377-383.
- Susumu C. Takashi N. 2000. Factors maintaining topography related mosaic of barnacle and mussel on a rocky shore. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 80: 617-622.
- Swain G. Herpe S. Ralston E. Tribou M. 2006. Short-term testing of antifouling surfaces: The importance of colour. *Biofouling*. 22: 425-429.
- Takada Y. 1999. Influence of shade and number of boulder layers on mobile organisms on a warm temperate boulder shore. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 189:171-179.
- Taki Y. Ogasawara Y. Ido Y. Yokoyama N. 1980. Colour factors influencing larval settlement of barnacles *Balanus amphitrite* subsp. B. *Jpn. Soc. Sci. Fish.* 46: 133-138.
- Taylor D.I. Schiel D.R. 2003. Wave-related mortality in zygotes of habitat-forming algae from different exposures in southern New Zealand: The importance of 'stickability'. *J. Exp. Mar. Biol. Ecol.* 290: 229-245.
- Taylor P.D. Wilson M.A. 2002. A new terminology for marine organisms inhabiting hard substrates. *Palaios*. 17: 522-525.
- Toohey B.D. 2007. The relationship between physical variables on topographically simple and complex reefs and algal assemblage structure beneath an *Ecklonia radiata* canopy. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 71: 232-240.
- Toohey B.D. Kendrick G.A. 2008. Canopy-understorey relationships are mediated by reef topography in *Ecklonia radiata* kelp beds. *European J. Phycol.* 43: 133-142.
- Underwood A.J. Chapman M.G. 2000. Variation in abundances of intertidal populations: Consequences of extremities of environment *Hydrobiologia*. 426: 25-36.

Van Loosdrecht M.C.M. Lyklema J. Norde W. Zehnder A.J.B. 1989. Bacterial adhesion – a physicochemical approach. *Microb. Ecol.* 17: 1-15.

Vernon R.H. 2004. A practical guide to rock microstructure. Cambridge University Press.

Visscher J.P. Luce R.H. 1928. Reactions of the cyprid larvae of barnacles to light with special reference to spectral colours. *Biol. Bull.* 54: 336–350.

Walters L.J. Wethey D.S. 1996. Settlement and early post settlement survival of sessile marine invertebrates on topographically complex surfaces: The importance of refuge dimensions and adult morphology. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 137: 161-171.

Watanuki A. Yamamoto H. 1990. Settlement of seaweeds on coastal structures. *Hydrobiologia.* 204: 275-280.

Waterman T.H. Chace F.A. 1960. General crustacean biology. In *The physiology of Crustacea. 1. Metabolism and growth* (ed. T.H. Waterman, pp. 21-23. New York: Academic Press.

Whorff J.S. Whorff L.L. Sweet M.H. 1995. Spatial variation in an algal turf community with respect to substratum slope and wave height. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 75: 429-444.

Wieczorek S.K. Clare A.S. Todd C.D. 1995. Inhibitory and facilitatory effects of microbial films on settlement of *Balanus amphitrite* larvae. *Mar. Ecol. Prog. Ser.* 119: 221-228.

Wilding T.A. Palmer E.J.L. Polunin N.V.C. 2010. Comparison of three methods for quantifying topographic complexity on rocky shores. *Mar. Environ. Res.* 69: 143-151.

Wilhelmsson D. Malm T. 2008. Fouling assemblages on offshore wind power plants and adjacent substrata. *Estuar. Coast. Shelf Sci.* 79: 459-466.

Wilhelmsson D. Malm T. Thompson R. Tchou J. Sarantakos G. McCormick N. Luitjens, S. Gullström M. Patterson Edwards J.K. Amir O. Dubi A. 2010. Greening blue energy: Identifying and managing the biodiversity risks and opportunities of off shore renewable energy. Gland, Switzerland. 102.

Vreeland V. Waite J.H. Epstein L. 1998. Polyphenols and oxidases in substratum adhesion by marine algae and mussels. *J. Phycol.* 34:1-8.

Yehoshua Y. Dubinsky Z. Gasith A. Berman T. Alster A. Iluz D. 2008. The epilithic algal assemblages of Lake Kinneret Israel. *Isr. J. Plant Sci.* 56: 83-90.

Yule A.B. Walker G. 1984. The temporary adhesion of barnacle cyprids – effects of some differing surface characteristics. *J. Marine Biology. Assoc. U.K.* 64: 429-439.

Ordlista

Abundans	Kvantitet angivet som antal
Annuell	Organism som slutför sin livscykel på ett år
Avvägning	Reglering av flytkraft
Detritus	Dött, nedbrutet organiskt material
Diversitet	Mångfald
Efemär	Tillfällig. Organism vars livscykel är kortare än ett år. Se Annuell och Perenn
Evertebrater	Ryggradslösa djur
Fekalier	Avföring
Filtrerare	Djur som lever på att samla partiklar i vattnet
Hydrofob	Vattenavstötande
Infralittoralen	Den djupaste algbevuxna zonen, ofta med en stor mångfald av rödalger
Kemotaktiska	Organism som rör sig i en kemisk gradient
Klimax	Föreställning att samhällen har en slutpunkt varefter ingen förändring sker
Makrofyt	En stor fotosyntetiserande alg eller högre växt som lever i vatten
Mesocosm	En experimentell uppställning av en liten del av ett ekosystem
Mikrohabitat	De förhållanden som råder på en begränsad yta, avgränsningen varierar
Mollusker	Sammanfattande namn på djur i gruppen ”Blötdjur”
Nisch	Livsrum där en art kan överleva och reproducera sig
Perenn	Organism med en livscykel längre än ett år
Planktonisk	Organism som lever i fria vattnet
Predator	Rovdjur
Primär succession	Tidsmässig förändring av samhället som utgår från en helt tom yta
Relief	Bild skulpterad på ett plant underlag, här använd som synonym till textur
Rizoider	Rotliknande (morfologiskt) trådar hos alger som används för vidhäftning
Samhälle	Alla organismer inom ett område som samverkar i en näringsväv
Sedimentation	Avsättning av partiklar på botten
Succession	Riktad, tidsmässig förändring av ett samhälle
Taxa	Nivåer inom den biologiska systematiken
Textur	Storleken och formen på de partiklar som en bergart består av
Topografi	En terrängs fysiska form

Hårt substrat i marin miljö

RAPPORT 6466

NATURVÅRDSVERKET
ISBN 978-91-620-6466-2
ISSN 0282-7298

En litteraturoversikt

TORLEIF MALM

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

Studien handlar om snäckor och växter som lever på stenar och betongfundament (hårt substrat) i havet. Studien sammanfattar vad som skrivits i den vetenskapliga litteraturen om detta ämne.

På vindkraftverkens fundament växer gärna alger, snäckor och andra organismer. De fäster på fundamenten och koloniserar dess struktur. På så sätt bildas artificiella rev som gör att andra arter som fiskar och krabbor lockas hit.

Den så kallade reveffekten har blivit uppmärksammas i olika sammanhang. Den anses dock inte ha så stor betydelse för de marina ekosystemen. Om reveffekten ger en lokal ökning av den biologiska mångfalden i artfattiga men unika habitat kan den vara negativ men om den skyddar hotade arter, exempelvis hårt beskattade bestånd av fisk och skaldjur är den positiv. En artificiell struktur kan också vara en inkörsport för nya främmande arter som kan påverka samhällen och system över stora områden.

Kunskapsprogrammet Vindval samlar in, bygger upp och sprider fakta om vindkraftens påverkan på den marina miljön, på växter, djur, människor och landskap samt om människors upplevelser av vindkraftanläggningar. Vindval erbjuder medel till forskning inklusive kunskapsseminarier, synteser kring effekter och upplevelser av vindkraft. Vindval styrs av en programkommitté med representanter från Boverket, Energimyndigheten, länsstyrelserna, Naturvårdsverket, Riksantikvarieämbetet och vindkraftbranschen.

