



Länsstyrelsen  
Skåne

# HÄSTMUSSLA I VÄSTERHAVET

LITTERATURSTUDIE AV BEFINTLIG FORSKNING,  
UNDERSÖKNINGAR OCH UTBREDNING



Titel: Hästmussla i Västerhavet  
– litteraturstudie av befintlig forskning,  
undersökningar och utbredning

Utgiven av: Länsstyrelsen Skåne

Författare: Kerstin Fransson, Sandra Andersson & Karin  
Olsson

Beställning: Länsstyrelsen Skåne  
Naturvårdsenheten  
205 15 Malmö  
Telefon 010-224 10 00

Copyright: Länsstyrelsen Skåne

ISBN: 978-91-7675-294-4

Rapportnummer: 2022:26

Tryckår: 2022

Omslagsbild: Marine Monitoring

## Förord

Under en längre tid har den marin naturvårdsförvaltning på Länsstyrelserna i Skåne och Västra Götaland noterat en tillbakagång av hästmusslan i våra vatten. Tidigare stora och väletablerade musselförekomster har på bara några år slagits ut och återfinns inte längre.

Havsmiljön anses idag vara den miljö där kunskapsbristen är som störst. Av marina rödlistade arter är 53 procent placerade i kategorin kunskapsbrist. Hästmusslan är i senaste rödlistan (2020) kategoriserad som VU, hotad. Klimatförändringar, ohållbart fiske, övergödning och utsläpp av miljögifter påverkar idag nästan all havsmiljö, och många arter som tidigare var vanliga nära kusten finns nu endast kvar på utsjöbankarna. Flertalet av arterna rödlistas nu på grund av att deras utbredningsområden minskat.

Länsstyrelsen i Skåne och Västra Götaland utformade underlag och beställning av en gemensam översyn av befintlig forskning, utbredning och övriga undersökningar på hästmussla. Arbetet genomfördes av Marine Monitoring som en intervju- och litteraturstudie över artens förekomst och livsvillkor, hot mm. Området för uppdraget avgränsas till Öresund och Kattegatt (även danska sidan) samt den svenska delen av Skagerak. Kartläggningen är ett viktigt underlag i länsstyrelsens planering av framtida restaurering- och skötselarbete för att stärka hästmusslans förekomst.

Daniel Åberg  
Platschef Kullaberg

Anders Tysklind  
Funktionen för Kosterhavet

## Sammanfattning

Hästmusslan är en ekologiskt viktig art som genom sitt levnadssätt skapar en livsmiljö till en mängd andra arter. Trots sin viktiga ekologiska roll är kunskapen om hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak dålig. Få områden har utpekats med höga tätheter av arten och det saknas till stor del kontinuerliga undersökningar av de skandinaviska bestånden. Den här rapporten presenterar en sammanställning av hästmusslans ekologi och levnadsvillkor, liksom dess utbredning i Kattegatt och Skagerak. Materialet kan användas för att utreda utvecklingen av våra bestånd över tid, framtida övervakning och möjligheten att restaurera hästmusselbankar.

Trots att få studier har genomförts på hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak, finns information om musslans ekologi för andra bestånd, framför allt i vatten kring de brittiska öarna. I jämförelse med blåmusslan är hästmusslan långlivad och bestånd domineras generellt av individer som är mellan 15–20 år. Hästmusslans reproduktionsstrategi skiljer sig mellan bestånd, där lekens start och varaktighet varierar och rekryteringen kan vara oregelbunden och sker vanligtvis vartannat till var tredje år. I Bohuslän toppar leksäsongen i juni eller juli och i Öresund tycks hästmusslan leka i augusti till oktober. Även spridningen av larver mellan populationer varierar och beror på de lokala förhållandena. Larver tycks föredra att settla bland levande musslor och en tät förekomst av vuxna individer erbjuder skydd under musslans tillväxt. Förekomst av predatorer som krabbor, snäckor och tagghudingar spelar en stor roll för populationsstrukturen i en hästmusselbank och är avgörande för överlevnaden av juvenila musslor. Hästmusslan kan förekomma på flera typer av substrat och tillväxten gynnas av strömsatta förhållanden. Musslan kan överleva låga syreförhållanden under en relativt lång tid, men tycks ha en förhållandevis låg tolerans för låga salthalter, höga temperaturer samt exponering för luft, vilket medför begränsningar i hur grunt och kustnära de kan förekomma. Hästmusslor förekommer framför allt djupare än cirka 10 meter i svenska vatten.

Bestånden av hästmusslor har tydligt minskat på flera lokaler där de tidigare påträffats. Det tidigare utbredda beståndet av hästmusslor i Knähakens naturreservat visar på minskningar och förändringar i populationsstrukturen, vilket tyder på att rekryteringen till beståndet är låg. Bestånden på Kattegatts utsjöbankar, som under början av 2000-talet visade på rikliga bestånd, har i nyligen genomförda inventeringar inte återfunnits. Återkommande undersökningar och riktade studier mot hästmusslor är dock få och tillståndet för hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak är svårbedömt. Orsaken till minskningen av bestånden i svenska vatten har inte klarlagts och forskning behövs för att utreda frågan. Både fysisk störning och förändrade fysikaliska förhållanden utgör hot mot bestånden av hästmussla och flera yttre parametrar kan innebära en påverkan på musslans reproduktion och perioden

från larvstadiet till settling. Mycket tyder också på att självförstärkande processer kan förvärra situationen för bestånd som redan försvagats. Exempelvis kan rekryteringen minska till ett redan minskande bestånd om settlingshabitatet för larver försvinner till följd av att mängden levande musslor är lägre.

I syfte att övervaka hästmusslor kan flera metoder användas. Visuella metoder är icke-destruktiva och kan täcka större ytor jämfört med skrapning och bottenhugg, och lämpar sig därför bra för övervakning av hästmusslans utbredning. Detta kan kompletteras med akustiska metoder, men det förutsätter att musselbestånden kan skiljas från omgivande botten. Vid osäker artbestämning kan påträffade bestånd verifieras med dykning eller skrap. Undersökning av eDNA kan användas för att detektera exempelvis närvaro av larver i vattenmassan under reproduktionen, men fungerar sämre för att identifiera banker med vuxna individer. För att kunna bedöma tillståndet hos en population är det viktigt att övervaka förändringar i populationens utbredning, men åldersfördelning och rekrytering till banken är också viktiga aspekter för att bedöma ett bestånds status och för att få uppskattning om beståndsstrukturen. Genom att ta prover med hjälp av dykning minimeras påverkan på beståndet och metoden är lämplig vid rätt förutsättningar, men även skrapning lämpar sig på exempelvis djupare botten. För att kunna övervaka tillståndet av en population krävs långsiktig och återkommande provtagning, då förändringar i populationerna kan vara svårbedömda. För bedömning av hur utsatt ett specifikt bestånd är och orsaker till eventuell minskning av beståndet, behöver även förekommande hot utredas och övervakas. Kartläggning av populationsgenetiken liksom spridningslänkar mellan skandinaviska bestånd är även nödvändiga för att förstå ekologin samt för att kunna genomföra eventuella restaureringsåtgärder.

I skandinaviska vatten har det utförts en del restaureringsförsök och nyskapande av biogena rev, såsom blåmussla. Däremot finns det inga liknande studier på hästmussla. Erfarenheter från forskningsprojekt i Nordirland, som bland annat fokuserat på lokalisering av områden för restaurering och restaureringsmetoder, kan vara till stor hjälp vid framtagande av en restaureringsplan i skandinaviska vatten. Det är tydligt att det råder kunskapsbrist med avseende på spridningsmönster och utbredning av hästmussla, vilket är nödvändig information för att utföra en förstärkning av befintliga bestånd eller återuppbygga historiska banker i restaureringssyfte. Det finns inte heller tillräckligt med forskning för att veta vilken restaureringsmetod som är mest lämpad för skandinaviska vatten. En tät aggregering av vuxna individer gynnar rekrytering på befintliga hästmusselbankar. Flytt från befintliga banker eller utsättning av odlade hästmusslor kan således vara en optimal restaureringsmetod för att förstärka en befintlig bank eller återuppbygga en historisk bank. Det krävs dock omfattande undersökningar av bland annat utbredning av befintliga hästmusselbankar, larvspridning, genetiska risker och metodik.

# Innehållsförteckning

FÖRORD.....	3
SAMMANFATTNING.....	4
INLEDNING.....	6
Beskrivning av uppdrag.....	6
Metod.....	7
KAPITEL 1. HÄSTMUSSLANS EKOLOGI.....	8
Beskrivning av hästmusslans livscykel.....	8
Rekrytering och spridning.....	9
Populationsgenetik.....	11
Gynnsamma miljöförhållanden för hästmusslan.....	11
Substrat-, djup- och strömförhållanden.....	11
Begränsningar i salthalt och temperatur.....	14
Mellanartsinteraktioner.....	15
Interaktion mellan hästmusslor och andra musselarter.....	16
Predation på hästmusslor.....	17
Sammanfattning.....	19
KAPITEL 2. FÖREKOMST AV HÄSTMUSSLA.....	20
Förekomst i Öresund.....	20
Förekomst i Kattegatt.....	24
Förekomst i Skagerrak.....	27
Möjliga orsaker till tillbakagång.....	29
Fysisk störning.....	29
Förändrade fysikaliska förhållanden.....	30
Biotiska faktorer.....	33
Minskad rekrytering.....	34
Sammanfattning.....	35
KAPITEL 3. ÖVERVAKNING AV HÄSTMUSSLA.....	37
Traditionella metoder.....	37
Akustiska övervakningsmetoder.....	39
Undersökning av larvförekomst.....	40
eDNA och genetisk kartläggning.....	41
Framtida övervakning av hästmussla.....	43
Sammanfattning.....	45
KAPITEL 4. RESTAURERING AV HÄSTMUSSLA.....	46
Internationella erfarenheter.....	46
Erfarenheter från skandinaviska vatten.....	49
Restaurering av hästmussla i svenska vatten.....	49
Genetiska studier.....	51
Sammanfattning.....	52
SLUTSATSER.....	54
Kunskapsbrister.....	55
TACK.....	56
REFERENSLISTA.....	57

BILAGOR .....	65
Bilaga 1 – Uppdragets frågeställningar .....	65
Bilaga 2 – Litteratursammanställning .....	66
Bilaga 3 – Data- och shapefiler .....	66

## Inledning

Hästmusslan (*Modiolus modiolus*) är liksom sin nära släkting blåmusslan (*Mytilus edulis*) filtrerande djur. Genom att pumpa igenom stora mängder vatten fångar de upp plankton och dött organiskt material. Hästmusslan förekommer på både hård- och sedimentbotten där den fäster sig i botten med hjälp av byssustrådar – ett sekret som musslan utsöndrar. Ofta förekommer hästmusslorna i aggregat där äldre individer och skal utgör substrat som nya rekryter kan fästa vid. På så sätt kan musslorna bygga upp så kallat biogena rev som kan utgöra en levnadsmiljö för många andra arter. Genom att skapa hårbottensubstrat i en mjukbottenmiljö, samtidigt som det biogena revet skapar viktiga mikrohabitat (bohålor, skydd mot predatorer) för andra arter, fyller hästmusslan en viktig ekologisk funktion. Biodiversiteten på botten där hästmusslor förekommer har visats vara betydligt högre än omgivande sedimentbotten, och de flesta studier i nordatlanten har noterat mellan 100 och 200 olika arter och artgrupper i anslutning till hästmusselbotten (Dinesen & Morton 2014). I det kanske största hästmusselbeståndet i svenska vatten, belägen i reservatet Knähaken, har mer än 500 taxa observerats i området under provtagningar sedan 1896 (Göransson & Karlsson 1998, Göransson 2010).

Botten med höga tätheter av hästmusslor utgör biogena rev och är uppsatta på OSPARs lista över hotade habitat. En botten med hästmusslor uppfyller OSPARs definition på musselbank om täckningsgraden av musslor överstiger 30 % på en yta över 10 m<sup>2</sup>, men även en mosaik med kluster av musslor kan utgöra en viktig ekosystemfunktion och klassas som bank trots en lägre täckningsgrad (Rees 2009). Hästmusslan är även rödlistad av HELCOM och bedömdes 2013 som sårbar (VU, HELCOM 2013) och är även inkluderad i Natura 2000-naturtypen Rev (1170) och undergruppen Biogena rev då täckningsgraden är 10 % eller högre. Hästmusslan är dessutom en prioriterad art i Västerhavet (Länsstyrelsen 2020).

Trots sin viktiga ekologiska roll är förekomsten av hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak dåligt känd. Få områden har utpekats med höga tätheter av arten och det saknas till stor del kontinuerliga undersökningar av de skandinaviska bestånden.

## Beskrivning av uppdrag

Den här rapporten syftar till att ge en presentation av befintlig forskning, undersökningar och utbredning gällande hästmussla. Uppdraget har inkluderat artens förekomst nu och historiskt, liksom hästmusslans livsvillkor och ekologi (livscykel, predation, konkurrens med andra arter, miljöparametrar). Vidare utreds hur hästmusslor kan övervakas i framtiden samt möjligheten att restaurera hästmusselbankar och förstärka befintliga bestånd. Uppdraget syftade även till att



kartlägga kunskapsluckor inom området. Det geografiska området för uppdraget innefattar Kattegatt (även danska sidan) samt den svenska delen av Skagerak och avgränsas vid Öresund.

Uppdraget baseras på ett antal frågeställningar presenterade i bilaga 1, vilka behandlas i olika kapitel och avsnitt. Rapporten inleds med ett kapitel som behandlar hästmusslans ekologi, vilket ger ett underlag för att vidare utreda möjligheten att restaurera hästmusselbankar samt planera inför en framtida övervakning. Inom kapitlet besvaras frågor som innefattar spridning av larver och släktskap, samt gynnsamma miljöförhållanden för hästmusslan med avseende på habitat och olika miljöparametrar som hästmusslan är beroende av. Kunskapen kan även vara till hjälp för att utreda vilka åtgärder som behövs för att gynna en ökning av hästmusslans utbredning. Inom kapitlet behandlas även mellanartsinteraktioner såsom predation och konkurrens. I nästföljande kapitel behandlas förekomst och utbredning av hästmusslor, både historiskt och nutida, samt orsaker till tillbakagång. Därefter presenteras förslag på framtida övervakning av hästmussla och möjligheten att restaurera hästmusslor i två separata kapitel. Varje kapitel inleds med en beskrivning av vilka frågeställningar som behandlas och avslutas med en sammanfattning där frågorna besvaras kortfattat utefter den information som framkommit. Även kunskapsluckor belyses.

## Metod

Information har inhämtats genom sammanställning av befintlig forskning och undersökningar av hästmusslan, både nationellt samt internationellt. Detta har gjorts genom inhämtning av data via nationella och internationella databaser, samt via eftersök i rapporter och vetenskapliga publikationer. Förfrågning av information har även gjorts via kontakt till olika aktörer som kan tänkas ha information inom området. Under arbetet med rapporten har data och litteratur sammanställts i ett bibliotek för att få en överblick av den befintliga kunskapen om hästmusslor (bilaga 2). Data på förekomst av hästmussla har laddats ned från nationella datavärddar i Sverige (Sharkweb, ArtPortalen) och Danmark (MADS - Danish national database for marine data) samt från specifika projekt efter förfrågan till datainnehavare. Data har även hämtats från Helcoms databas. Information om förekomster har sammanställts i data- och shapefiler (bilaga 3) och visualiserats i kartor i ArcGIS 10.6.

## Kapitel 1. Hästmusslans ekologi

Hästmusslan är en sessil (fastsittande), bottenlevande art som livnär sig på att filtrera födopartiklar, i huvudsak växtplankton, från vattenmassan. Den är en relativt storvuxen mussla där de äldsta individerna kan ha en skallängd på över 15 cm. Till utseendet är hästmusslan snarlik blåmusslan, men kan särskiljas från denna genom sin större storlek, mer avlånga form och snedställda lås till följd av en utväxt vid skalkanten (figur 1). Hästmusslan bildar bankar bestående av levande musslor och äldre musselskal som hålls samman av musslornas byssustrådar, vilket gör den till en ekologiskt viktig art som ger utrymme åt annan marin fauna. Det är därför relevant att identifiera de biotiska och abiotiska parametrar som gynnar hästmusslans förekomst.



Figur 1. Skal av hästmussla (vänster) och blåmussla (höger). Foto: Marine Monitoring.

I följande kapitel behandlas de frågeställningar som i uppdraget innefattar hästmusslans ekologi, dvs. rekrytering, gynnsamma miljöförhållanden och mellanartsinteraktioner. Kapitlet avser således att besvara frågorna 1–6 i bilaga 1.

### Beskrivning av hästmusslans livscykel

Hästmusslan är långlivad där populationer oftast domineras av individer mellan 15–20 år, men där enskilda musslor kan bli över 50 år gamla (Wiborg 1946, Anwar m.fl. 1990). Både reproduktion och rekrytering är sporadisk och sker troligtvis inte regelbundet varje år. Detta leder till att bestånd med hästmusslor tenderar att uppvisa en så kallad bimodal storleksfördelning med en större grupp stora, äldre individer och en variabel grupp små musslor (Wiborg 1946, Brown 1984, Anwar m.fl. 1990). Efter ett larvstadium som plankton i vattenmassan settlar larverna

(positionerar sig på botten) och de unga musslorna växer sedan snabbt tills att de nått en längd av ca 35–40 mm (Anwar m.fl. 1990, Tyler-Walters 2007). Vid den här storleken är de mindre sårbara för predation från sjöstjärnor och krabbor (Wiborg 1946, Brown & Seed 1977, Dinesen & Morton 2014). Den storleken sammanfaller även ofta med åldern för könsmognad (Seed & Brown 1977).

En musslas ålder kan bestämmas med hjälp av årsringar i skalet och tätheten hos dessa ringar gör det möjligt att beräkna tillväxthastigheten (Seed & Brown 1978, Anwar m.fl. 1990). Eftersom tillväxthastigheten har visats vara variabel och stiger med varmare vatten och ökad strömstyrka varierar också åldern för könsmognad (Brash m.fl. 2017). I Irländska sjön uppnår musslor könsmognad vid ca 3 års ålder, medan kanadensiska populationer har beräknats vara könsmogna efter 8 år (Tyler-Walters 2007). Efter könsmognaden avtar tillväxten och exempelvis har nordirländska musslor med skallängder mellan 50 och 120 mm beräknats vara mellan 10–50 år gamla (Fariñas-Franco & Roberts 2018). Information om vid vilken ålder eller storlek könsmognad inträffar för svenska bestånd har inte påträffats.

## Rekrytering och spridning

Hästmusslor är könsseparerade (även om ett litet antal hermafroditer förekommer) och förökar sig med extern fertilisering (Wiborg 1946, Fariñas-Franco & Roberts 2018). I jämförelse med blåmusslan är reproduktionen mindre intensiv och förökningen har uppskattats till vartannat eller vart tredje år (Wiborg 1946). Hästmusslan producerar däremot en stor mängd ägg och äggproduktionen är beroende av musslans storlek (Wiborg 1946). Befruktningsframgången är beroende av mängden och tätheten av vuxna individer i området (Fariñas-Franco & Roberts 2018). Studier på reproduktion hos hästmusslor pekar på att lekens start och varaktighet varierar mellan lokaler (Brown 1984, Brash m.fl. 2017). I norska vatten och i Gullmarn i Bohuslän uppvisar hästmusslor en relativt tydlig leksäsong med en topp i juni eller juli, medan populationer i Irländska sjön har en lägre produktion av gameter året om (Brown 1984, Fariñas-Franco & Roberts 2018). En undersökning av gonaderna hos musslor i Öresund indikerar att de leker framför allt under perioden augusti till början av oktober (Johansen 2010). Analyser av hästmusslans gonader visar på samband mellan gonadutveckling och primärproduktion, och kan förklara varför reproduktionen är mer säsongbetonad på högre latituder där även primärproduktionen är mer säsongdriven (Fariñas-Franco & Roberts 2018).

Utvecklingsstadierna hos äggen och de frisimmande larverna är mycket svåra att skilja från andra musselarter, i synnerhet blåmussla (de Schweinitz & Lutz 1976, Flyachinskaya & Naumov 2003). Blåmusslans larver är dock i genomsnitt något mindre än hästmusslans när de befinner sig på samma utvecklingsstadium (de

Schweinitz & Lutz 1976). Äggen har negativ flytkraft och utvecklas till en frisimmande larv efter ca ett dygn (Wiborg 1946, Fariñas-Franco & Roberts 2018). Eftersom tillväxten sannolikt beror av temperaturen varierar larvstadiets längd med lokal och vattenförhållanden (de Schweinitz & Lutz 1976). Larverna har i laboratorieexperiment i Maine i USA uppmätts settla efter 19 dagar i 21°C (de Schweinitz & Lutz 1976) och i Irländska sjön 38 dagar efter befruktning i naturligt fluktuerande temperaturer på 13–15°C (Roberts m.fl. 2011).

Spridningsförmågan hos hästmusslans larver går inte att mäta direkt men har skattats med hjälp av simuleringar baserade på havsströmmar och antaganden kring larvstadiets längd (Gormley m.fl. 2015, Moksnes m.fl. 2014). Dessa modelleringar kan därefter kompletteras med populationsgenetiska analyser, vilket möjliggör kvantifiering av det genetiska släktskapet mellan individer på olika bankar (Gormley m.fl. 2015, Mackenzie m.fl. 2018). Detta kan tillsammans ge en uppskattning av konnektiviteten hos metapopulationen. I Irländska sjön har simuleringar av hästmussellarvers spridning visat på en stor variation, både med avseende på riktning och sträcka (Gormley m.fl. 2015). Starka, sydgående strömmar under sommaren bidrog till att larver som släpptes under sommaren spreds längre söderut än vårlarver, medan nordgående strömmar fångade in en större andel vårlarver och transporterade dem norrut (Gormley m.fl. 2015). I dessa simuleringar kunde larverna spridas uppemot 150 km under ett 30 dagar långt larvstadium, även om de flesta larver uppvisade en spridning på runt 60 km. Men studien visade också hur populationer i relativt inneslutna vikar hade låg spridning och var i hög utsträckning självrekryterande. Därtill har populationsgenetiska studier på skotska hästmusselbankar visat hur geografiskt närliggande populationer kan uppvisa ett relativt avlägset släktskap, vilket kan tyda på lokalt komplexa rekryteringsmönster (Mackenzie m.fl. 2018). Analyser av Kattegatts hydrografi visar hur ytvattnet i huvudsak transporteras norrut utmed svenska västkusten, medan vatten under språngskiktet transporteras söderut (Moksnes m.fl. 2014). Provtagningar i Skagerrak och Kattegatt har visat att de flesta larver återfinns på djup mellan 10–50 meter, samt att bland annat larver av musselarter i huvudsak återfanns djupare än 20 meter (Moksnes m.fl. 2014). Simuleringar av transport och spridning på det djupet visar att de flesta larver har färdats mellan 10–80 km efter 30 dagar, där intervallet bland annat avspeglar hur strömmens styrka och riktning skiljer sig i olika delar av Skagerrak och Kattegatt (Moksnes m.fl. 2014). Specifikt visar modellen hur larver från Öresund och västra Kattegatt förväntas färdas relativt korta sträckor, jämfört med larver från Skagerrak och den bohuslänska västkusten (Moksnes m.fl. 2014, Fig. 9 B3).

## Populationsgenetik

Vuxna, köns mogna hästmusslor är fastsittande med en mycket begränsad rörelseförmåga och har därför inte kapacitet att interagera med musslor på andra banker. Olika bestånd av musslor förbinds i stället då larver sprids med strömmarna innan de settlar. På det här viset utbyts genetiskt material och enskilda populationer kan bindas samman till en metapopulation. Små, enskilda populationer kan löpa en viss risk att dö ut men förekomsten av en metapopulation innebär att dessa kan få tillskott utifrån samt att nya populationer kan grundas (Berkström m.fl. 2019). Det är därför viktigt att förstå hur musslor på olika banker är besläktade med varandra, vilket kan undersökas med hjälp av genetiska markörer hos enskilda individer (Berkström m.fl. 2019). Kartläggning av släktskapet mellan olika bestånd kan vidare ligga som grund för utformandet av nätverk av skyddade områden.

Endast ett fåtal populationsgenetiska undersökningar har genomförts på hästmusslor, där de mest omfattande studierna har fokuserat på musslor i brittiska vatten. Dessa har demonstrerat hur musselbankar kan agera källa till vissa banker och recipient till andra, samt att släktskap mellan bestånden kan skilja sig kraftigt från vilka bestånd som geografiskt är närmst varandra. Exempelvis visade sig populationer av hästmusslor i Nordirland vara närmare besläktade med varandra än med populationer i England och Wales, liksom att larver från musselbankar i en relativt innesluten vik hade mycket begränsad spridning till andra banker (Gormley m.fl. 2015). Undersökningar av skotska hästmusselbankar visade hur beståndens genetiska konnektivitet överensstämde med havsströmmar men också hur geografiskt närliggande populationer ingick i olika genetiska grupperingar (Mackenzie m.fl. 2018).

För svenska vatten saknas studier på lokal populationsgenetisk nivå, dock visade jämförelser med populationer på andra platser i Atlanten på relativt hög genetisk diversitet (Halanych m.fl. 2013). Mer detaljerade populationsgenetiska undersökningar på svenska hästmusslor vore därför önskvärt.

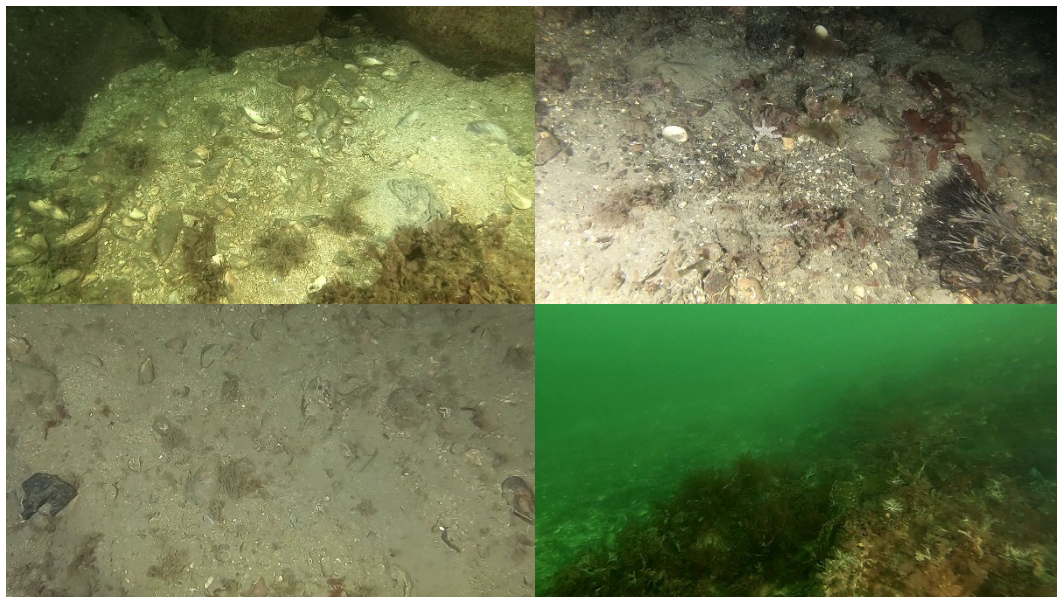
## Gynnsamma miljöförhållanden för hästmusslan

Hästmusslans möjlighet till förökning och överlevnad i ett område är beroende av de abiotiska och biotiska miljöförhållandena. Nedan redogörs för vilka förhållanden som är gynnsamma för hästmusslan.

### Substrat-, djup- och strömförhållanden

Hästmusslor påträffas på flera typer av substrat, från mjukbotten, sand, skalgrus- och grusbottnar till hållar (figur 2). Med hjälp av byssustrådar kan musslan fästa till hårda substrat och på mjuka substrat kan produktionen av byssustrådar stabilisera

sedimentet (Rees 2009). Ofta förekommer musslorna fastsittande i varandra i aggregat, men på finare substrat kan hästmusslan förekomma mer utspritt och halvt nedgrävd i sedimentet. Hästmusslor återfinns även på artificiella strukturer och har exempelvis påträffats på oljeplattformar (Anwar m.fl. 1990, Holt m.fl. 1998).



Figur 2. Hästmusslor kan förekomma på flera typer av bottenstrukturer. Bilderna är tagna på en lokal i Vrångö skärgård där det påträffades mycket skal från en historisk hästmusselbank. Substratet utgörs av sand och silt med inslag av grus, skal och småsten. Bilden längst ner till höger illustrerar en strömsatt klippavsats (till vänster i bilden) där mängder av skal observerades. Foto: Marine Monitoring.

Rekrytering och överlevnad av settlade hästmussellarver och juvenila musslor gynnas av en tät förekomst av vuxna individer. Den tredimensionella strukturen erbjuder skydd vilket underlättar överlevnad till vuxet stadium (Brash m.fl. 2017, Fariñas-Franco & Roberts 2018). Experiment har visat att juvenila hästmusslor nästan uteslutande återfanns på substrat som delades med levande, vuxna individer, jämfört med alternativa substrat som tomma skal från häst- och kammusslor samt den sorts settlingsrep som används i blåmusselodling (Roberts m.fl. 2011, Fariñas-Franco m.fl. 2012). Larver från blåmussla tycks föredra att settla på filamentösa material så som byssustrådar, hydroider eller alger på musslornas skal, men inte direkt på blåmusselskalen (Seed 1969). Detta verkar även gälla för hästmusslor (Roberts m.fl. 2011, Fariñas-Franco m.fl. 2012).

Hästmusselbankar har en djuputbredning ned till 60–70 meter (Holt m.fl. 1998, Rees 2009) men enstaka individer har påträffats ned till 280 meters djup (Wiborg 1946, de Schweinitz & Lutz 1976). I Norge har hästmusslor rapporterats från en meters djup (Wiborg 1946) och i Maine i USA påträffas musslorna även vid ytan och i hållkar (Read 1969). Generellt antas förekomsten på grundare vatten begränsas av en kombination av tidvattenzonens djuputbredning samt ytvattnets temperatur och

utsötning. Hästmusslor har också en låg tolerans mot uttorkning på grund av svårigheter att hålla skalet slutet under en längre tid. Vid exponering för luft stänger hästmusslan inledningsvis sitt skal men efter några minuter öppnar sig skalet igen vilket snabbt leder till uttorkning (Coleman 1973 i Tyler-Walters 2017). I Öresund återfinns de största förekomsterna av hästmusslor på botten djupare än 25 meter men hästmusslor påträffas även i grundare delar av sundet. I Kattegatt påträffas hästmussla främst djupare än 20 meter, men har även påträffats grundare, bland annat på Lilla och Stora Middelgrund under utsjöbanksinventeringen (Naturvårdsverket 2010). Vid dykundersökningar av Karlsson (2001, 2002) i Vrångö och Pater Nosters skärgård noterades hästmusslor inom ett djupintervall motsvarande 10–27 meter.

Lokalt förekommer hästmusselbankar på platser med starka strömmar såsom fjordtrösklar och sund mellan öar, men bankar kan också påträffas i skyddade vikar eller fjordar (Holt m.fl. 1998, Rees 2009). Populationer av hästmusslor i strömmande vatten tenderar att ha högre tillväxt (Anwar m.fl. 1990, Brash m.fl. 2017). Studier i Kanada har funnit att hästmusselrev förekom på sandbotten och mixad botten längs med och i närheten av långsmala upphöjningar parallella med strömflödet i området (Wilson m.fl. 2021). Från inventeringar i svenska vatten har det konstaterats att hästmusslor vanligen förekommer på sedimentbotten ett par meter från en brant bergvägg, sannolikt på grund av bra strömförhållanden på dessa platser (Karlsson 2001, 2002).

Hästmusslor är filtrerande djur och kan filtrera upp till 4 liter i timmen (Kent 2015). Minskad filtreringsaktivitet under vintern och ökad filtrering under sensvåren överensstämmer med förekomst av växtplankton i vattnet och tolkas som en anpassning till en ojämn födotillgång (Navarro & Thompson 1996). Vidare har histologiska studier demonstrerat hur uppreglering av metabola enzymer vintertid bidrar till att upprätthålla metabolism och respirationen under vintern (Lesser & Kruse 2004). Som filtrerande sessila djur är hästmusslor beroende av de födopartiklar som sjunker eller förs med strömmar till musslan. Magundersökningar på vilda djur har visat förekomst av i huvudsak växtplankton som *Coscinodiscus* och *Chaetoceras*, men också mussellarver, små krabbor, foraminiferer, tintinnider och detritus (Wiborg 1946). Det högsta näringsintaget har påvisats under våren i april till maj. Både kondition (ett mått på vikten av musslans mjukdelar relativt skalets storlek) och gametproduktion stiger med ökande halt av klorofyll a (Brash m.fl. 2017, Fariñas-Franco & Roberts 2018). I områden där fortplantningen är mer säsongsbunden har den kunnat kopplas till ökade nivåer av primärproduktion (Fariñas-Franco & Roberts 2018).

## Begränsningar i salthalt och temperatur

Hästmusslans geografiska utbredning och djuputbredning begränsas sannolikt av temperatur och salthalt (tabell 1). I Irländska sjön där de sydligaste musselbankarna återfinns exponeras musslorna för temperaturer i intervallet 5–16°C (Fariñas-Franco & Roberts 2018), vilket kan jämföras med studier på hästmusslor i Gullmarn och utanför Bergen där motsvarande temperaturintervall var 3–16°C respektive 4–14°C (Brown 1984). Högre temperaturer har visats försvaga byssustrådarna vilket kan bidra till att musslornas förankring i substratet försämras (Kent 2015). Den maximala temperaturen som hästmusslor kan tolerera exponering mot en längre tid ligger omkring 23°C (Read & Cumming 1967), medan den akutkritiska temperaturen är ca 30°C (Read 1969). I områden med tydlig tidvatteneffekt återfinns hästmusslor framför allt nedanför tidvattenszonen, vilket har tolkats som en oförmåga att tolerera högre, fluktuerande temperaturer (Holt m.fl. 1998). Temperaturen påverkar därtill hästmusslors fysiologi och livshistoria. Vintertid ökar hästmusslornas produktion av enzymer som är kritiska för metabolismen och kompenserar för effekten av lägre temperaturer (Lesser & Kruse 2004). Vidare hämmas lek och larvutveckling av låga temperaturer (Read & Cumming 1967) och musslor från bankar på högre latituder har visat på långsammare tillväxt och följaktligen senare könsmognad (Holt m.fl. 1998). Högre temperaturer medför att biodepositionen, dvs ackumuleringen av organiskt material från musslorna, sjunker samt att produktionen av byssustrådar minskar kraftigt (Kent 2015).

Hästmusslan är en marin art och vuxna individer återfinns i regel inte på lokaler med utsötat vatten eller kraftigt fluktuerande salthalter såsom flodmynningar (Holt m.fl. 1998). Hästmusslans salthaltstolerans har skattats till 27–41 psu (Pierce 1970) medan studier på hästmusselbankar i Vita Havet har uppmätt salthalter på ca 25–30 psu (Flyachinskaya & Naumov 2003). Hästmusslan kan överleva kortvariga fluktuationer i salthalt. Davenport & Kjörsvik (1982) visade på att hästmusslor i perioder med lågsalint vatten (16 psu) stängdes och då kunde bibehålla sin högre salthalt i kroppen. Bakhmet m.fl. (2012) konstaterade att en salthalt mellan 30 och 35 psu var optimal för musslor i Vita Havet, men musslorna var toleranta mot kortvariga perioder av lägre salthalter på ner till 15 psu. Undersökningar av Schlieper m.fl. (1958) noterade dock en försämrad kondition hos musslor som utsatts för en salthalt på 15 under 3 dygn (Dinesen & Morton 2014). Studier saknas beträffande salthaltstolerans hos skandinaviska hästmusselpopulationer. Baserat på musslans utbredningsmönster mot Östersjön har hästmusslan bedömts erfordra en stabil salthalt runt 26 psu (Dinesen & Morton 2014). I Västerhavet är ytvattnet utsötat och fluktuationer i salthalten i kustnära områden kan förekomma, vilket medför begränsningar i hur grunt hästmusslan kan överleva. Baserat på hästmusslans



salthalts- och temperaturkrav, samt dokumentation från undersökningar där musslan noterats förekomma i svenska vatten, förväntas att hästmusslor i svenska vatten framför allt förekommer djupare än 10 meter.

Tabell 1. Sammanställning av miljöparametrar (inkluderar värden över hela året) och reproduktionstid för hästmusselbankar i nordostatlanten.

Lokal	Djup (m)	Temp. (°C)	Salthalt (psu)	Strömhast. (m/s)	Reproduktion	Referens
Knähaken, Öresund	30	4–11	28–31	>0,5 (20–30 % av tiden)		Göransson & Karlsson 1998
Knähaken, Öresund					Topp aug-okt	Johansen 2010
Gullmarn, Bohuslän	15	4–16	>20		Topp jul-aug	Brown 1984
Bergen, Norge	15	4–14			Topp jul-aug	Brown 1984
Tromsø, Norge	15	2–8	32–33		Topp jul-aug	Brown 1984
Strangford Lough, Nordirland	20	7–16	32–34		Kontinuerlig	Brown 1984
Strangford Lough, Nordirland	20–23	6–16			Kontinuerlig	Fariñas-Franco & Roberts 2018
Strangford Lough, Nordirland	16–19	5–16			Topp i jul-aug	Fariñas-Franco & Roberts 2018
Scapa Flow, Orkney	23			0,03		Brash m.fl. 2017
Port Appin, Skottland	21			0,11		Brash m.fl. 2017
Lleyn Peninsula, Wales	30	Med. 11 Max. 18		0,24		Brash m.fl. 2017
Lleyn Peninsula, Wales	25	6–17				Kent 2015
Loch Creran, Skottland		5–14				Kent 2015
Vita havet, Ryssland	7–140	-1–9	25–30			Flyachinskaya & Naumov 2003

## Mellanartsinteraktioner

Eftersom hästmusslan är habitatsbildande utgör den en levnadsmiljö för många andra arter som lever mellan och på musslornas skal. Detta medför att hästmusslan interagerar med många andra arter. Exempelvis tycks hästmusslor leva mutualistiskt med tistelsjöborren (*Strongylocentrotus droebachiensis*) i områden där musslan konkurrerar med kelpalger (Witman 1984). I dessa områden kan tistelsjöborren hålla musselbanken fri från kelpalger, samtidigt som musslorna utgör ett skydd för sjöborren från predation från fisk och kräftdjur. Hästmusselbankar har även beskrivits som refuger från predatorer för mindre djur som lever bland musslorna (Witman 1985).

På hästmusslans skal förekommer ofta påväxt i form av skorpbildande rödalger och kalkrörsbyggande maskar. Det finns även djur som parasiterar på hästmusslan, där framför allt äldre hästmusslor kan få skador och deformationer i skalen av det borrande svampdjuret *Cliona celata* (Comely 1978). I Skottland uppskattades att ungefär 20 % av musslorna i en åldrande population var skadade eller missbildade av svampdjuret (Comely 1978). Krabban musselväktare (*Pinnotheres pisum*) och andra arter i släktet *Pinnotheres* förekommer också som parasiter i musslans mantelhåla och kan påverka tillväxten hos musslan (Wiborg 1946, Brown & Seed 1977, Comely 1978).

## Interaktion mellan hästmusslor och andra musselarter

Hästmusslor och blåmusslor har liknande levnadssätt och det är därför tänkbart att dessa konkurrerar med varandra. Hästmusslans långa livscykel innebär dock mer stabila populationer i jämförelse med blåmusslans, vars individantal kan variera kraftigt mellan år och där nya populationer kan etableras inom ett par år. I en undersökning i Skottland noterades en relativt hög settling av blåmusslor inom en hästmusselbank under språngskiktet, på 13 meters djup (Comely 1978). Trots en hög settling av blåmusslor observerades endast ett fåtal individer som var större än 20 mm, vilket tyder på en låg överlevnad inom hästmusselbanken. Comely (1978) påpekade att blåmusslan hade ett svagare försvar mot predatorer jämfört med hästmusslor och därför sannolikt blev utkonkurrerade av hästmusslor. Detta stryks även av experiment av Seed & Brown (1975) som påvisade att predatorer föredrog blåmusslor framför hästmusslor. Comely (1978) observerade att blåmusslor settlat och tillväxt i mantelhålan på hästmusslor. Dessa hade en storlek mellan ett par millimeter upp till över två centimeter, där hästmusslor som huserade de största blåmusslorna uppvisade stora deformationer i skal och inre organ.

I svenska vatten lever hästmusslan och blåmusslan i stor utsträckning i olika habitat. Då hästmusslan har en lägre tolerans för fluktuationer i salthalt än den tåliga blåmusslan, begränsas dess utbredning i mer sötvattenspåverkade miljöer, så som grunda, kustnära och estuarina förhållanden (Dinesen & Morton 2014). I provtagningar längs med västkusten har dock hästmusslor dokumenterats i grunda vatten och i prover tillsammans med blåmusslor (Lundgren 2018, 2019, 2020a, 2020b, Pehrsson 1976).

Hästmusselbankar kan även utgöra en god settlingsmiljö för andra musselarters larver (Rees 2009). Flera arter av kammusslor förekommer i samma typ av miljö som hästmusslan, exempelvis har större kammussla (*Pecten maximus*) och hoppkammussla (*Aequipecten opercularis*) dokumenterats i högre antal i närheten av

hästmusselbankar (Rees 2009). I svenska vatten har kammusslor noterats på djupare botten i Öresund där hästmusslor påträffats i höga tätheter (Länsstyrelsen 2016).

### Predation på hästmusslor

Framför allt förekomst av krabbor och olika tagghudingar spelar en stor roll för populationsstrukturen i en hästmusselbank och är avgörande för överlevnaden av juvenila musslor (Brown & Seed 1977, Anwar m.fl. 1990, Holt m.fl. 1998). Tagghudingar som förekommer i svenska vatten och som kan vara predatorer på hästmusslor är bland annat vanlig sjöstjärna (*Asterias rubens*, figur 3), samt röd och gul solsjöstjärna (*Crossaster papposus* och *Solaster endecia*). Även taggsjöstjärna (*Marthasterias glacialis*) är en predator på hästmussla (Wiborg 1946). Vanlig sjöstjärna prederar framför allt på individer som är mindre än 50 mm i skallängd (Wiborg 1946, Roberts 1975, Seed & Brown 1975) men har på Färöarna även observerats konsumera större individer med en skallängd över 120 mm (Dinesen & Morton 2014).



Figur 3. Vanlig sjöstjärna (*Asterias rubens*) är en effektiv predator på både blåmusslor (*Mytilus edulis*) och hästmusslor (*Modiolus modiolus*). Foto: Marine Monitoring.

Snäckorna valthornssnäck (*Buccinum undatum*), neptunussnäck (*Neptunea antiqua*) och möjligtvis även purpursnäck (*Nusella lapillus*) har visats vara predatorer på hästmusslor (Dinesen & Morton 2014, Wiborg 1946). Valthornssnäckor är effektiva predatorer på ett flertal musselarter och förmodas kunna begränsa etablering av nya bestånd av hästmusslor på hårbottenssubstrat (Tyler-Walters 2007). I en undersökning av maginnehållet hos valthornssnäckor från Knähakens hästmusselbank noterades att hästmusslor regelbundet förekom i dieten (Nielsen

1974). Trots att många musslor vid Knähaken uppvisade ärr från predationsförsök från valthornssnäckan, lyckades valthornssnäckan troligtvis endast konsumera svaga eller döda musslor. I samma studie rapporterades att större exemplar av hästmusslor kunde undvika predation från snäckor genom att stänga skalet under en längre tid. Under flera predationsförsök observerades hästmusslan dessutom stänga skalet över valthornssnäckan med en sådan kraft att snäckan skadades (Nielsen 1974). Experiment med purpursnäckor, vilka kan borra sig igenom musselskal, har visat att dessa föredrar blåmusslor före hästmusslor (Wright & Francis 1984 i Dinesen & Morton 2014). Detta skulle kunna bero på att hästmusslans tjockare skal utgör ett bättre skydd i jämförelse med blåmusslans. Därtill visades att preferensen för blåmusslor över hästmusslor minskade när byssustrådarna skrapats av från musslornas skal, vilket tyder på att byssustrådarna utgör ett skydd mot predation från snäckorna (Wright & Francis 1984 i Dinesen & Morton 2014).

Strandkrabba (*Carcinus maenas*) och krabbtaska (*Cancer pagurus*) kan knäcka skalet på små musslor (<50 mm) med sina klor (Seed & Brown 1975). Predation har även observerats av eremitkräftor (*Pagurus bernhardus*) på individer upp till 25 mm skallängd och simkrabbor (*Liocarcinus depurator*) på individer upp till 35 mm skallängd (Dinesen & Morton 2014). Andra arter som betraktas som betydande predatorer på hästmusslor är havskatt (*Anarhichas lupus*) liksom amerikansk hummer (*Homarus americanus*, Wiborg 1946), vilket talar för att även europeisk hummer kan utgöra ett predationstryck på hästmusslor.

Bestånd av hästmusslor uppvisar ofta en så kallad bimodal populationsstruktur med en högre förekomst av små, unga individer och av större, äldre individer medan medelstora musslor förekommer i en lägre andel. Detta tyder på att predationstrycket är som högst för små musslor men minskar när hästmusslorna har vuxit förbi en viss storlek, ett så kallat predationsfönster (Seed & Brown, 1975, Fariñas-Franco & Roberts 2018). Studier har visat att när musslorna uppnår en längd motsvarande 35–40 mm är de mindre sårbara för predation och kan försvara sig mot de flesta attacker från predatorer (Wiborg 1946, Brown & Seed 1977, Comely 1978, Dinesen & Morton 2014). Endast de största predatorerna klarar av att öppna musslor med en storlek över 45–60 mm och större hästmusslor är därför till stor del fria från predation (Roberts 1975, Seed & Brown 1978, Holt m.fl. 1998). Hur stor betydelse predationstrycket har för hästmusselbeståndens fortlevnad är dock okänt (Dinesen & Morton 2014). Troligtvis är predationen på små musslor större i områden där musslorna förekommer nedgrävda i mjukbotten och därför är mer lättåtkomliga jämfört med de som kan söka skydd i aggregeringar (Holt m.fl. 1998).

## Sammanfattning

Hästmusslan är långlivad och populationer domineras oftast av individer som är mellan 15–20 år. Lekens start och varaktighet varierar mellan bestånd och rekryteringen kan vara oregelbunden och sker vanligtvis vartannat till var tredje år. I Bohuslän toppar leksäsongen i juni eller juli och i Öresund finns indikationer på att hästmusslan leker i augusti till början av oktober. Hästmusslans larver sprids med strömmar och settlar cirka en månad efter befruktning, men larvstadiets längd beror på vattentemperaturen. Larvspridningen kan skattas med simuleringar baserat på havsströmmar och antaganden kring larvstadiets längd. Genom att komplettera spridningsmodeller med populationsgenetiska analyser går det att uppskatta hur långt larverna sprids. Hästmusslans larver tycks föredra att settla i områden där levande musslor förekommer, där de sätter sig på filamentösa material så som byssustrådar eller hydroider på skalen. Överlevnaden hos larver gynnas av en tät förekomst av vuxna individer där den tredimensionella strukturen erbjuder skydd under musslans tillväxt.

Hästmusslan lever på flera typer av substrat och tillväxten gynnas av strömsatta förhållanden. Musslan kan överleva låga syreförhållanden under en relativt lång tid, men tycks ha en förhållandevis låg tolerans för låga salthalter, höga temperaturer samt exponering för luft, vilket medför begränsningar i hur grunt de kan förekomma i svenska vatten. Baserat på hästmusslans salthalts- och temperaturkrav, samt dokumentation från undersökningar i svenska vatten, förväntas att hästmusslor i svenska vatten framför allt förekommer djupare än cirka 10 meter.

Hästmusselbankar kan utgöra en god settlingsmiljö för andra musselarters larver och bland annat har kammusslor och blåmusslor noterats inom hästmusselbankar. Blåmusslor tycks dock ha en låg överlevnad då de förekommer i hästmusselbestånd, sannolikt då de har ett svagare försvar mot predatorer och därför blir utkonkurrerade av hästmusslor. Predatorer som krabbor, snäckor och tagghudingar spelar en stor roll för populationsstrukturen i en hästmusselbank och är avgörande för överlevnaden av juvenila musslor. Vid en skallängd på cirka 40 mm minskar predationen på musslorna, men hur stor betydelse predationstrycket har för hästmusselbeståndens fortlevnad är okänt. Troligtvis är predationen på små musslor större i spridda bestånd där musslorna är mer lättåtkomliga jämfört med de som kan söka skydd i aggregeringar.

## Kapitel 2. Förekomst av hästmussla

Hästmusslor påträffas på norra halvklotet i både Stilla havet och Atlanten. I atlantiska vatten är musslan relativt vanlig längs med Kanadas östkust, liksom i nordostatlantiska vatten från södra delen av Barents hav och Vita havet i norr till södra delen av Nordsjön och Irländska sjön i söder. Utbredningen begränsas troligen av temperatur och salthalt (se kapitel 1). Hästmusslor förekommer längs med Sveriges västkust och Danmarks östkust, men på grund av artens höga salthaltskrav begränsas utbredningen vid Östersjöns inlopp. Endast enstaka noteringar har gjorts söder om Öresund och Bälthaven. Hästmusselsamhällen har beskrivits förekomma fläckvis på bottnar djupare än 25 meter i stora delar av Kattegatt, Bälthavet och Öresund (Göransson 2010). Utbredningen i dessa områden verkar dock ha minskat och förekomst av täta bestånd av hästmusslor är idag sällsynt. I svenska vatten finns enbart ett fåtal områden där hästmusslor har noterats i höga tätheter i modern tid.

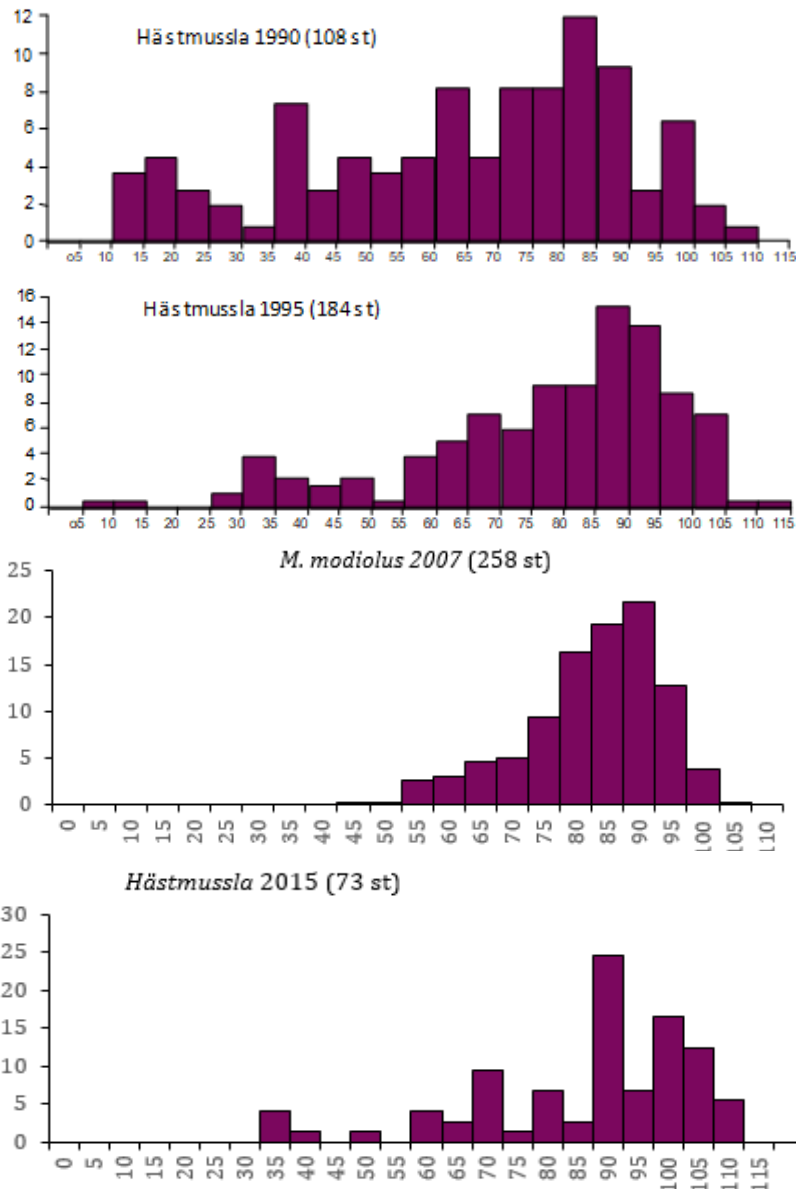
Utav den data som insamlats till den här sammanställningen är en stor del noteringar från bottenhugg. Hästmusslor förekommer ofta i kluster vilket innebär en stor variation i täckningsgraden på botten. Då en mycket liten yta provtas med en bottenhuggare kan täckningsgraden av musslor därför bli missvisande och förekomst av hästmusslor i ett område vid återbesök är svårt att verifiera. Vidare har den insamlade datan till stor del mottagits från nationella och internationella databaser, där informationen kring datan inte alltid är fullständig. Information har därtill saknats gällande vilken provtagning datan kommer ifrån, provtagningsår och metoder. Flertalet noteringar om hästmusslor är dessutom av tomma skal som påträffats på stränder och viss data har uppenbart felaktiga positioner.

I följande kapitel behandlas förekomst av hästmussla i Kattegatt och den svenska delen av Skagerrak. I ett separat avsnitt behandlas även möjliga orsaker till tillbakagång. Kapitlet ämnar således besvara frågeställningarna 7–9 i bilaga 1.

### Förekomst i Öresund

Reservatet Knähaken i norra Öresund är kanske den mest kända lokalen med ett rikt bestånd av hästmusslor. Området var typlokal för Petersen, som genomförde omfattande inventeringar i Västerhavet under början av 1900-talet. Det finns ett flertal historiska undersökningar från slutet 1800-talet och första halvan av 1900-talet som vittnar om rika bestånd av hästmusslor i Öresund. I en sammanställning av historisk data av Göransson (2010) beskrivs provtagningar vid två stationer i området vid Knähaken med bottenhuggare under 1910-talet av Petersen (station 4, idag benämnd P4) och Björk (station 39, idag benämnd HA). De två stationerna återbesöktes under 1930- och 40-talet med bottenhuggare samt under 1990-talet och framåt med bottenhuggare. Vid återbesöken 1990 återfanns endast ett fåtal hästmusslor, i jämförelse med de nära hundra individerna som förekom i samma 10

provhugg 1911 (Göransson 2002). År 2001 skapades ett marint reservat i området med syfte att skydda bankarna. Inom skötselplanen för området finns ett övervakningsprogram där bankarna undersöks med bottenkrapning med triangelskrapa i tre transekter samt bottenhugg på två lokaler med fem hugg vardera. Troligtvis är området det enda i Sverige med en återkommande övervakning av hästmusselsamhället (Göransson 2010).



Figur 4. Uppmätta längder (mm) på hästmusslor i Knähakens reservat från skrap inom reservatet, visat som andel (%) av alla mätta musslor det året. Skrapen från 1990 och 2015 är med utgångspunkt från Knähakenpricken. Åren 1995 och 2007 genomfördes skrapen i reservatets södra del. Figurer från Helsingborgs kommun.

Inom reservatet har bottenskrap även genomförts under informationsturer i den södra delen och hästmusslans abundans har noterats vid ett flertal tillfällen (Helsingborgs kommun, opubl.). Skrap med uppmätning av mussellängder har genomförts vid fyra tillfällen inom reservatet av Helsingborgs kommun (figur 4). Avsaknaden av mindre musslor tyder på att nyrekryteringen av juveniler har minskat och att banken nu består av framför allt äldre individer. Resultat från en undersökning av Göransson & Karlsson (1998) pekade på att utbredningen har minskat i den nordöstra delen av reservatet. Gipsutsläpp från industri och utbyggnad av Västhamnen i Helsingborg samt förändrade lokala strömningsförhållanden har angetts som möjliga orsaker till minskningen, men dessa är dock svåra att fastställa på grunda av brist på utredningar.

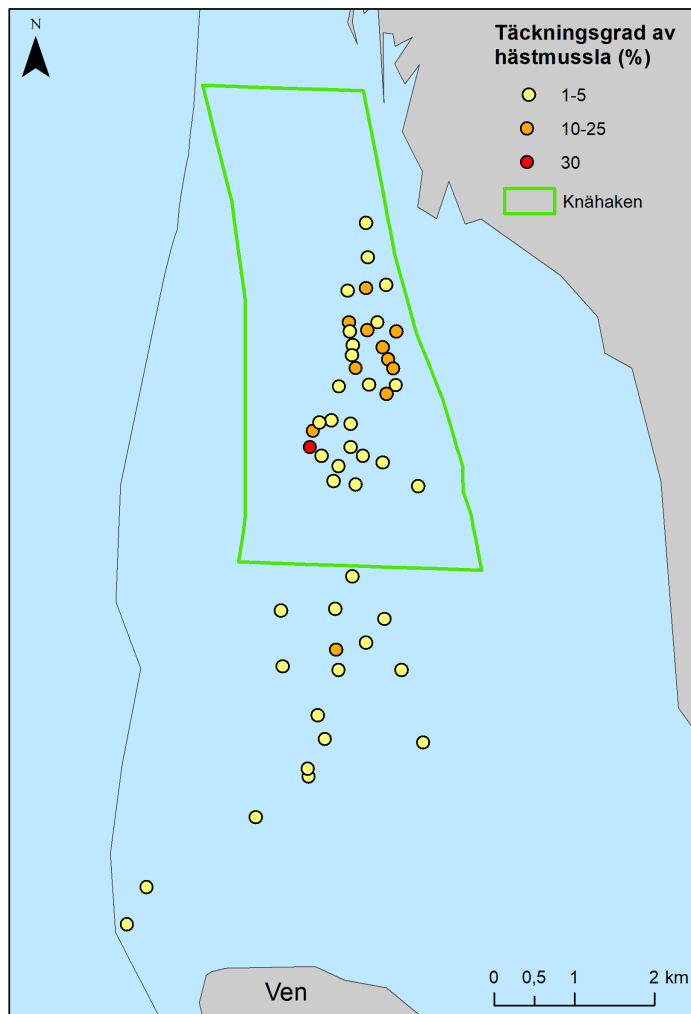


Figur 5. Förekomst av hästmusslor i Knähakens naturreservat. På bilden syns även de andra vanligt förekommande arterna valthornssnäcka (*Buccinum undatum*) och fransormstjärnor (*Ophiura* spp.). Bild från länsstyrelsens videoundersökning 2019 (Göransson 2019).

Knähaken undersöktes senast 2019 i en dropvideoinventering (Göransson 2019). I undersökningen återfanns hästmusslor med som högst 30 % täckningsgrad inom området (figur 5 och 6). Under de senaste åren har flera undersökningar även noterat hästmusslor i andra delar av Öresund. År 2015 genomfördes en videoinventering där aggregat av hästmusslor påträffades norr om Staffans bank och även norr om Ven (Länsstyrelsen 2016). Hästmusslorna uppnådde dock inte en sådan täckningsgrad att det klassas som en "bank" i OSPAR:s lista över skyddsvärda och hotade habitat (>30 % på en yta över 10 m<sup>2</sup>, men även en mosaik med kluster av musslor kan klassas som bank trots en lägre täckningsgrad, Rees 2009). Senare undersökningar har även de påträffat hästmusslor i samma område. I en undersökning 2018 av bottarna kring Ven noterades hästmusslor på ett flertal



provpunkter norr och söder om ön på djup mellan 20 och 28 meter, där täckningsgraden bedömdes till som mest 10 % (Göransson 2018c). Under 2019 års inventering påträffades hästmusslor i samma område med en täckningsgrad på cirka 3 % (Göransson 2019). Flertalet mindre bankar har noterats även på den danska sidan av Öresund, speciellt väster om Ven (Jens Peder Jeppsen, Öresundsakvariet, *pers. komm.*). Enstaka individer av hästmusslor har även återkommande noterats i hugg av Öresunds vattenvårdsförbunds årliga provtagning på djup mellan 3,5–7 meter i anslutning till ålgräsängar. Att döma av biomassan är noteringarna av hästmussla i undersökningarna juvenila individer.



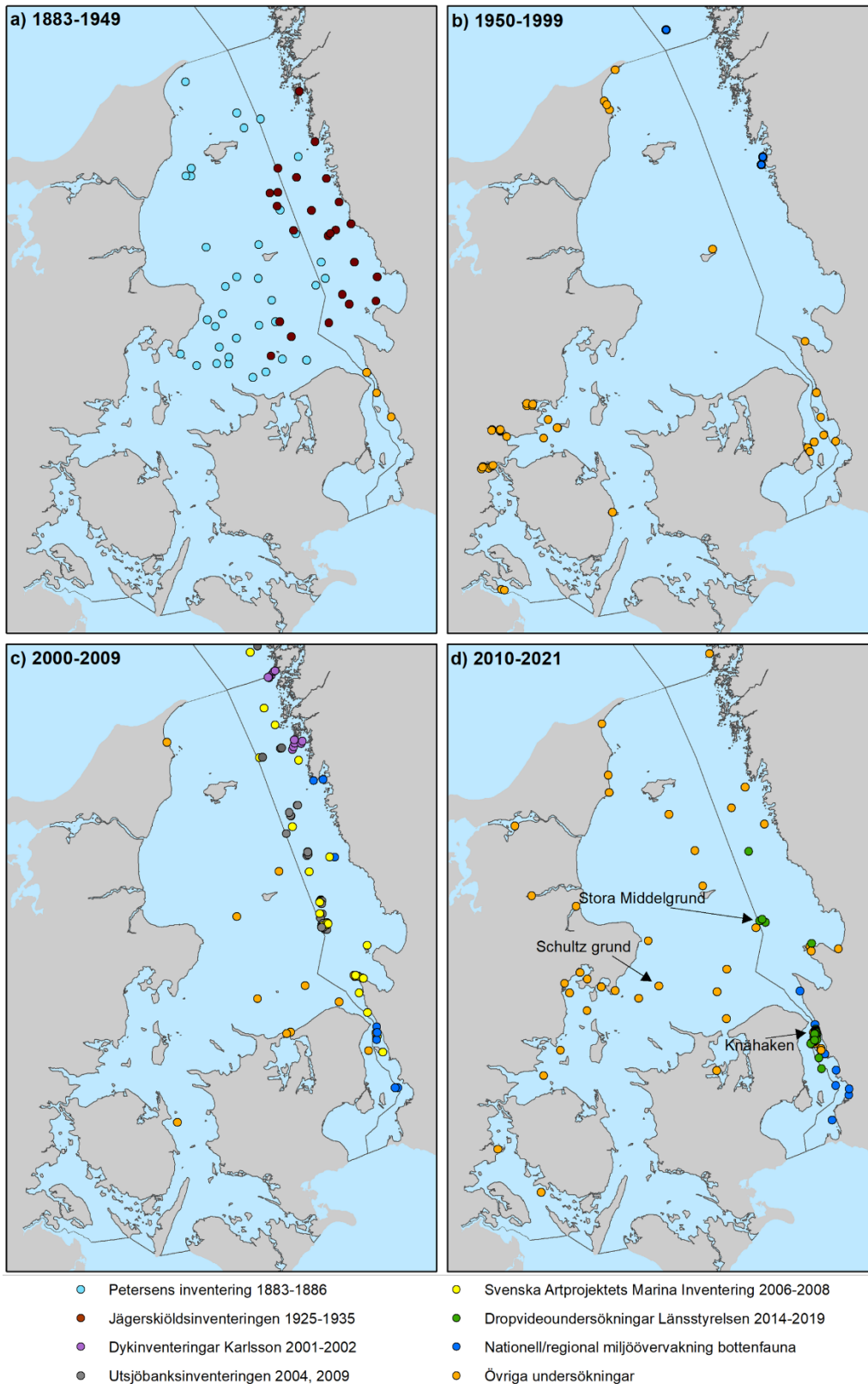
Figur 6. Täckningsgrad av hästmusslor inom och söder om Knähakens naturreservat. Data från undersökningar av Göransson (2018c och 2019).

## Förekomst i Kattegatt

Petersen genomförde en omfattande inventering under åren 1883–1886 med bottenkrap på totalt 525 platser i Kattegatt och södra Skagerrak (figur 7a). Under expeditionen noterades hästmusslor i prover från 35 lokaler. En stor del av de skrap där hästmusslor noterades var belägna i sydvästra delen av Kattegatt, bland annat i området kring Schultz grund där hästmusslor även noterats i modern tid (Johansen 2010). Petersen beskrev att hästmusslor framför allt påträffades söder om Anholt i Kattegatt men även utanför Läsö och Aalbäckbuktens djupare områden samt i vatten i Öresund och Stora Bält ned till Langelandsbältet (Petersen 1893). I norra delen av Kattegatt noterades endast små individer i skrapen. Hästmusslorna förekom på blandbottnar eller sandbottnar på djup mellan 6 och 40 meter. Få av de lokaler som provtogs under Petersens expedition har återbesökts. Lokaler provtagna med bottenhuggare av Petersen i Kattegatt under 1911–1912 undersöktes dock på 1980-talet (Pearson m.fl. 1985) där en lokal vid Hesselö i danska Kattegatt med tidigare notering av hästmusslor inte visade på någon förekomst.

I danska vatten har en undersökning genomförd av Köpenhamns universitet analyserat hästmusslor vid Schultz grund i Stora Bält (Johansen 2010). Musslor från banken uppmättes 2010 till en längd mellan 10–94 mm med en medellängd på 55,2 mm och åldersbestämdes till en ålder mellan 2 och 17 år med en medelålder på 10 år. Noteringar av hästmusslor har även beskrivits av dykare från Köpenhamns universitet i närheten av Gilleleje på ca 18 meters djup precis under språngskiktet samt på grusig och mjukbotten i sydvästra Kattegatt på djup mellan 16 och 25 meter där strömmen är stark (Jens Peder Jeppsen, Öresundsakvariet, *pers. komm.*). I övrigt förekommer få inventeringar inom den danska nationella marina databasen MADS som har visat på förekomst av hästmussla (Calabuig 2014).

I svenska delen av Kattegatt noterades hästmusslor i Jägerskiölds omfattande inventeringar mellan 1921–1938 (figur 7a). I Jägerskiöldinventeringen användes flera olika typer av skrapor (trekantsskrapa, fyrkantsskrapa, ringskrapa och Agassiztrål i olika storlekar) för att samla in prover. Under inventeringen antecknades inte det totala antalet individer som skrapats upp utan endast antalet individer som insamlats för arkivering. Således kan datan främst användas som information om förekomst eller icke-förekomst av hästmusslor i skrapen. Under inventeringen noterades hästmusslor på 26 lokaler i Kattegatt på djup mellan 7 och 84 meter (figur 7a). Under svenska artprojektets marina inventering (Karlsson m.fl. 2014) återbesöktes 20 av Jägerskiölds lokaler i Hallands län, varav enstaka hästmusslor förekom på två lokaler (figur 7c). Dessa båda lokaler hade ingen notering av hästmussla i Jägerskiölds inventering.



Figur 7. Förekomst av hästmussla i undersökningar i Kattegatt, uppdelat efter årsintervall. I kartorna har datan grupperats baserat på undersökning. Platser med förekomster som nämns i texten är utpekade.

I Naturvårdsverkets inventeringar av utsjöbankar 2004 och 2009 påträffades omfattande hästmusselbankar på utsjöbankarna i Kattegatt (figur 7b). Störst förekomster noterades på Lilla och Stora Middelgrund (Naturvårdsverket 2006, Naturvårdsverket 2010). På Stora Middelgrund konstaterades att ungefär hälften av de hästmusslor som påträffades på banken hade krabban musselväktare (*Pinnotheres pisum*) i sig. Musselväktare har visat på en nedgång i svenska vatten de senaste decennierna (ArtDatabanken 2019). Även på Fladen och Röde bank påträffades hästmusslor. Under en videoinventering av Stora Middelgrund och Röde Bank 2016 noterades endast enstaka levande musslor på Stora Middelgrund medan inga musslor noterades vid Röde Bank (Emanuelsson & Göransson 2017a), se figur 7d. Hästmusslorna på Stora Middelgrund påträffades på bottnar med förekomst av tomma skal från hästmussla, vilket vittnar om tidigare förekommande bestånd. Vid Lilla Middelgrund noterades två individer av hästmussla på den östra branten av utsjöbanken (Göransson 2018b). I en videoinventering av Fladen där hästmussla särskilt skulle eftersökas, påträffades inga individer 2016 (Emanuelsson & Göransson 2017b). Noterbart är att inventeringarna vid Lilla Middelgrund och Fladen inte har innefattat provpunkter på utsjöbankarnas grundare delar, varför eventuella bestånd av hästmusslor kan ha missats. SLU återbesökte många av de lokaler som tidigare inventerats på Stora och Lilla Middelgrund år 2020 med syfte att undersöka förekomsten av hästmusslor och maerl. Under videoinventeringen noterades områden på bankarna med förekomst av skal från hästmussla, men inga levande musslor noterades (Andreas Wikström, SLU aqua, *pers. komm.*). Omfattande videoinventeringar har också genomförts på uppdrag av länsstyrelsen på mjukbottnar i Kattegatt öster om utsjöbankarna där hästmussla särskilt eftersökts, men utan noteringar av musslan (Länsstyrelsen 2016, Göransson 2018a, 2018b).

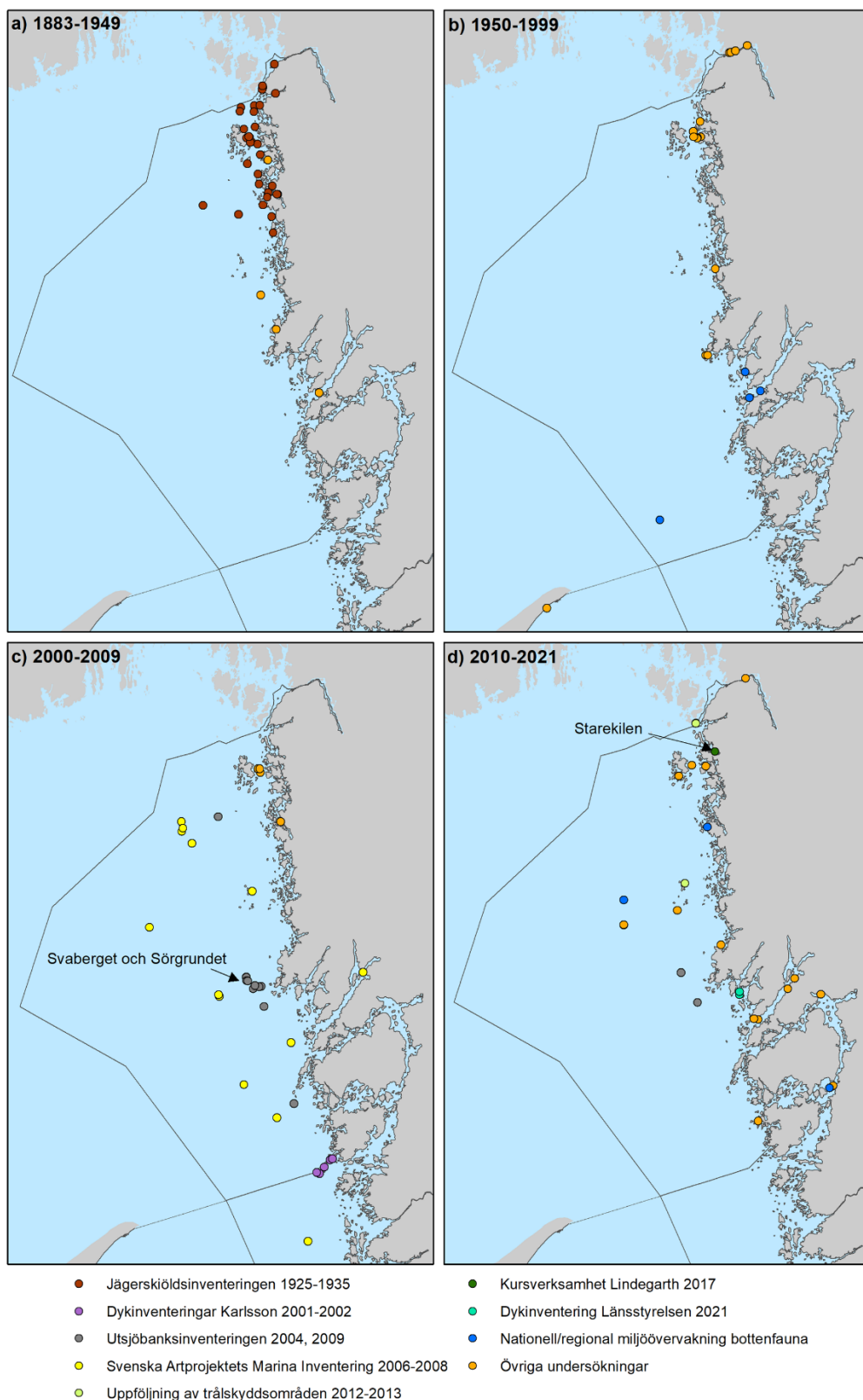
I Göteborgsområdet har det under dykinventeringar år 2000 noterats hästmusslor på flera transekter i Pater Noster-skärgården på djup 10–27 meter och i Vrångöskärgården på djup 12–20 meter (Karlsson 2001, 2002). Dessa beskrivs förekomma ”2–10 m ut från bergfoten av en strömspolad lokal där den bildade glesa bäddar, men även i grusfickor längs sluttningarna”. De lokaler i Pater Noster skärgård och Vrångöskärgården där högst förekomst noterades av Karlsson återbesöktes år 2014 (Anders Olsson, Länsstyrelsen Västra Götaland, *pers. komm.*). Vid återbesöken påträffades endast döda skal. Döda skal från hästmussla noterades även i Vrångöskärgården vid en dykinventering 2021 (Andersson m.fl. 2021).

## Förekomst i Skagerrak

I svenska delen av Skagerrak noterades hästmusslor på 40 lokaler i norra Bohuslän under Jägerskiöldsinventeringen. Musslorna förekom på djup mellan 7 och 195 meter (figur 8a). Enstaka noteringar har gjorts framför allt i Kosterhavet och Gullmarn under 1950 till 1990-talet. Bland annat har en bank beskrivits och undersökts vid Lindholmen i yttre delen av Gullmarn (Brown 1984). Enstaka noteringar har gjorts i Gullmarn på senare tid (Eriksson m.fl. 2011, Karlsson m.fl. 2014, ArtDatabanken 2021) samt i fjordsystemet innanför Orust och Tjörn inom projektet Waters och bottenhugg inom den nationella miljöövervakningen av bottenfauna, då även skal av hästmussla noterats. I Sannäsfjorden noterades under en dyktransekt musselskal från hästmussla samt enstaka individer på sandbotten nedanför en klippvägg, på cirka 10 meters djup (Loo & Pleijel 2008). I samma fjord har musslor noterats i tidigare undersökningar (Pleijel 1988).

I Utsjöbanksinventeringen (Naturvårdsverket 2010) påträffades hästmusslor i enstaka exemplar under skrap på Svaberget och Sörgrundet utanför Smögen (figur 8c). Under svenska artprojektets marina inventering (Karlsson m.fl. 2014) noterades även ett fåtal individer vid Väderöarna och i ett flertal skrap på utsjölokaler längs med västkusten (figur 8c). Inom en dykinventering som utfördes längs med Bohuskusten (Strömstad, Smögen, Lysekil och Vrångöskärgården) noterades endast en levande individ av hästmussla 2020, vilken påträffades utanför Lysekil (Andersson m.fl. 2021).

I Koster har fynd gjorts av hästmussla även under 2000-talet, främst i bottenkrapskurser utförda av Tjärnö marinbiologiska station i Kosterrännan. I inventeringen av trålskyddsområden i Kosterhavet noterades stora mängder skal av blåmussla eller hästmussla nedanför en lodrät vägg öster om Kattholmen utanför Lunnevik (Jonsson 2014). En tidigare okänd hästmusselbank upptäcktes även i Starekilen under kursverksamhet 2017 på Tjärnö Marinbiologiska laboratorium (figur 8d).



Figur 8. Förekomst av hästmussla i undersökningar i Skagerrak, uppdelat efter årsintervall. I kartorna har datan grupperats baserat på undersökning. Platser med förekomster som nämns i texten är utpekade.

## Möjliga orsaker till tillbakagång

Minskning av hästmusslor har setts i flera delar av världen, däribland i nordostatlanten (Rees 2009). I svenska vatten har nedgångar setts bland annat i Knähaken, på Kattegatts utsjöbankar och i Göteborgs skärgård (se ovan). Men artens minskning i svenska och danska vatten är till stor del odokumenterad och orsakerna okända, då återkommande övervakning saknas. Hästmusslan är långlivad och kan därmed reproducera sig under lång tid. Eftersom bestånden av hästmussla domineras av vuxna individer är fluktuationerna små jämfört med mer kortlivade arter som blåmusslan, vilken kan ha en hög mellanårsvariation av populationerna. Det kan därför vara svårt att skilja hästmusslans naturligt begränsade rekrytering från förändringar i beståndsstrukturen till följd av yttre påverkan. Detta medför svårigheter med att övervaka vilka hot mot hästmusslan som på lång sikt kan påverka beståndet negativt.

## Fysisk störning

Fysisk påverkan så som trålningsfiske kan splittra aggregat av musslor och skada individer och ses som ett stort hot mot hästmusselbankar (Rees 2009). I Strangford Lough i Nordirland har bestånden av hästmussla minskat kraftigt i utbredning, där överexploatering till följd av trålningsfiske efter kammusslor samt misslyckad rekrytering av hästmusslor ses som huvudfaktorerna till nedgången (Fariñas-Franco & Roberts 2018). Sannolikt tar det mycket lång tid för en hästmusselbank att återhämta sig från ett störningsmoment. Enligt rapporter från norska musselskrappare tar det 12–20 år för en renskrapad hästmusselbank att återhämta sig (Wiborg 1946). En undersökning i New England av Witman (1984) visade på en låg återhämtning av hästmusselbottnar. I undersökningen avlägsnades hästmusslor från mindre hårdbottensytor i en bank och efter två år hade inget av områdena återkoloniserats av musslor, i stället hade kelp tagit över den lediga ytan.

Övertäckning av sediment till följd av en ökad grumling från trålning har även diskuterats som en bidragande orsak till minskning av bestånden i Strangford Lough. I området kunde en nästan total övertäckning till följd av ökad sedimentation observeras av de återstående musslorna i de bestånd som utsatts för trålning (Fariñas-Franco m.fl. 2014). Hästmusslor är sannolikt inte direkt påverkade av grumligt vatten då de förekommer i både klara och grumliga vatten (Holt m.fl. 1998). Hästmusslan har däremot genom experiment visats vara känslig för översedimentation och kan inte gräva sig upp vid en sedimentpålagring av ett par centimeter, till skillnad från blåmusslor (Hutchinson m.fl. 2016). Enligt Hutchinson m.fl. (2016) tolererar hästmusslor plötslig översedimentering under kortare perioder, men i perioder över 16 dagar ökar mortaliteten. Hästmusslor förefaller

dock ha en högre tolerans för låga syrekoncentrationer relativt blåmusslor (Theede m.fl. 1969). Senare experiment av Hutchinson m.fl. (2020) har därtill konstaterat att musslorna är desto tåligare för en mer kontinuerlig översedimentering. Hutchinson m.fl. (2020) observerade att hästmusslor, till skillnad från blåmusslor, inte använder byssustrådarna för att justera sin position, utan begravs därför i sedimentet om de blir översedimenterade. Hästmusslan kunde dock flytta sediment som hamnat på denne genom att blåsa ut vatten över skalet och förflytta sig en kortare sträcka (<5 cm) troligtvis genom att trycka sig upp med hjälp av foten. Översedimentering av hästmusselbankar kan även minska ytan av tillgängligt substrat för settling för nya larver (Fariñas-Franco m.fl. 2014).

I Öresund är bottenrålning förbjuden sedan 1932 och analyser av de skrap från provtagningar och informationsturer för allmänheten som har genomförts i Knähakens hästmusselsamhällen tyder inte på en minskning till följd av provtagningarna (Göransson 2010). Anledningen till de minskningar som har noterats i Knähakens hästmusselbestånd har troligtvis ett annat ursprung än fysisk påverkan från redskap, där förändrade fysikaliska förhållanden har tagits upp som en möjlig orsak (Göransson & Karlsson 1998).

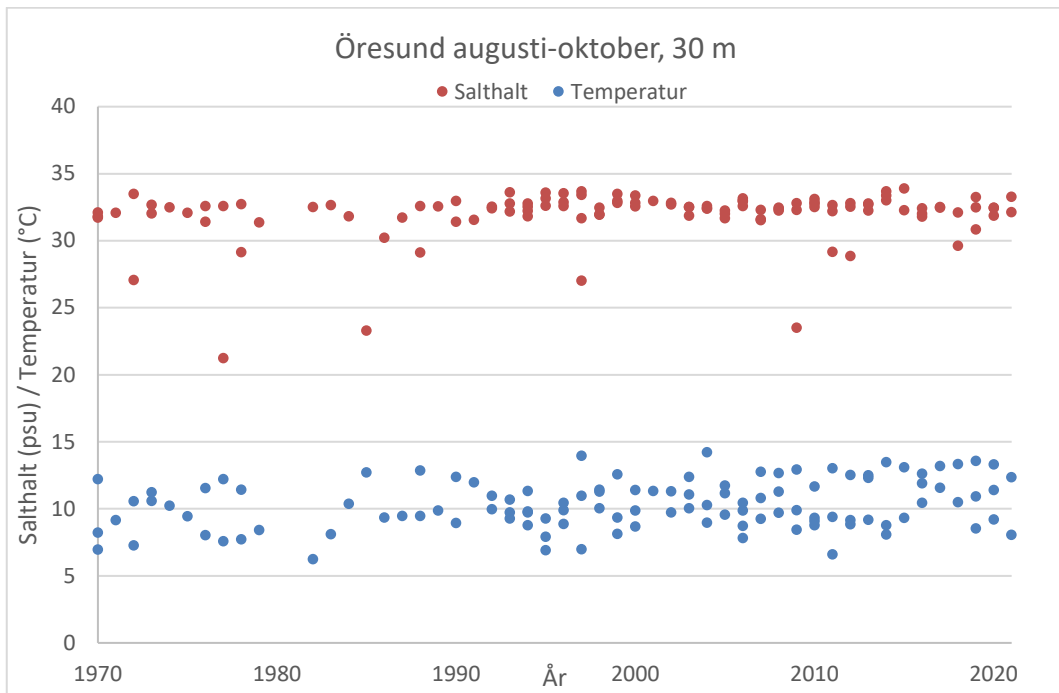
I Danmark flyttades under 1900-talet många av de stenrev som tidigare fanns i Kattegatt och användes som utbyggnad för hamnpirar och skydd mot kusterosion. Sammanlagt förflyttades ungefär 1,4 miljoner kubikmeter sten, vilket innebar stora habitatförändringar för faunan i området (Loo & Isaksson 2015). Exempelvis påträffas sjöborrar på betydligt färre lokaler. Bortforslingen av sten kan också ha inneburit att hästmusslor påverkats.

## **Förändrade fysikaliska förhållanden**

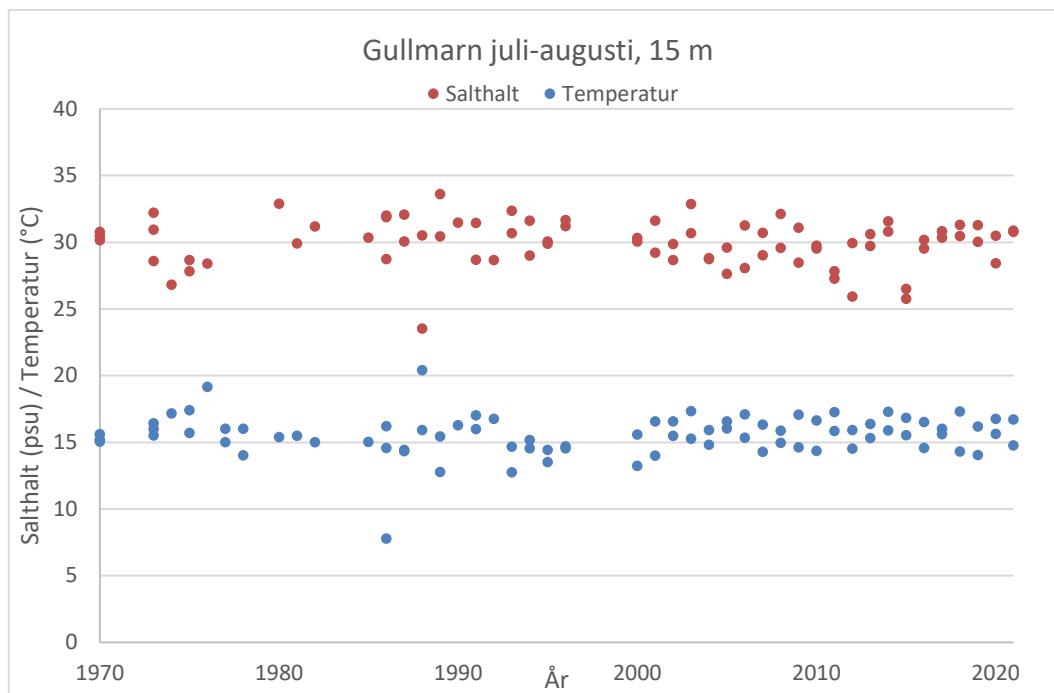
I kustnära ekosystem råder fluktuerande miljöförhållanden. Till följd av klimatförändringar och ökad landavrinning utsätts djurlivet för bland annat försurning, temperaturhöjningar och minskad salinitet i ytvattnet. Hästmusslan har, till skillnad från blåmusslan, en lägre tolerans för förändringar i fysikaliska parametrar så som temperatur och salthalt och kan därför vara mer känslig för miljöförändringar (se avsnitt "Gynnsamma miljöförhållanden för hästmusslan"). Widdows (1991) noterade att förändringar av temperatur och tillgång till föda som innebar en längre tid i larvstadiet för blåmussellarver ökade dödligheten hos larverna. Troligtvis kan även fördröjningar av hästmusslans larvstadier orsaka en högre dödlighet (Tyler-Walters 2007). Högre temperaturer har också visats minska depositions hastigheten och produktionen av byssustrådar hos adulta hästmusslor (Kent 2015) vilket kan minska kvaliteten på en musselbank.



Data för temperatur och salthalt under hästmusslans reproduktionsperiod i närheten av befintliga hästmusselbankar visar ingen tydlig trend i förändring över tid. Det finns dock en viss indikation på att medeltemperatur ökat något, framför allt i Öresund men även i Gullmarn, vilka är de områden där reproduktion hos hästmussla har studerats (se vidare avsnitt tabell 1). Vid en jämförelse mellan åren 1970–1990 och 2000–2020 har medeltemperaturen ökat från 9,7°C ( $\pm 1,9$  standardavvikelse) till 10,7°C ( $\pm 1,8$ ) på 30 meters djup under reproduktionsperioden (aug-okt) i Öresund (figur 9) och från 15,4 °C ( $\pm 2,1$ ) till 15,7°C ( $\pm 1,0$ ) på 15 meters djup (jul-aug) i Gullmarn (figur 10).



Figur 9. Temperatur och salthalt i Öresund från nationell miljöövervakning vid stationerna W Landskrona och N Ven under åren 1970–2021. Data visas för lekperioden för hästmusslor i Knähaken (augusti-oktober) och på det djup hästmusselbanken undersökts (30 m) enligt Johansen (2010). Data hämtat från SMHI Sharkweb.



Figur 10. Temperatur och salthalt i Gullmarn från nationell miljöövervakning vid stationerna Släggö och Tröskeln under åren 1970–2021 samt data från Brown (1984) under åren 1977–1978. Data visas för lekperioden för hästmusslor vid Lindholmen (juli-augusti) och på det djupa hästmusselbanken undersökts (15 m) enligt Brown (1984). Data hämtat från SMHI Sharkweb.

I Öresund har förändrade lokala strömförhållanden tagits upp som en möjlig anledning till de minskande bestånden av hästmussla (Göransson & Karlsson 1998). Låga strömhastigheter kan medföra en minskad tillgång till föda för musslor (Wildish & Kristmanson 1985) och kan även medföra en ökad sedimentering och därför missgynna beståndet (Tyler-Walters 2007). Återkommande syrebrist har även noterats i Öresunds bottenvatten och tros vara en anledning till minskningen av de botten samhällen med kräftdjuret *Haploops* som tidigare funnits i rika bestånd i Öresund (Göransson 2010). Data från mätsonder utanför Råå och Ven visar på periodvisa nedgångar i syrehalt under sommar och höst, där halterna av syre vissa år har nått ner till mindre än 2 ml/l under kortare perioder (Ehrnstén 2018). Under denna nivå är halterna kritiska för bottenlevande djur. Vid ett experiment där vävnaden från ett flertal mjukbottenlevande evertebrater från Kattegatt och Östersjön utsattes för låga syrekoncentrationer visade sig hästmusslor vara den mest toleranta arten (Theede m.fl. 1969). Sannolikt kan hästmusslorna därför klara av kortvariga perioder av låga syrgashalter. Längre perioder med syrebrist i bottenvattnet tros däremot kunna uppstå i framtiden till följd av en ökad uppvärmning av kustvattnet, med minskad löslighet av syre samt kraftigare språngskikt och ökad nedbrytning i bottenvattnet (Ehnstén 2018, Diaz & Rosenberg 2008).

Havsförsurningens påverkan på ekosystemet blir allt mer aktuellt i samband med klimatförändringar. Blåmusslor utsatta för sådana nivåer av havsförsurning som kan förväntas i slutet av detta sekel har visats minska skaltillväxten och förtunna skalet hos musslor (Baden m.fl. 2021). I kustnära miljöer kan pH-värdet fluktuera beroende på exempelvis avrinning från land och bedöms kunna begränsa larvutvecklingen hos musslor redan i dagsläget (Baden m.fl. 2021 och referenser däri). Studier där mussellarver (*Mytilus galloprovincialis*) utsatts för kortvariga variationer i pH visar på förändringar i skalutvecklingen hos larven samt dess utveckling mellan olika larvstadier (Kapsenberg m.fl. 2018).

## Biotiska faktorer

Avsaknad av toppredatorer i svenska vatten har resulterat i en ökning av mesopredatorer i kustnära vatten, exempelvis strandkrabba och sjöstjärnor (Christie m.fl. 2020). Undersökningar i Oslofjorden visar på ett högt predationstryck från strandkrabba och stensnultra på nysettlade blåmusslor som skulle kunna bidra till en minskning av blåmusselbestånden (Christie m.fl. 2020). Huruvida ett ökat antal predatorer har lett till minskade populationer av hästmussla har inte undersökts i skandinaviska vatten. Om musslor förekommer mer utspritt på botten kan predationen vara mer effektiv på mindre individer. I redan utsatta bestånd där tätheten av musslor har minskat kan en hög predation bidra till en minskning av rekryteringen i området.

Som en filtrerande, fastsittande organism är hästmusslan också beroende av att näringsrik mat tillförs området. Brist på tillgång till mat kan innebära att musslorna svälter eller att delar av reproduktionen förändras. I en genomgång av orsaker till minskning av blåmusslor på västkusten sammanfattade Baden m.fl. (2021) att det saknas bevis för att tillgången på mat för blåmusslor i svenska vatten skulle vara begränsande. Konkurrens kan även vara en faktor som påverkar bestånden, exempelvis har undersökningar av Witman (1984) visat på att hårdbottenytor där hästmusslor tagits bort snabbt ersatts av kelp (*Laminaria* spp.). Konkurrens om plats och förändrade settlingssubstrat skulle även kunna innebära att larver får svårare att setla, något som har iakttagits hos blåmusslor där bland annat förekomst av fintrådiga alger kan hindra settling (Baden m.fl. 2021). Studier på blåmussellarver visar att de undviker att setla om förhållandena inte är bra nog (Martel m.fl. 2014) och i stället fördröjer metamorfosen, vilket resulterar i högre energiförbrukning och att färre musslor överlever till det fastsittande stadiet.

Det är även möjligt att patogener bidrar till en minskad produktion eller överlevnad av larver hos hästmusslor. Höga koncentrationer av bakterier från släktet *Vibrio* har visats kunna vara dödligt för adulta individer av blåmusslor. Experiment av

Eggermont m.fl. (2017) med blåmusslor från Nederländerna påvisade att förekomst av *Vibrio* kan påverka larvutvecklingen hos blåmusslor och kan till och med inducera massdöd hos mussellarver. Förekomsten av *Vibrio* gynnas av ökad temperatur och näringstillgång och dess utbredning i svenska vatten har ökat under de senaste årtiondena (Baden m.fl. 2021 och referenser däri). *Vibrio* förekommer även hos hästmusslor (Olafsen m.fl. 1993). Undersökningar i Vita havet har påvisat att hästmusslor som infekterats av den encelliga grönalgen *Coccomyxa* sp. kan drabbas av flera effekter med negativ reproduktionspåverkan (Vashenko m.fl. 2013). Hos musslorna noterades en underutveckling av gonaderna samt fördröjning i reproduktionscykeln hos infekterade musslor. *Coccomyxa* sp. kan infektera både blåmusslor och hästmusslor och förekommer även i nordatlantiska vatten (Vashenko m.fl. 2013). År 1988 orsakade planktonblomningar av algen *Prymnesium polylepis* att organismer i hela ekosystemet slogs ut i Västerhavet (Karlson 2017). Lokalt observerades massdöd av bland annat fiskbestånd, musslor och andra evertebrater. Efter blomningen var settlingen av mussellarver ovanligt hög, sannolikt på grund av tillgången på okoloniserade ytor efter massdöden och troligtvis var effekterna av blomningen på ekosystemet endast kortvariga (Karlson 2017).

## Minskad rekrytering

Hästmusslor har generellt sett en lägre reproduktionstakt än andra mytilida musslor, exempelvis blåmusslor. Då arten är långlivad kan dålig rekrytering under enskilda år i regel kompenseras av en högre rekrytering vid bättre förhållanden. I en musselbank i Strangford Lough i Nordirland noterade Brown & Seed (1978) en varierad rekrytering där juvenila musslor (<10 mm) utgjorde i medel 10 % av populationen och under gynnsamma år mellan 20 % och 30 %. Täta musselbottnar anses därför vara mycket stabila över längre tidsperspektiv, men hur musselbestånden och associerad fauna varierar är dåligt studerat (Holt m.fl. 1998). En låg densitet av adulta musslor i ett område innebär en minskad släppning av larver och då de visats vara mer benägna att settla på befintliga kluster av musslor (Roberts m.fl. 2011, Fariñas-Franco m.fl. 2012) innebär det även ett minskat habitat för larverna att settla på. Detta kan resultera i en självförstärkande process med minskad rekrytering till ett område. I Strangford Lough observerades en sådan låg rekrytering och reproduktion från en musselbank där den minskande förekomsten av musslor i banken troligen medförde ytterligare fragmentering och minskad rekrytering (Fariñas-Franco & Roberts 2018).

I en undersökning av musselbankar i skotska vatten observerades att åldrande bestånd hade problem med nyrekrytering (Comely 1978). På både en grunt belägen bank (3 meters djup) i ett skyddat område och på en djupt belägen bank (cirka 200

meters djup) hade nyrekrytering inte skett på flera år och sannolikt var bestånden, med en medelålder på 22 år respektive 15 år, på väg att dö ut. Efter undersökning av musslornas kondition noterades förändringar i slutarmuskeln, gonader och eventuellt även förekomsten av pärlor till följd av grusansamling, vilket medförde en låg rekrytering. På den grunda hästmusselbanken konstaterades dessutom att en stor andel av musslorna (20 %) var utsatta för borrhsvampsangrepp av *Cliona celata*, vilket troligtvis påverkade tillståndet på banken.

I svenska vatten har bestånden av blåmussla visat på en kraftig minskning i både littoral och sublittoral vatten (Baden m.fl. 2021). Trots att rekryteringen av larver till musselodlingar och artificiella substrat är hög så är föryngringen på naturliga musselbottnar låg. Enligt Baden m.fl. är det troligt att minskningen av blåmusslor beror på ökad predation från ejder och strandkrabba samt störningar med förändringar av settlingssubstrat till följd av en ökad mängd näringsgynnade alger. Detta förstärks även av ökad temperatur i ytvattnet, mer extrema väderskiftningar och ökad sötvattenstillförsel.

Rekryteringen för svenska hästmusselbestånd är till stor del okänd, då upprepade studier till stor del saknas i Skagerrak och Kattegatt utöver de studier som genomförts i Öresund. Åldersbestämmelser av musslorna på Öresunds hästmusselpopulationer tyder på att rekryteringen av juvenila musslor är låg (figur 6, Johansen 2010, Göransson 2010) men orsakerna till detta är inte undersökta. Flera abiotiska och biotiska parametrar kan innebära en begränsning i musslans förmåga till förökning, vilket gör att reproduktionen och perioden från larvstadiet till settling är särskilt känsliga delar av hästmusslans livscykel.

## Sammanfattning

Bestånden av hästmusslor har tydligt minskat på flera lokaler där de tidigare påträffats. Det tidigare utbredda beståndet av hästmusslor i Knähakens naturreservat visar på minskningar och förändringar i populationsstrukturen, vilket tyder på att rekryteringen till beståndet är låg. Bestånden på Kattegatts utsjöbankar, som under tidigt 2000-tal visade på rikliga bestånd, har i nyligen genomförda inventeringar inte återfunnits. Återkommande undersökningar och riktade studier mot hästmusslor är dock få och de undersökningar som noterat hästmusslor har skilda provtagningsmetoder och syften. Detta medför att utbredningen av bestånd och tillståndet för hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak är svårbedömt.

Vilka orsaker som ligger till grund för minskningen av hästmusslor i skandinaviska vatten har inte klarlagts och forskning behövs för att kunna utreda frågan. Utifrån studier på musselbankar i nordostatlanten är det troligt att det finns flera hot som kan påverka bestånden av hästmussla. Flera parametrar kan innebära

en påverkan på reproduktionen och perioden från larvstadiet till settling. Mycket tyder också på att självförstärkande processer kan förvärra situationen för bestånd som utsätts för någon typ av påverkan.

## Kapitel 3. Övervakning av hästmussla

På grund av hästmusslans varierade levnadsmiljö har de också påträffats i undersökningar med en rad olika provtagningsmetoder. Nedan redovisas möjliga metoder för övervakning, samt rekommendationer för framtida övervakning av hästmusslor. Kapitlet behandlar således frågeställningarna 10 och 11 (bilaga 1) hur hästmussla bör övervakas och om det finns möjlighet att inventera hästmussla med eDNA eller akustiska metoder.

### Traditionella metoder

Historiskt sett har en övervägande del av undersökningar av hästmusslor genomförts med olika typer av bottenskrapor (figur 11). Provtagning med skrapor ger möjlighet att få en kvalitativ uppskattning av bestånden, samtidigt som en säker artbestämning kan genomföras och andra parametrar kan mätas, så som skallängd och ålder på musslorna. Ofta provtas en relativt stor yta vilket innebär en bättre uppskattning av förekomsten av glesa bestånd. Trots att skraptiden ofta varit standardiserad har fångsterna sannolikt varierat mellan undersökningar till följd av varierad skraplängd, bottensubstrat, topografi och hastighet (Göransson & Karlsson 1998). Svårigheter med att uppskatta skrapets längd liksom att skrapan tar prover olika effektivt vid olika bottenförhållanden kan medföra att den kvantitativa uppskattningen av förekomsten är missvisande. Detta medför också svårigheter att jämföra data från olika provtagningar med skrap trots att samma metod används. Dessutom innebär den stora maskstorleken på skrapor (vanligtvis ett par centimeter) att mindre djur förbises och det finns även risk att mindre storleksklasser av hästmusslor blir underrepresenterade. I undersökningar av Köpenhamns universitet angavs detta inte vara något större problem eftersom musslorna ofta förekommer i aggregat samt att maskorna i nätet under ett drag snabbt täcks av större individer (Johansen 2010).



Figur 11. Skrapa (vänster) och bottenhuggare av typen Smith McIntyre (höger) är traditionell utrustning som används för att inhämta prover med hästmusslor.

Bottenhuggare (figur 11) har använts historiskt för att få en kvantitativ uppskattning av bestånden. Eftersom en standardiserad yta provtas med bottenhuggare kan provtagningsmetoden ge en uppskattning av täckningsgraden av hästmusslor och annan fauna i ett område. Det bör dock tas i beaktande att variationen i individantal kan bli mycket hög på grund av hästmusslor fläckvisa levnadssätt, då den ofta förekommer i aggregat. Vid provtagning med bottenhuggare krävs därför ett stort antal hugg för att få en heltäckande bild av förekomsten i ett område. Därtill begränsas möjligheten till provtagning till mjuka substrat då bottenhuggare fungerar ineffektivt på grövre substrat eller vid mixade bottenar med inslag av sten.

Visuella metoder genom videoundersökning och dykning (figur 12) är icke-destruktiva och har blivit allt vanligare som inventeringsmetoder. Användning av videoundersökningar så som drop-kamera, släde eller ROV (Remotely Operated Vehicle) är ett kostnadseffektivt sätt att täcka en större yta och utgör även ett bra komplement till akustiska metoder. Att täcka en större yta kan även ge en mer korrekt bild av hästmusslornas täckningsgrad. Att enbart använda sig av videometoder har dock vissa begränsningar i taxonomisk upplösning på grund av exempelvis dåligt siktdjup, sedimentpålagring, påväxt av exempelvis fintrådiga alger samt den tredimensionella strukturen. Då hästmusslan ofta förekommer halvt nedgrävda i sedimentet och i kluster finns det risk för att individantalet underskattas med metoden. I övervakningssyfte på en plats bör dock upprepade undersökningar med videoinventeringsmetoder ge jämförbara resultat.



Figur 12. Dropvideokamera (vänster) samt dykning (höger) är visuella metoder som kan användas för övervakning av hästmusslor.



Genom dykinventering kan en säkrare artbestämning göras och kryptiska arter blir inte underrepresenterade i samma grad. För att kunna övervaka en hästmusselbank vid återkommande tillfällen använde sig Sanderson m.fl. (2008) av en fast station från vilken dyktransekter utgick. Vid randomiserade platser längs transekten placerades 0,5x0,5-meters rutor indelade i 25 mindre rutor för att bedöma täckningsgraden av olika arter. Studien betonade vikten av att placera transekten på botten inom hästmusselbanken. Detta för att inte underskatta förekomsten och diversiteten av arter inom banken samt för att övervakningen skulle vara mer känslig för att upptäcka förändringar över tid. Provtagning för att bedöma beståndets tillstånd samt associerad epifauna och infauna kan dessutom ske på ett skonsammare sätt än med skrapor eller bottenhugg. Dykning är dock en tidskrävande och kostsam metod och är därmed mindre effektiv än andra metoder. Därtill begränsas inventeringen av djupet och för att kunna hämta in musslor från områden djupare än 30 meter behöver detta göras med skrapning eller hugg.

## Akustiska övervakningsmetoder

En snabb teknisk utveckling under de senare åren har medfört att akustiska metoder, exempelvis high-resolution seismic reflection, side-scan sonar och MBES (Multibeam Echosounder) kan återge bottenstrukturer med hög resolution. Eftersom musselbankar ofta domineras av stora musslor, med varierande inslag av mindre musslor, och eftersom musslor är stillasittande öppnar detta för möjligheter att använda metoden i övervakningssyfte. Flera typer av akustisk utrustning har visats kunna användas för att upptäcka hästmusselbankar (Lindenbaum m.fl. 2008). Tidigare undersökningar har visat att den speciella struktur som en hästmusselbank utgör ger distinkta mönster vid användning av exempelvis side-scan sonar.

Vid geologiska och akustiska undersökningar med syfte att kartlägga batymetri av de centrala delarna av Bay of Fundy på Kanadas östkust identifierades ås-lik formationer på botten parallellt med strömriktningen (Wildish m.fl. 1998, Wilson m.fl. 2021). Liknande vågartade formationer i rät vinkel mot strömriktningen återfanns också vid akustiska undersökningar i Irländska sjön (Lindenbaum m.fl. 2008). Formationerna utgjordes av ackumulerat skalgrus och sediment och kunde med hjälp av ekolod urskiljas från omgivande botten som karaktäristiska mönster av reflektioner och skuggor (Lindenbaum m.fl. 2008, Wilson m.fl. 2021). Generellt sett är resolutionen på akustiska data inte tillräcklig för att fastställa närvaron av enskilda musslor utan att kompletteras med bekräftande bottenundersökningar. I irländska sjön bekräftades att formationerna överensstämde med musselbankar med hjälp av en undervattenskamera monterad på en släde (Lindenbaum m.fl. 2008). Den drop-kamera som användes i Bay of Fundy visade på större ansamlingar av

hästmusslor kring åsarna jämfört med kringliggande botten, även om det både förekom åsar utan hästmusslor liksom hästmusslor på andra platser än åsarna (Wilson m.fl. 2021, Sameoto m.fl. 2021). I en studie som kombinerade akustiska metoder och videoinventering kunde omfattningen av trålskador på en hästmusselbank i Irländska sjön fastställas och övervakas över tid (Service & Magorrian 1997).

Tidigare studier har således bekräftat användbarheten av akustiska metoder för att kartlägga utbredningen av kända bankar. Det måste dock framhållas att det i dessa fall rörde sig om större sammanhängande områden av musslor, samt att studierna framhåller vikten av bekräftande bottenundersökningar för en pålitlig analys. Det är därför tveksamt om metoden kan användas för att skatta förekomst av enskilda eller glest och klumpat förekommande musslor.

## Undersökning av larvförekomst

För att undersöka tillgången till larver i ett område kan övervakning ske med hjälp av larvfällor. I blåmusselodlingar används så kallad musselcatcher för att studera settling av mussellarver och andra konkurrerande arter (Holthuis m.fl. 2013). Dessa består av petriskålar fastsatta i halva PVC-rör som utgör fästsubstrat för larverna och möjliggör en kvantitativ provtagning av larver. Metoden är dock inte beprövad på hästmusslors larver. I experiment inom Modiolus Restoration Research Project (Roberts m.fl. 2011) testades flera typer av larvfällor för insamling av larver intill ett experiment med artificiella rev. Tre typer av larvfällor placerades ut; de kommersiellt använda larvfällorna Swedish band och Christmas tree rope samt larvfällor av rör. Larvfällorna av rör bestod av en konstruktion med flera mindre rör som fungerade som predationsskydd för larver. Dessa innehöll kluster bestående av plastnät och tomma hästmusselskal som satts ihop med gummiband för att simulera naturliga förhållanden i ett musselrev (figur 13). Experimentet visade att mängden larver i larvfällorna bestående av plastnät var högre än i övriga testade larvfällor. Däremot så var settling av hästmussellarver låg på alla typer av larvfällor i jämförelse med settling på de artificiella reven. Utifrån experimenten drog Roberts m.fl. (2011) slutsatsen att larvfällor gravt underskattar den naturliga rekryteringen av larver. Tidigare experiment med larvfällor med syfte att undersöka den naturliga rekryteringen i Strangford Lough visade även det på ett oväntat lågt antal settlade juveniler efter ett par månader (Roberts m.fl. 2011).

Tillgången på larver i vattenmassan kan även provtas med hjälp av planktonnät. I en tidigare undersökning i Öresund användes ett 200 µm planktonnät med en stängningsmekanism som medför att provtagning kan ske på olika djupintervall (Johansen 2010). Mussellarver är tyngre än många andra plankton och kan därför

separeras från resten av provet genom att pipetteras upp från botten efter omrörning av provet (Johansen 2010). Hästmusslans larver kan därefter särskiljas från andra larver genom artbestämning i stereomikroskop (Fuller & Lutz 1989, de Schweinitz & Lutz 1976). Förekomst av hästmussellarver kan även bestämmas med DNA-analys av det osorterade prov som insamlas. DNA-analysen kan bekräfta att det förekommer hästmusslor i ett prov, men kan däremot inte ge information om exempelvis antalet larver eller utvecklingsstadium hos larverna.



Figur 13. Olika typer av larvfällor som använts i experiment under Modiolus Restoration Research Project (Roberts m.fl. 2011). Till vänster ses kommersiellt använda larvfällor, s.k. Swedish band och Christmas tree rope. Till höger larvfällor av rör, där de inre rören fungerar som predationskydd för larverna och innehåller kluster bestående av ett plasträt och tomma hästmusselskal som satts ihop med gummiband för att simulera naturliga förhållanden i ett musselrev. Figur från Roberts m.fl. (2011).

## eDNA och genetisk kartläggning

Genetisk kartläggning av olika bestånd av hästmusslor har genomförts i Irländska sjön och Skottland, i huvudsak för att identifiera släktskapet mellan olika bankar samt skatta larvernas spridning och beståndens rekryteringsmönster (Gormley m.fl. 2015, Mackenzie m.fl. 2018). Dessa studier baserades på musslor inhämtade av dykare. En mer geografiskt omfattande studie visade på tydlig skillnad mellan bestånd i Stilla Havet och i Atlanten, men med en mindre skillnad mellan olika atlantiska bestånd (Halanych m.fl. 2013).

På senare år har eDNA (eller miljö-DNA, det vill säga DNA som individer kontinuerligt faller i sin omgivning, exempelvis i form av celler eller slem) vuxit fram som ett mindre destruktivt och mer kostnadseffektivt alternativ till traditionella övervakningsmetoder. I denna metod extraheras DNA ur vattenprover vilket möjliggör att närvaron av en art i ett område kan bekräftas utan att själva arten behöver observeras eller samlas in. Med hjälp av primers (korta enkelsträngade DNA-sekvenser som matchar specifika regioner i genomet) och PCR (polymerase

chain reaction) kan specifika sekvenser förstärkas. Dessa primers kan vara art-specifika eller universella, det vill säga passar ett stort antal arter. De två vanligaste typerna av analyser är därför kartläggning av artsamhällen och detektion av enskilda arter (Yip m.fl. 2021, Knudsen m.fl. 2018, Sundberg m.fl. 2022). Kartläggning av artsamhällen innebär en mer utförlig sekvensering och bioinformatisk analys och är därför beräkningsintensiv. Dessutom krävs ett referensbibliotek för identifierade DNA-sekvenser. Detektion av enskilda arter är en enklare och snabbare metod, men kräver att en art-specifik primer utvecklas och valideras. Typiskt sker detta genom experiment i akvarium för att säkerställa att förekomst av arten detekteras liksom att närbesläktade arter inte misstas för målarten (Sundberg m.fl. 2022, Yip m.fl. 2021). Därtill krävs undersökningar på hur snabbt eDNA degraderas för att kunna bedöma inom vilken tidsrymd och vilket område individer av en art förekommer i förhållande till provpunkten (Sundberg m.fl. 2021). Generellt bedöms eDNA vara mycket känslig för närvaro av arter medan skattningen av biomassa kan korrelera positivt (Thomsen m.fl. 2016, Yamamoto m.fl. 2016), negativt (Yip m.fl. 2021), eller inte alls (Knudsen m.fl. 2019). I fält har vattenprovtagningar därför åtföljts med undersökningar via traditionella metoder som visuell inventering (Yip m.fl. 2021), provfiske/skrapning (Thomsen m.fl. 2016, Knudsen m.fl. 2019, Sundberg m.fl. 2021) eller ekolodning (Yamamoto m.fl. 2016), för att bedöma om metoderna ger samstämmiga resultat i fråga om artens närvaro och/eller biomassa. Eftersom eDNA-metoden inte kan skilja mellan levande individer och förekomst i exempelvis fågelspillning (Sundberg m.fl. 2021) och inte heller kan skilja mellan vuxna individer och larver i vattenmassan (Yip m.fl. 2021) måste viss försiktighet iaktas i tolkningen av datan.

eDNA är en potentiellt känslig och kostnadseffektiv metod för att detektera förekomst av hästmusslor. Användning av metoden förutsätter dock kännedom om vattenrörelser och degradering av DNA i vatten, så att detektionsradien kan uppskattas. Mängden DNA en individ fäller är sannolikt beroende av kroppsmassan (Sundberg m.fl. 2021) och vissa studier tyder på att beståndets relativa storlek kan skattas via koncentrationen av eDNA (Yamamoto m.fl. 2016, Thomsen m.fl. 2016), men i andra fall har detta misslyckats (Yip m.fl. 2021, Knudsen m.fl. 2019). Metoden kan därför lämpa sig bättre för att detektera exempelvis närvaro av larver i vattenmassan under reproduktionssäsong, än att identifiera bankar med vuxna individer (Yip m.fl. 2021).

## Framtida övervakning av hästmussla

Visuella metoder med exempelvis videoövervakning i punkter eller transekter är en icke-destruktiv metod som kan täcka stora ytor och ge en god uppfattning om hästmusslans utbredning. För rumslig avgränsning av musselbankar kan akustiska metoder, exempelvis side-scan sonar utgöra ett komplement till visuella metoder. Metoden förutsätter dock att musselbestånden genom sin struktur eller lokalisering kan skiljas från omgivande botten, vilket kräver bekräftande undersökningar.

Åldersfördelning och rekrytering till banken är viktiga aspekter för att bedöma ett bestånds status och därför bör övervakning av bankens utbredning kompletteras med andra undersökningsmetoder för provtagning, exempelvis skrapning eller dykning. I mindre bestånd kan skrapning resultera i skada för populationen och en minskad framtida rekrytering om det används som övervakningsmetod. När djupet och övriga förhållanden gör det möjligt rekommenderas därför att dykning används. Dykning är en skonsam metod för att undersöka och ta prover från musselbestånd, där även förekomst och täckningsgrad kan undersökas med exempelvis provrutor.

Förslagsvis kan kartering av botten ske med kamera för att lokalisera musselbotten, vilka sedan kan verifieras med dykning eller skrap. Eftersom bestånden normalt inte har en hög mellanårsvariation kan övervakningen ske med ett längre tidsintervall. Då ett bestånd är identifierat kan återbesök med video eller dykning/skrap därför ske vart 5:e till 10:e år. OSPAR föreslår att övervakning av utvalda bankar ska ske med återbesök var 6:e år, förutsatt att inga kända destruktiva aktiviteter förekommit på banken (Rees 2009). Därtill rekommenderas provtagning för att dokumentera ålders- och storleksdistribution för beståndet, samt undersökning av rekrytering i området.

Övervakning av associerade arter är också viktigt för att studera bankens funktion. Den associerade epifaunan kan undersökas med video eller dykning, medan infaunan kan undersökas med bottenprovtagning. En tillståndsklassning av djursamhället i Knähakens hästmusselbestånd genomfördes 2010 på uppdrag av Miljönämnden i Helsingborg (Göransson 2010). Tillståndet klassades i en femgradig skala utifrån vanligt förekommande arter, sällsynta arter och känsliga arter, vilket baserades på artförekomst i tidigare provtagningar i området.

Knähaken i Öresund är det enda området i svenska vatten med övervakning riktad mot hästmusselbotten. I Knähakens naturreservats skötselplan beskrivs övervakningsprogrammet som skrapning i tre ansträngningar kombinerat med två bottenhugg som övervakningsmetod för musselbeståndet (Göransson & Karlsson 1998, Nihlén m.fl. 2001). I en sammanställning av skrap på banken under 11 års tid bedömdes dessa inte utgöra en kraftig påverkan på beståndet i Knähaken (Göransson 2010). Emellertid har beståndet visat på en förändrad populationsstruktur och

minskad rekrytering. Då hästmusslan är känslig för fysisk påverkan och har en lång återhämtningstid kan fortsatt skrapning innebära en påverkan på det kvarvarande beståndet.

Hästmusslan är långlivad och kan därmed reproducera sig under lång tid. Detta medför svårigheter med att övervaka vilka hot mot hästmusslan som på lång sikt kan påverka beståndet negativt. För att kunna övervaka tillståndet av en population krävs därför långsiktig och återkommande övervakning. Anledningen till att flera förekomster av hästmussla har minskat i skandinaviska vatten är okänd och kan vara olika för olika bestånd. Sannolikt inverkar flera processer och för att bedöma hur utsatt ett specifikt bestånd är behöver förekommande hot kartläggas och övervakas i det området.

Det råder kunskapsbrist om hästmusslans utbredning och populationsdynamik i skandinaviska vatten, vilket gör att statusen för hästmusslan är svårbedömd i dagsläget. Kartläggning av populationsgenetik och konnektivitet mellan skandinaviska bestånd är därför viktigt. Hur konnektiviteten mellan olika bestånd överensstämmer med nätverket av skyddade områden bör även beaktas. Exempelvis är rekryteringen av larver till hästmusselbanken i Knähaken okänd. Banken kan vara självrekryterande, men det är också möjligt att larver har kommit från ett annat bestånd. Då avsaknad av nyrekrytering har konstaterats de senaste decennierna är kunskap om hur rekrytering skett avgörande för att kunna bevara beståndet. Spridningslänkar mellan olika populationer bör därför kartläggas och även eventuella andra hästmusselbestånd övervakas och skyddas. För att förstå ekologin för skandinaviska bestånd samt för att kunna genomföra eventuella restaureringsåtgärder är även studier beträffande reproduktion och reproduktionssäsongen nödvändiga.

Inom åtgärdsprogrammet för blåmusselbankar, vilket är under framtagande, har bristen på kunskap om utbredning och populationsdynamik på våra blåmusselbankar betonats (Lena Svensson, länsstyrelsen i Skåne, *pers. komm.*). Detta medför att bevarandestatusen för musselbankar i svenska vatten i dagsläget är svårbedömd. I en preliminär bristanalys framhävs även att riktade inventeringar och miljöövervakning av identifierade bankar saknas. Bristen på förvaltning av bestånden har resulterat i att det saknas tillräcklig kunskap för att förstå förluster av bestånden eller att sätta in åtgärder mot dessa.

## Sammanfattning

Flera metoder kan användas för övervakning av hästmusslor och vilken metod som används beror på syftet med övervakningen. Visuella metoder är icke-destruktiva och kan täcka större ytor jämfört med skrapning och bottenhugg, och lämpar sig därför bra för övervakning av hästmusslans utbredning. Detta kan kompletteras med akustiska metoder men det förutsätter att musselbestånden kan skiljas från omgivande botten. Vid osäker artbestämning kan påträffade bestånd verifieras med dykning eller skrap. Undersökning med eDNA kan användas för att detektera exempelvis närvaro av larver i vattenmassan under reproduktionssäsong, men för att identifiera bankar med vuxna individer förutsätter metoden kännedom om bland annat vattenrörelser och degradering av DNA i vatten.

För att kunna bedöma tillståndet hos en population är det viktigt att övervaka förändringar i populationens utbredning, men åldersfördelning och rekrytering till banken är viktiga aspekter för att bedöma ett bestånds status och för att få uppskattning om beståndsstrukturen. Genom att ta prover med hjälp av dykning minimeras påverkan på beståndet och är lämpligt vid rätt förutsättningar, men även skrapning är en metod som lämpar sig på exempelvis djupare botten. För att kunna övervaka tillståndet av en population krävs långsiktig och återkommande övervakning, då förändringar i populationerna kan vara svårbedömda. Uppföljning behöver inte göras varje år då mellanårsvariationerna ej är särskilt stora. För att bedöma hur utsatt ett specifikt bestånd är och orsaker till eventuell minskning av beståndet, behöver även förekommande hot utredas och övervakas i det området. Kartläggning av populationsgenetiken liksom spridningslänkar mellan skandinaviska bestånd är även nödvändiga för att förstå ekologin samt för att kunna genomföra eventuella restaureringsåtgärder.

## Kapitel 4. Restaurering av hästmussla

I svenska vatten finns det indikationer på att hästmusselbankarna minskat i utbredning samt att populationsstrukturen har förändrats och att bankarna inte återhämtar sig naturligt. För att förstärka befintliga bestånd och återskapa historiska hästmusselbankar finns behov av en restaureringsplan i skandinaviska vatten. Det finns internationella studier som kan vara till hjälp för att utreda val av restaureringslokaler och metodik. I följande kapitel presenteras bland annat internationella restaureringsinsatser, lämpliga åtgärder för att utöka hästmusselbeståndet i svenska vatten samt val av restaureringslokaler. Kapitlet behandlar således frågeställningarna 12–16 i bilaga 1.

### Internationella erfarenheter

Restaureringsförsök på hästmussla har genomförts inom ett omfattande treårigt (2008–2011) restaureringsprojekt i Strangford Lough på Nordirland (Roberts m.fl. 2011). Inom projektet kartlagdes inledningsvis befintliga hästmusselbankar inom området i syfte att försöka skydda kvarvarande bankar. Möjligheten till naturlig återhämtning utreddes och potentiella restaureringslokaler identifierades. För att förstärka populationen av hästmussla flyttades hästmusslor från befintliga bankar till utvalda restaureringslokaler och lämpliga substrat placerades ut för att underlätta överlevnad och settling av larver. Även odling av juvenila musslor för stödutsättning utfördes i laboratorium. Rekryteringen i Strangford Lough har även utretts genom att studera musslornas gonader, storlek och ålder (Fariñas-Franco och Roberts 2018).

Studierna från Strangford Lough presenteras i en omfattande slutrapport där alla utförda studier beskrivs och slutsatser och rekommendationer belyses (Roberts m.fl. 2011). Flera av undersökningarna har även publicerats separat, bland annat utplaceringen av skal och flytt av musslor (Fariñas-Franco m.fl. 2012) samt lokalisering av lämpliga habitat för hästmussla genom modellering (Fariñas-Franco m.fl. 2012). I följande avsnitt ges en översiktlig beskrivning av utförande, resultat och rekommendationer från det omfattande restaureringsprojektet i Strangford Lough på Nordirland.

Naturlig återhämtning på befintliga hästmusselbankar utreddes genom återkommande videofilmning och provtagning i bankarna. Resultaten demonstrerade en minskning snarare än en återhämtning hos befintliga populationer sedan 2003, och en ökad fragmentering konstaterades. Det förekom dock fortfarande livskraftiga bestånd.

För att lokalisera områden med potential för naturlig återhämtning lämpade för restaurering användes hydrodynamiska modeller och partikelspåringsmodeller för



att simulera larvspridning. Genom modellerna förutspåddes även om transplanterade musslor skulle bli självrekryterande och fungera som larvkälla till andra musselbankar i omgivningen. För att modellera fram lokaler med lämpliga substrat för hästmussla användes data från en inventering av hästmussla mellan åren 2008 och 2010. Lämpliga områden för hästmusselbankar som identifierades med studien överensstämde med den historiska utbredningen. Studien visade även att i Strangford Lough föredrog hästmussla ler- och sandbottnar före grus och hårt substrat. Resultaten från studien bedömdes vara användbara för att lokalisera potentiella restaureringslokaler för hästmussla.

Nästa steg var att hitta lämpliga restaureringsmetoder och flera pilotstudier genomfördes inom projektet. I en av studierna skapades ett artificiellt rev av skal från kammussla (figur 14) som skulle utgöra substrat åt 6000 vuxna musslor som flyttats från närliggande fragmenterade bestånd. Vid val av lokal beaktades ett antal parametrar såsom förekomst av historiska bankar, lämpligt substrat för utläggning av skal och musslor, larvtillförsel och settling inom området samt strömförhållanden, vilka kan vara avgörande för musslornas födotillgång. Musslorna placerades på det artificiella revet på två olika höjdnivåer från botten samt direkt på havsbotten. I studien var överlevnaden av de flyttade musslorna hög och det var ingen skillnad mellan olika placeringar på botten. Musslorna satte sig fast på substratet och klumpade snabbt ihop sig. Larvfällor som placerades i närheten av det artificiella revet indikerade en naturlig rekrytering av hästmussellarver från andra bestånd. Bland de bildade klustren av musslor noterades en högre artrikedom och högre tätheter av settlade juvenila hästmusslor i jämförelse med larvfällorna samt provrutor med endast skal. Studien demonstrerade att en flytt av levande, stora hästmusslor från en befintlig bank till ett område med rätt förhållanden för arten gynnar dess naturliga rekrytering och återhämtning eftersom området utökats med ytterligare en larvkälla. Saknas skal från den historiska banken, vilket i detta fall var ett resultat av fisketrycket i området, kan ett konstruerat artificiellt rev av skal vara ett lämpligt substrat för de flyttade musslorna.

En annan restaureringsmetod som utreddes var om en naturlig rekrytering kan gynnas av utplacering av hårt substrat (skal från musslor) och lämpliga konstruktioner för settling (larvfällor, figur 13), där även levande musslor användes. Studien demonstrerade att testade larvfällor inte utgör lämpliga substrat för settling av hästmussellarver, framför allt de larvfällor som används inom musselindustrin. Settlingen var även låg på skal och enskilda levande individer. Larvfällorna underskattade således den naturliga rekryteringen som var betydligt högre bland kluster av vuxna individer. Trots generellt låg settling på alla larvfällor i jämförelse med levande musslor var settlingen något högre på filamentösa substrat än övriga artificiella substrat. På de filamentösa substraten skyddades dessutom settlade larver

från predatorer. I framtida restaureringsförsök där det finns behov av att larver insamlas i fält kan således larvfällor konstruerade av filamentösa substrat vara det bästa alternativet. Sammanfattningsvis finns ingen bra metod att samla in juvenila musslor eller uppskatta tätheten av larver inom ett område baserat på settling på artificiella konstruktioner. Det är tydligt att hästmusslans larver föredrar att settla på ihopklumpade levande hästmusslor.

Inom restaureringsprojektet i Strangford Lough utfördes även Europas första odling av juvenila hästmusslor för stödutsättning. Vuxna individer samlades in från naturliga musselbankar och förvarades i tankar där leken genomfördes. Produktionen av larver lyckades men det var få larver som utvecklades till settlingsstadiet. Produktionen var dessutom inte i närheten av de mängder av juvenila musslor som bedöms behövas för att utföra en stödutsättning då överlevnaden i den naturliga miljön är låg. De huvudsakliga hindren för att producera tillräckligt med juveniler var långa utvecklingscykler, långsam tillväxt, låg överlevnadsgrad och musslans specifika krav på substrat för settling. De höga kostnaderna i kombination med förhållandevis låg produktion av juveniler resulterade i att odling av hästmussla inte bedömdes vara en genomförbar restaureringsmetod.

Baserat på studierna i Strangford Lough på Nordirland bedöms den mest framgångsrika restaureringsmetoden vara flytt av stora hästmusslor från befintliga bankar till nya områden med gynnsamma förhållanden för hästmussla.



Figur 14. Utläggning av skal från kammussla i ett restaureringsförsök i Strangford Lough i Nordirland, bild från Fariñas-Franco m.fl. (2010).

## Erfarenheter från skandinaviska vatten

I Sverige har det inte utförts några restaureringsförsök av hästmussla. Det pågår dock försök att restaurera blåmusselbankar i Bohuslän där utplacering av musslor har utförts i olika omfattning inom ett antal områden och på olika typ av substrat. Vid försöken användes olika storlekar av musslor från närliggande musselodlingar och studier utförs på bland annat predation och överlevnad (Svedberg 2019, Kraufvelin m.fl. 2021). Det finns även erfarenheter av förflyttning av blåmusslor i danska vatten för att utöka musselbestånden. Musslor har bland annat flyttats från områden med låg tillväxt till områden med bättre förutsättningar. Även utplacering av små individer som skördats för tidigt har lyckats samt att transplantera levande individer till historiska bankar som minskat i utbredning. Resultaten från olika undersökningar demonstrerar bland annat att bottenarnas struktur och komplexitet har stor betydelse för settling, rekrytering och produktion av blåmusslor (Dolmer m.fl. 2009, referenser i Kraufvelin m.fl. 2021).

Även om det inte gjorts några liknande försök på hästmussla som på blåmussla i skandinaviska vatten finns det en del studier på hästmussla som nämnts tidigare i rapporten (Brown 1984, Johansen 2010, Göransson m.fl. 2010). Studierna har fokuserat på reproduktionsperiod, ålder- och storleksfördelning samt larvförekomst i vattenmassan, och har främst utförts på hästmusselpopulationen vid Knähaken. En generell spridningsmodell av mussellarver har även utvecklats för svenska västkusten (Moksnes m.fl. 2014). Det finns dock behov av betydligt mer information innan en restaurering av hästmussla är genomförbar i Sverige. Ytterligare studier och kartläggning av befintliga hästmusselbankar rekommenderas. Studierna bör fokusera på rekrytering, spridningsmönster, genetisk struktur, bankarnas förmåga till naturlig återhämtning och om det finns tillräckligt med livskraftiga bestånd för restaurering. Resultaten och rekommendationerna från ovan nämnda forskningsprojekt i Nordirland kan vara till stor hjälp vid framtagande av en restaureringsplan i svenska vatten.

## Restaurering av hästmussla i svenska vatten

I svenska vatten finns det indikationer på att hästmusselbankarna inte återhämtar sig naturligt och för att kunna bedöma om en naturlig återhämtning är möjlig behövs information om vilka faktorer som påverkar reproduktionen och rekrytering av larver till banken. Innan åtgärder genomförs på en befintlig bank som minskat i utbredning eller blivit fragmenterad bör man således göra ett försök att identifiera orsaken till nedgången. Det inkluderar utredning av de lokala förhållandena såsom strömmar, temperatur och salthalt, födotillgång, bedömning av antropogen påverkan, tidpunkt för rekrytering, genetisk kartläggning, larvtillgång och

spridningsmönster, dvs. om det förekommer intern rekrytering eller om det tillförs larver från en annan källa.

För att det ska vara möjligt att förstärka populationen och restaurera hästmusselbankar i skandinaviska vatten behövs även mer information om artens utbredning och rekryteringsmönster. Inledningsvis bör befintliga och historiska hästmusselbestånd kartläggas. Det finns även ett stort behov av att utreda larvspridningen längs kusten samt att lokalisera områden där miljöförhållandena i kombination med larvspridning indikerar förekomst av hästmussla. Dessa områden bör därefter karteras för att lokalisera eventuella hästmusselbankar som ännu inte upptäckts, både befintliga och historiska förekomster.

Information om larvspridning och utbredning av befintliga och historiska bankar är även avgörande för att lokalisera potentiella restaureringslokaler. Det är även av betydelse för hästmusselpopulationen att larver från den utvalda restaureringslokalen kan förse andra bankar med larver. Syftet med restaureringen bör vara att förstärka hela populationen av hästmussla och det är därför viktigt att lokalisera så kallade ”stepping-stones”, dvs bestånd som kan hjälpa till att sprida larver över större områden.

En restaurering bör i första hand utföras i befintliga bankar som blivit fragmenterade och där rekryteringen är liten eller obefintlig. Banken kan bland annat förstärkas med vuxna individer som flyttas från närliggande livskraftiga hästmusselbestånd. Andra lämpliga områden för restaurering är lokaler där det historiskt lokaliserats hästmusselbankar, vilket troligtvis även resulterat i att det finns kvarliggande skal på botten. Områden där det påträffats musselbankar historiskt förväntas även ha de bästa förutsättningarna för hästmussla med avseende på substrat, hydrodynamiska förhållanden, födotillgång, bottendjup och såldes även rätt temperatur och salthalt. Saknas kunskap om orsaken till att banken försvunnit från området kan provtagning av relevanta miljövariabler vara nödvändigt för att bekräfta att optimala förhållanden råder på lokalen. Det är även viktigt att utreda om det förekommer larver i vattenmassan och en naturlig settling av larver inom området. Saknas gamla skal på botten kan utplacering av skal vara ett sätt att skydda transplanterade musslor från predation samt öka rekryteringen av nya larver. Används juvenila musslor i restaureringsförsöken som antingen odlats i laboratorium eller på särskilda settlingskonstruktioner, är det extra viktigt att det finns skydd från predatorer.

Det är betydligt svårare att identifiera en fungerande metod för restaurering av hästmussla i jämförelse med blåmussla, framför allt då det inte finns samma förutsättningar att nyttja musselodlingar. Svårigheten med att odla hästmussla har presenterats ovan i studierna från Strangford Lough där den rekommenderade metoden i stället var flytt av musslor mellan bankar. Huruvida det är möjligt att

flytta hästmusslor från befintliga populationer i svenska vatten är beroende av hästmusselbankarnas kondition, då en flytt endast bör ske från livskraftiga bestånd. Avsaknaden av kartläggning och övervakning av de flesta hästmusselbankar i svenska vatten, undantaget Knähaken, gör att det i dagsläget inte går att avgöra om flytt av musslor är en lämplig restaureringsmetod.

Ett alternativ till flytt av adulta musslor är att försöka använda larvfällor för att samla in juvenila musslor som kan användas för stödutsättning för att förstärka befintliga bankar. Eventuellt kan metoder utvecklas för att skydda de juvenila musslorna från predation. Att använda larvfällor är emellertid inte en rekommenderad restaureringsmetod baserat på de studier som har utförts i Strangford Lough. Det finns dock indikationer på att utveckling av larvfällor med filamentösa substrat är ett bättre alternativ än de traditionella larvfällorna som används inom musselindustrin.

För att en restaurerad musselbank ska överleva långsiktigt och utökas naturligt måste det finnas mussellarver i vattenmassan som kan settla på banken. Det måste således finnas en närliggande hästmusselbank som fungerar som larvkälla för restaureringsområdet (konnektivitet). Med hjälp av modellering av larvspridning kan dessa larvkällor eventuellt lokaliseras. Om det saknas larver i vattenmassan kan det finnas behov av att återskapa flera bankar för att återställa historisk larvspridning mellan områden. Spridningen av larver och förekomst av larvkällor, larvsänkor och ”stepping-stones” kan även utredas med hjälp av genetiska studier (Mackenzie m.fl. 2018).

Vid avsaknad av larver i vattenmassan kan ett alternativ vara att restaurera i ett förhållandevis slutet vattenområde, där populationen kan bli självrekryterande. I Skottland dokumenterades en population lokaliserad mellan ett antal öar med en annorlunda genetisk struktur, vilket bedömdes vara ett resultat av att populationen var isolerad och självrekryterande (Mackenzie m.fl. 2018).

## Genetiska studier

Analyser av genetisk konnektivitet och diversitet kan användas för att bestämma hur populationen är knutna till varandra samt belysa hur genflödet sker mellan områden. Kunskap om genetisk konnektivitet kan vara till stor hjälp vid restaureringsförsök om förflyttning av musslor mellan områden ska genomföras utan att påverka den genetiska strukturen.

Vid förflyttning och transplantering av musslor för restaurering kan det finnas genetiska risker. Detta gäller framför allt när det förekommer olika arter eller hybrider av arter med gradienter längs kusten. Ett exempel är blåmussla som utgörs av två arter längs Sveriges kust och där det dessutom förekommer hybrider av de två

arterna med variationer i den genetiska strukturen (Väinölä och Strelkov 2011, Michalek m.fl. 2016). Skillnader i den genetiska strukturen kan bland annat innebära olika fysiologisk tolerans för olika miljöförhållanden såsom effekter av förändring i temperatur och salthalt (Michalek m.fl. 2016).

Genetisk kartläggning av olika bestånd av hästmusslor har genomförts i Irländska sjön och Skottland, huvudsakligen för att identifiera släktskapet mellan olika bankar samt för att skatta larvernas spridning och beståndens rekryteringsmönster (Gormley m.fl. 2015, Mackenzie m.fl. 2018). Studier i Skottland demonstrerar att hästmusselpopulationer generellt är väl knutna till varandra både på lokal och regional skala, dvs musselpopulationerna utgörs av ett nätverk snarare än isolerade enheter (Mackenzie m.fl. 2018). Närliggande hästmusselbankar behöver således inte vara närmare besläktade än bankar som ligger långt ifrån varandra, vilket också demonstrerar betydelsen av ”stepping-stones” för att möjliggöra en längre spridning av larver (Mackenzie m.fl. 2018). Resultaten från studien i Skottland indikerar att genetiska studier kan vara nödvändigt vid en flytt mellan bankar. Även vid stödutsättning av odlade musslor är det relevant att utreda larvernas ursprung innan val av restaureringslokal för att inte förändra den genetiska strukturen i ett område. Även om det inte är sannolikt att den genetiska strukturen skiljer sig nämnvärt mellan områden trots stora avstånd, bör en flytt av musslor mellan geografiskt skilda områden ta hänsyn till andra risker såsom spridning av främmande arter och sjukdomar.

## Sammanfattning

I skandinaviska vatten har det utförts en del restaureringsförsök och nyskapande av biogena rev, såsom blåmussla. Däremot finns det inga liknande studier på hästmussla. Det finns dock erfarenheter från forskningsprojekt i Nordirland, som bland annat fokuserat på lokalisering av områden för restaurering och restaureringsmetoder, och som kan vara till stor hjälp vid framtagande av en restaureringsplan i skandinaviska vatten. Det är tydligt att det råder en stor kunskapsbrist med avseende på spridningsmönster och utbredning av hästmussla, vilket är nödvändig information för att utföra en förstärkning av befintliga bestånd eller återuppbygga historiska bankar i restaureringssyfte. Det finns inte heller tillräckligt med forskning för att veta vilken restaureringsmetod som är mest lämpad för skandinaviska vatten men finns det larver i vattnet bör åtgärden fokusera på att försöka underlätta settling och skapa skydd mot predatorer. Studier har demonstrerat att en tät aggregering av vuxna individer gynnar rekrytering på befintliga hästmusselbankar. En flytt från befintliga bankar eller utsättning av odlade hästmusslor kan således vara en optimal restaureringsmetod för att förstärka en

befintlig hästmusselbank eller återuppbygga en historisk bank. Det krävs dock omfattande undersökningar av bland annat utbredning av befintliga hästmusselbankar, larvspridning, genetiska risker och metodik innan restaurering på hästmussla kan påbörjas.

## Slutsatser

Sammantaget finns ett flertal studier som berör hästmusslans ekologi och livshistoria, där framför allt detta har undersökts vid de brittiska öarna. Informationen är till nytta för förvaltning av bestånd i Kattegatt och Skagerrak, men hästmusslan har också visat på lokala anpassningar till de förhållanden som råder i området. Hästmusslan kan leva i flera typer av miljöer, och det faktum att faktorer gällande rekrytering skiljer sig mellan olika bestånd gör att studier erfordras på de lokala bestånden i Kattegatt och Skagerrak för att få kunskap om dess ekologi. Utifrån litteraturen är det tydligt att hästmusslan visar på olika reproduktionsstrategier där lekperioden skiljer sig mellan bestånd och spridningen av larver mellan populationer är beroende av lokala förhållanden. Kartläggning av konnektiviteten mellan bestånd i Kattegatt och Skagerrak är en förutsättning för att kunna förstå dynamiken i hästmusselbestånden.

Bestånden av hästmusslor har tydligt minskat på flera lokaler där de tidigare påträffats. Återkommande undersökningar och riktade studier mot hästmusslor är dock få och då informationen om förekomster från de undersökningar som noterat hästmusslor kan skilja sig mellan provtagningsmetoder och syfte med undersökningen, medför detta att tillståndet för hästmusslor i Kattegatt och Skagerrak är svårbedömt. För att kunna nyttja data för analys och modellering av utbredning, konnektivitet och framtidsscenarior är det viktigt att data kvalitetssäkras. Det tidigare utbredda beståndet av hästmusslor i Knähakens naturreservat visar på minskningar och förändringar i populationsstrukturen, vilket tyder på att rekryteringen till beståndet är låg. Bestånden på Kattegatts utsjöbankar, som under tidigt 2000-tal visade på rikliga bestånd, har i nyligen genomförda inventeringar inte återfunnits. Det är också möjligt att ytterligare bestånd försvunnit utan vetskap om detta, till följd av bristande övervakning. Orsaker till minskningen av hästmusslor i skandinaviska vatten har inte klarlagts och forskning behövs för att kunna utreda frågan. Utifrån studier om musselbankar i nordostatlanten är det troligt att det finns flera hot som kan påverka bestånden av hästmussla. Det är sannolikt att bestånden utsätts för en kumulativ påverkan från flera håll som bidrar till en ökad stress. Mycket tyder också på att självförstärkande processer kan förvärra situationen för redan utsatta bestånd.

Hästmusselbankar är habitatsbildande och bidrar till hög diversitet. Det är därför av stor vikt att bevara och övervaka de bestånd som finns kvar. För att kunna bedöma tillståndet hos en population är det viktigt att övervaka förändringar i populationens utbredning, men även åldersfördelning och rekrytering till banken är viktiga aspekter för att bedöma ett bestånds status och för att få uppskattning om beståndsstrukturen. Långsiktiga och återkommande undersökningar krävs för att



kunna övervaka tillståndet av en population, då förändringar i populationerna kan vara svårbedömda. Icke-destruktiva metoder bör användas då det är möjligt, för att minska ytterligare påverkan på redan utsatta bestånd. Uppföljning behöver inte göras varje år då mellanårsvariationerna inte är särskilt stora. För att bedöma hur utsatt ett specifikt bestånd är och orsaker till eventuell minskning av beståndet, behöver även förekommande hot utredas och övervakas i det området.

Kartläggning av populationsgenetiken liksom spridningslänkar mellan skandinaviska bestånd är nödvändiga för att förstå ekologin men även för att kunna genomföra eventuella restaureringsåtgärder. För att genomföra en förstärkning av befintliga bestånd bör först livskraftiga hästmusselbankar lokaliseras som sedan kan användas som donatorbankar till mer fragmenterade bestånd med liten eller obefintlig rekrytering. Därefter krävs ytterligare studier för att öka förståelsen för bland annat spridningsmönster och genetiska risker innan ett restaureringsförsök påbörjas. Vilken metodik som ska användas vid förstärkning av befintliga bestånd samt vid återuppbyggnad av en historisk bank är osäkert och det behövs inledande pilotstudier i skandinaviska vatten för att utreda lämpliga metoder. Hästmusslans långa generationstid och förhållandevis långsamma tillväxt innebär att det kommer ta tid innan en fungerande metodik för restaurering har tagits fram i Sverige.

## Kunskapsbrister

Få undersökningar beträffande hästmusslans ekologi i svenska vatten har påträffats i den här sammanställningen. Framför allt saknas kunskap om släktskapet mellan hästmusslor i skandinaviska vatten, liksom information om den lokala spridningen av larver och rekryteringen till de bestånd som finns kvar.

Det är tydligt att bestånden av hästmusslor har minskat i flera delar av Kattegatt och Skagerrak. Dock så råder det en stor kunskapsbrist om den generella utbredningen av hästmusslor liksom populationsdynamiken för bestånden i Kattegatt och Skagerrak. Detta gör att statusen för hästmusslan i dagsläget är svårbedömd. Vidare saknas till stor del riktade inventeringar och miljöövervakning av de bankar som identifierats. Det saknas tillräcklig kunskap om hot som bestånden utsätts för, och orsakerna till tillbakagångar samt vilka åtgärder som krävs för att bevara de återstående bestånden är okända. Avsaknad av kunskap om utbredning och spridningslänkar mellan hästmusselbankar samt orsak till nedgången i populationen försvårar även en restaureringsinsats.

## Tack

Ett stort tack till länsstyrelser, kommuner, universitet och övriga aktörer för bidragande av information, tillhandahållande av data och värdefulla synpunkter under projektets gång.

## Referenslista

- Andersson, S., Norlinder, E., Rolandsson, J. 2021. Dykinventering av marina arter i fyra marina områden – Norra Långön/Hällsöarna, Hällöarkipelagen, Kåvra/Näverkärr och Vrångöskärgården. Länsstyrelsen i Västra Götalands län. Rapportnr: 2021:45.
- Anwar, N. A., Richardson, C.A., Seed, R. 1990. Age determination, growth rate and population structure of the horse mussel *Modiolus modiolus*. J. mar. Biol. Ass. U.K. 70: 441–457.
- ArtDatabanken. 2019. Artfakta. SLU Artdatabanken.
- ArtDatabanken. 2021. ArtPortalen. <https://www.artportalen.se/>
- Baden, S., Hernroth, B., Lindahl, O. 2021. Declining Populations of *Mytilus* spp. in North Atlantic Coastal Waters—A Swedish Perspective. Journal of Shellfish Research, 40(2), 269-296.
- Bakhmet, I. N., Komendantov, A. J., Smurov, A. O. 2012. Effect of salinity change on cardiac activity in *Hiatella arctica* and *Modiolus modiolus*, in the White Sea. Polar biology, 35(1), 143-148.
- Berkström, C., Wennerström, L., Bergström, U. 2019. Ekologisk konnektivitet i svenska kust- och havsområden – en kunskapssammanställning. Aqua reports 2019:15. Sveriges lantbruksuniversitet, Institutionen för akvatiska resurser, Öregrund Drottningholm Lysekil. 65.
- Brash, J., Cook, R., Mackenzie, C., Sanderson, W. 2017. The demographics and morphometrics of biogenic reefs: important considerations in conservation management. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom. 98. 1-10. 10.1017/S0025315417000479.
- Brown, R. A., Seed, R. 1977. *Modiolus modiolus* (L.)-an autecological study. In Biology of benthic organisms (pp. 93-100). Pergamon.
- Brown, R. A. 1984. Geographical variations in the reproduction of the horse mussel, *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia). Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 64(4), 751-770.
- Calabuig I. 2014. The national database for marine data (MADS). Danish Centre for Environment and Energy, Aarhus University. Occurrence dataset <https://doi.org/10.15468/omm3rn> accessed via GBIF.org on 2022-01-26.
- Christie, H., P. Kraufvelin, L. Kraufvelin, N. Niemi, E. Rinde. 2020. Disappearing blue mussels – can mesopredators be blamed? Frontiers in Marine Science, 7:550.
- Coleman, N., 1973. Water loss from aerially exposed mussels. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 12, 145-155.
- Comely, C. A. 1978. *Modiolus modiolus* (L.) from the Scottish west coast. I. Biology. Ophelia, 17(2), 167-193.

- Davenport, J., Kjøsвик, E. 1982. Observations on a Norwegian intertidal population of the horse mussel *Modiolus modiolus* (L.). *Journal of Molluscan Studies*, 48(3), 370-371.
- De Schweinitz, E. H., Lutz, R. A. 1976. Larval development of the northern horse mussel, *Modiolus modiolus* (L.), including a comparison with the larvae of *Mytilus edulis* L. as an aid in planktonic identification. *The Biological Bulletin*, 150(3), 348-360.
- Diaz, R. J., Rosenberg, R. 2008. Spreading dead zones and consequences for marine ecosystems. *Science*, 321(5891), 926-929.
- Dinesen, G., Morton, B. 2014. Review of the functional morphology, biology and perturbation impacts on the boreal, habitat-forming horse mussel *Modiolus modiolus* (Bivalvia: Mytilidae: Modiolinae). *Marine Biology Research*, 10(9), 845-870.
- Dolmer, P., Kristensen, P.S., Hoffman, E., Geitner, K., Borgström, R., Espersen, A., Petersen, J.K., Clausen, P., Bassompierre, M., Josefson, A., Laursen, K., Petersen, I.K., Tørring, D., Gramkow, M., 2009. Udvikling af kulturbanker til produktion af blåmuslinger i Limfjorden. DTU Aqua-rapport nr. 212-2009. Charlottenlund. Institut for Akvatiske Ressourcer, Danmarks Tekniske Universitet, 127 p.
- Eggermont, M., Bossier, P., Pande, G. S. J., Delahaut, V., Rayhan, A. M., Gupta, N., ... Defoirdt, T. 2017. Isolation of Vibrionaceae from wild blue mussel (*Mytilus edulis*) adults and their impact on blue mussel larviculture. *FEMS Microbiology Ecology*, 93(4).
- Ehnstén, T. 2018. Status för Syrehalt 2008–2017. Landskrona Stad för Öresundsvattensamarbetet.
- Emanuelsson, A., Göransson P. 2017a. Videoundersökningar av epifauna i Kattegatt 2016. Del 1 av 3: Stora Middelgrund och Röde Bank. Rapport till Länsstyrelsen i Hallands län.
- Emanuelsson, A., Göransson P. 2017b. Videoundersökningar av epifauna i Kattegatt 2016. Del 2 av 3: Djupområden vid Fladen. Rapport till Länsstyrelsen i Hallands län.
- Eriksson, Holmberg, Karlsson. 2011. Bottenundersökning av Gårvik & Solvik. Rapport för Munkedals kommun.
- Fariñas-Franco, J., Roberts, D. 2018. The relevance of reproduction and recruitment to the conservation and restoration of keystone marine invertebrates: A case study of sublittoral *Modiolus modiolus* reefs impacted by demersal fishing. *Aquatic Conservation*, 28(3), 672-689.
- Fariñas-Franco, J., Sanderson, W., Roberts, D. 2014. Phenotypic differences may limit the potential for habitat restoration involving species translocation: A case study of shape ecophenotypes in different populations of *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia). *Aquatic Conservation*, 26(1), 76-94.
- Fariñas-Franco, J., Allcock, A., Roberts, D. 2012. Community convergence and recruitment of keystone species as performance indicators of artificial reefs. *Journal of Sea Research*. 78. 59-74. 10.1016/j.seares.2012.10.008.

- Fariñas-Franco, J., Gorman, E., Mahon, A.M., Roberts, D., Smyth, D. Strain, B. 2010. Experimental restoration of biogenic reefs of the horse mussel *Modiolus modiolus*.
- Flyachinskaya, L.P. Naumov, A.D. 2003. Distribution and larval development in the horse mussel *Modiolus modiolus* (Linnaeus, 1758) (Bivalvia, Mytilidae) from the White Sea. Proceedings of the Zoological Institute of the Russian Acadademy of Science 299: 39-50.
- Fuller, S. C., Lutz, R. A. 1989. Shell morphology of larval and post-larval mytilids from the north-western Atlantic. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 69(1), 181-218.
- Gormley, K., Mackenzie, C., Robins, P., Coscia, I., Cassidy, A., James, J., Hull, A., Piertney, S., Sanderson, W., Porter, J. 2015. Connectivity and Dispersal Patterns of Protected Biogenic Reefs: Implications for the Conservation of *Modiolus modiolus* (L.) in the Irish Sea. PLOS ONE. 10. e0143337. 10.1371/journal.pone.0143337.
- Göransson P., Karlsson, M. 1998. Knähakens Hästmusselbankar-ett hundraårigt perspektiv över biologisk mångfald i ett kustnära havsområde. Fauna och Flora 93:1, 9-28.
- Göransson, P. 2002. Petersen's benthic macrofauna stations revisited in the Öresund area (southern Sweden) and species composition in the 1990s - signs of decreased biological variation. Sarsia 87:263-280.
- Göransson, P., Bertilsson Vuksan S., Karlfelt J., Börjesson L. 2010. Haploops-samhället och *Modiolus*-samhället utanför Helsingborg 2000–2009. Miljönämnden i Helsingborg.
- Göransson, P. 2018a. Videoundersökningar av epifauna i mellersta Kattegatt 2017. Rapport till Länsstyrelsen i Hallands län.
- Göransson, P. 2018b. Videoundersökningar av epifauna i Kattegatt 2017. Del 2 av 2: Djupare delar av Lilla Middelgrund. Rapport till Länsstyrelsen i Hallands län.
- Göransson, P. 2018c. Videoundersökningar av epifauna omkring Ven 2018. Rapport till Länsstyrelsen Skåne.
- Göransson, P. 2019. Videoundersökningar vid Ven och i Knähakens marina reservat 2019. Rapport till Länsstyrelsen Skåne.
- Halanych, K. M., Vodoti, E. T., Sundberg, P., Dahlgren, T. G. 2013. Phylogeography of the horse mussel *Modiolus modiolus*. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 93(7), 1857-1869.
- HELCOM. 2013. Red List of Baltic Sea underwater biotopes, habitats and biotope complexes. Baltic Sea Environmental Proceedings No. 138.
- Holt, T.J. Rees, E.I. Hawkins, S.J. Seed, R. 1998. Biogenic Reefs (volume IX). An overview of dynamic and sensitivity characteristics for conservation management of marine SACs. Scottish Association for Marine Science (UK Marine SACs Project). 170.
- Holthuis T.D., Lindegarth M., Lindegarth S., 2013. Musselcatcher En metod för att mäta rekrytering av musslor och konkurrerande påväxtorganismer inom vattenbruket. Göteborgs Universitet, Vattenbrukscentrum Väst.

- Hutchison, Z. L., Hendrick, V. J., Burrows, M. T., Wilson, B., Last, K. S. 2016. Buried alive: the behavioural response of the mussels, *Modiolus modiolus* and *Mytilus edulis* to sudden burial by sediment. PloS ONE, 11(3), e0151471.
- Hutchison, Z. L., Green, D. H., Burrows, M. T., Jackson, A. C., Wilson, B., Last, K. S. 2020. Survival strategies and molecular responses of two marine mussels to gradual burial by sediment. Journal of Experimental Marine Biology and Ecology, 527, 151364.
- Johansen S B. 2010. Modiolus i Øresund. Specialrapport för Marinbiologisk Laboratorium, Københavns Universitet. Oktober 2010.
- Jonsson. 2014. Trålskyddsuppföljning i Koster-Väderöfjorden ROV-undersökning av bottenfaunan. Rapport till länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Rapport 2014:15
- Kapsenberg, L., Miglioli, A., Bitter, M. C., Tambutte, E., Dumollard, R., Gattuso. J. P. 2018. Ocean pH fluctuations affect mussel larvae at key developmental transitions. Proc. Biol. Sci. 285:20182381.
- Karlsson, J. 2001. Inventering av marina makroalger och marin fauna i Bohuslän 2000: Pater Noster. Rapport till länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Tjärnö Marinbiologiska Laboratorium, 111.
- Karlsson, J. 2002. Inventering av marina makroalger och marin fauna i Bohuslän 2000: Tistlarna-Vrångö. Rapport till länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Tjärnö Marinbiologiska Laboratorium, 130.
- Karlson, B. 2017. Förödande algblomning drabbar hela Västerhavets ekosystem. I: Havsmiljöinstitutet. 2017. Havet 1988.
- Karlsson, A., Berggren, M., Lundin, K., Sundin, R. 2014. Svenska artprojektets marina inventering – slutrapport. ArtDatabanken rapporterar 16. ArtDatabanken, SLU.
- Kent, F. 2015. Ecosystem Services Provided by Modiolus Modiolus Biogenic Reefs.
- Knudsen, S. W., Ebert, R. B., Hesselsøe, M., Kuntke, F., Hassingboe, J., Mortensen, P. B., ... Møller, P. R. 2019. Species-specific detection and quantification of environmental DNA from marine fishes in the Baltic Sea. Journal of experimental marine biology and ecology, 510, 31-45.
- Kraufvelin P., Bryhn A., Olsson J. 2021. Erfarenheter av ekologisk restaurering i kust och hav. Havs- och vattenmyndigheten rapport 2020:28, 180 sidor
- Lesser, M. P., Kruse, V. A. 2004. Seasonal temperature compensation in the horse mussel, *Modiolus modiolus*: metabolic enzymes, oxidative stress and heat shock proteins. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Molecular & Integrative Physiology, 137(3), 495-504.
- Lindenbaum, C., Bennell, J. D., Rees, E. I. S., McClean, D., Cook, W., Wheeler, A. J., Sanderson, W. G. 2008. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea: I. Seabed mapping and reef morphology. Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom, 88(1), 133-141.

- Loo, L-O., Isaksson, I. 2015. Stora bestånd av ålgräs förlorade i Kattegatt. I: Havsmiljöinstitutet. 2015. Havet 1888.
- Loo, L-O., Pleijel, F. 2008: Inventeringar av Natura 2000-habitat i Sannäs fjorden, Tanums kommun. Naturcentrum AB. Rapport, 32 sidor.
- Lundgren, F. 2018. Undersökningar i Öresund 2017, Bottenfauna och sediment, ÖVF Rapport 2018:4, nätupplaga: [www.oresunds-vvf.se](http://www.oresunds-vvf.se)
- Lundgren, F. 2019. Undersökningar i Öresund 2018, Bottenfauna och sediment, ÖVF Rapport 2019:4, nätupplaga: [www.oresunds-vvf.se](http://www.oresunds-vvf.se)
- Lundgren, F. 2020a. Undersökningar i Öresund 2019, Bottenfauna och sediment, ÖVF Rapport 2020:4, nätupplaga: [www.oresunds-vvf.se](http://www.oresunds-vvf.se)
- Lundgren, F. 2020b. Undersökningar i Öresund 2020, Bottenfauna och sediment, nätupplaga: [www.oresunds-vvf.se](http://www.oresunds-vvf.se)
- Länsstyrelsen. 2016. Inventering av marin epibentisk fauna på djupa bottnar. Länsstyrelserna i Västra Götaland, Halland och Skåne. ISSN 1403-168X
- Länsstyrelsen. 2020. Strategi för skydd och förvaltning av marina miljöer och arter i Västerhavet. Rapport: 2020:14.
- Martel, A. L., Tremblay, R., Toupoint, N., Olivier, F., Myrand, B. 2014. Veliger size at metamorphosis and temporal variability in prodissoconch II morphometry in the blue mussel (*Mytilus edulis*): potential impact on recruitment. Journal of Shellfish Research, 33(2), 443-455.
- Mackenzie C.L., Kent F.E.A., Baxter J.M. Porter J.S. 2018. Genetic analysis of horse mussel bed populations in Scotland. Scottish Natural Heritage Research Report No. 1000.
- Michalek K., Ventura A., Sanders T., 2016. *Mytilus* hybridisation and impact on aquaculture: A minireview. Marine Genomics 27:3-7.
- Moksnes, P. O., Jonsson, P., Nilsson Jacobi, M., Vikström, K. 2014. Larval connectivity and ecological coherence of marine protected areas (MPAs) in the Kattegat-Skagerrak region.
- Naturvårdsverket. 2006. Inventering av marina naturtyper på utsjöbankar. Rapport 5576
- Naturvårdsverket. 2010. Undersökning av utsjöbankar Inventering, modellering och naturvärdesbedömning. Rapport 6385
- Navarro, J. M., Thompson, R. J. 1996. Physiological energetics of the horse mussel *Modiolus modiolus* in a cold ocean environment. Marine Ecology Progress Series, 138, 135-148.
- Nielsen. 1974. Observations on *Buccinum Undatum* L. attacking bivalves and on prey responses, with a short review on attack methods of other prosobranchs, *Ophelia*, 131-2, 87-108, DOI 10.1080/00785326.1974.10430593
- Nihlén, Narvelo, Göransson. 2001. Skötselplan för naturreservatet Knähaken i Helsingborgs kommun

- Olafsen, J. A., Mikkelsen, H. V., Giæver, H. M., Høvik Hansen, G. 1993. Indigenous bacteria in hemolymph and tissues of marine bivalves at low temperatures. *Applied and Environmental Microbiology*, 59(6), 1848-1854.
- Pearson, T. H., Josefsen, A. B., Rosenberg, R. 1985. Petersen's benthic stations revisited. I. Is the Kattegatt becoming eutrophic?. *Journal of experimental marine biology and ecology*, 92(2-3), 157-206.
- Pehrsson, O. 1976. Food and feeding grounds of the Goldeneye *Bucephala clangula* (L.) on the Swedish west coast. *Ornis Scandinavica*, 91-112.
- Petersen, C.G.J., 1893. Det videnskabelige udbytte af kanonbaaden Hauchs togter i de Danske have indenfor Skagen i aarene 1883-86. Andr. Fred. Höst & Söns Forlag, Köpenhamn.
- Pierce, S.K. 1970. Water balance in the genus *Modiolus* (Mollusca: Bivalvia: Mytilidae): osmotic concentrations in changing salinities, *Comparative Biochemistry and Physiology*, 36, 521-533.
- Pleijel. 1988. Inventering av havbottnarna mellan Fjällbacka och Bovallstrand
- Read, K. R. H., Cumming, K. B. 1967. Thermal tolerance of the bivalve molluscs *Modiolus modiolus* L., *Mytilus edulis* L. and *Brachidontes demissus* dillwyn. *Comparative Biochemistry and Physiology*, 22(1), 149–155. doi:10.1016/0010-406x(67)90176-4
- Read, K. R. 1969. Thermal tolerance of the bivalve mollusc, *Modiolus modiolus* L. *American Zoologist*, 9(2), 279-282
- Rees, I. 2009. Background Document for *Modiolus modiolus* beds. OSPAR Commission
- Roberts, C. D. 1975. Investigations into a *Modiolus modiolus* (L.) (Mollusca: Bivalvia) community in Strangford Lough, Northern Ireland. *Report Underwater Association*, 1, 27-49.
- Roberts, D., Allcock, L., Fariñas-Franco, J. M., Gorman, E., Maggs, C. A., Mahon, A. M., ... Wilson, C. D. 2011. *Modiolus* restoration research project: final report and recommendations.
- Sameoto, J., Hall, K., Gass, S., Keith, D., Kirchhoff, S., Brown, C. 2021. Conservation implications of demographic changes in the horse mussel *Modiolus modiolus* population of the inner Bay of Fundy. *Marine Ecology. Progress Series (Halstenbek)*, 670, 93-104.
- Sanderson, W., Holt, R., Kay, L., Ramsay, K., Perrins, J., McMath, A., Rees, E. 2008. Small-scale variation within a *Modiolus modiolus* (Mollusca: Bivalvia) reef in the Irish Sea. II. Epifauna recorded by divers and cameras. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 88(1), 143-149.
- Schlieper C., Kowalski R., Erman P. 1958. Contribution to the ecological and cell-physiological characteristics of the boreal lamellibranch *Modiolus modiolus* L. *Kieler Meeresforschungen* 14:3–10.
- Seed, R. 1969. The Ecology of *Mytilus edulis* L. (Lamellibranchiata) on exposed rocky shores. I Breeding and settlement. *Oecologia (Berl.)* 3, 277-316.



- Seed, R., Brown, R. A. 1975. The influence of reproductive cycle, growth, and mortality on population structure in *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma edule* (L.), and *Mytilus edulis* L., (Mollusca: Bivalvia). In Proceedings of the 9th European Marine Biology Symposium (pp. 257-274). Aberdeen, UK: Aberdeen University Press.
- Seed, R., Brown, R. A. 1977. A comparison of the reproductive cycles of *Modiolus modiolus* (L.), *Cerastoderma* (= *Cardium*) *edule* (L.), and *Mytilus edulis* L. in Strangford Lough, Northern Ireland. *Oecologia*, 30(2), 173–188. doi:10.1007/bf00345419
- Seed, R., Brown, R. A. 1978. Growth as a strategy for survival in two marine bivalves, *Cerastoderma edule* and *Modiolus modiolus*. *The Journal of Animal Ecology*, 283-292.
- Service, M., Magorrian. B. H. 1997. The extent and temporal variation of disturbance to epibenthic communities in Strangford Lough, Northern Ireland. *Journal of the Marine Biological Association UK* 77, 1151 - 1164.
- Sundberg, Axberg, Bravell, Wocken, Ahlsen, Bergkvist, Magnusson. 2022. Övervakning av svartmunnad smörbult – pilotstudie med eDNA och provfiske i Göteborgs skärgård 2021. Rapport till länsstyrelsen i Västra Götalands Län, Rapport 2022:14
- Svedberg K., 2019. Musselbankar Nulägesanalys och beståndsförstärkning. Examensarbete Marin vetenskap, Göteborgs Universitet.
- Theede, H., Ponat, A., Hiroki, K., Schlieper, C. 1969. Studies on the resistance of marine bottom invertebrates to oxygen-deficiency and hydrogen sulphide. *Marine Biology*, 2(4), 325-337.
- Thomsen P.F., Møller P.R., Sigsgaard E.E., Knudsen S.W., Jørgensen O.A., Willerslev E. 2016. Environmental DNA from Seawater Samples Correlate with Trawl Catches of Subarctic, Deepwater Fishes. *PLoS ONE* 11(11): e0165252. doi:10.1371/journal.pone.0165252
- Tyler-Walters, H. 2007. *Modiolus modiolus* Horse mussel. In Tyler-Walters H. and Hiscock K. *Marine Life Information Network: Biology and Sensitivity Key Information Reviews*, [on-line]. Plymouth: Marine Biological Association of the United Kingdom. [cited 13-01-2022]. Available from: <https://www.marlin.ac.uk/species/detail/1532>
- Vaschenko, M., Kovaleva, A., Syasina, I., Kukhlevsky, A. 2013. Reproduction-related effects of green alga *Coccomyxa* sp. infestation in the horse mussel *Modiolus modiolus*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 113(1), 86-95.
- Väinölä R., Strelkov P., 2011. *Mytilus trossilus* in Northern Europe. *Mar. Biol.* 158:817-833.
- Wiborg, K. F. 1946. Undersøkelser over oskjellet (*Modiola modiolus* (L.)) - I. Alminnelig biologeks tog og økonomisk betydning
- Widdows, J., Donkin, P., Brinsley, M. D., Evans, S. V., Salkeld, P. N., Franklin, A., ... Waldock, M. J. 1995. Scope for growth and contaminant levels in North Sea mussels *Mytilus edulis*. *Marine Ecology Progress Series*, 127, 131-148.

- Wildish, D. J., Kristmanson, D. D. 1985. Control of suspension feeding bivalve production by current speed. *Helgoländer Meeresuntersuchungen*, 39(3), 237-243.
- Wildish, D. J., Fader, G. B. J., Lawton, P., MacDonald, A. J. 1998. The acoustic detection and characteristics of sublittoral bivalve reefs in the Bay of Fundy. *Continental Shelf Research*, 18(1), 105-113.
- Wilson, B., Brown, C., Sameoto, J., Lacharité, M., Redden, A., Gazzola, V. 2021. Mapping seafloor habitats in the Bay of Fundy to assess megafaunal assemblages associated with *Modiolus modiolus* beds. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 252, 107294.
- Witman, J.D. 1984. Ecology of rocky subtidal communities: the role of *Modiolus modiolus* (L) and the influence of disturbance, competition, and mutualism. Doctoral Dissertations. 1438.
- Witman J.D. 1985. Refuges, biological disturbance, and rocky subtidal community structure in New England. *Ecological Monographs* 55:421–45
- Yamamoto S., Minami K., Fukaya K., Takahashi K., Sawada H., Murakami H., et al. 2016. Environmental DNA as a ‘Snapshot’ of Fish Distribution: A Case Study of Japanese Jack Mackerel in Maizuru Bay, Sea of Japan. *PLoS ONE* 11(3): e0149786. doi:10.1371/journal.pone.0149786
- Yip Z.T., Lim C.S., Tay Y.C., Tan Y.H.J., Beng S., Tun K., Teo S.L.M., Huang D. 2021. Environmental DNA detection of the invasive mussel *Mytella strigata* as a surveillance tool. *Management of Biological Invasions* 12(3): 578–598, <https://doi.org/10.3391/mbi.2021.12.3.05>

# Bilagor

## Bilaga 1 – Uppdragets frågeställningar

1. Hur fungerar spridningen av hästmusslor idag? Hur långt/lokalt sprids larverna? Vilka är de viktigaste källområdena och vilken kunskap finns om dessa?
2. Finns det några studier som visar hur släktskapet ser ut mellan hästmusslorna i svenska, danska och norska vatten? Finns det kunskap om hur släktskapet ser ut inom svenska området. Vad visar i så fall dessa?
3. Vilka habitat och miljöparametrar (temp, salt, substrat, djup mm) är hästmusslan (mer eller mindre) beroende av i de olika livsskedena? Det finns forskning som antyder att förekomst av ålgräs ger blåmusslor högre överlevnad. Behöver/gynnas hästmusslor av något motsvarande?
4. Hur känsliga är hästmusslor för ökad vattentemperatur, övergödning, sedimentering?
5. Hur ser överlappet och interaktionen mellan hästmusslor och andra bivalver ut? Konkurrens och/eller gynnande av varandra som substrat?
6. Vilka organismer är stora predatorer på och stora konkurrenter till hästmusslornas efter settling?
7. Hur har förekomsterna av hästmussla i efterfrågat vattenområde sett ut historiskt?
8. Hur ser den kända förekomsten av hästmussla ut i efterfrågat vattenområde idag?
9. Vad är de viktigaste kända orsakerna till artens minskning i Sverige? Är de viktigaste orsakerna de samma i olika förekomstområden? Om inte, hur skiftar de?
10. Hur bör arten följas upp/övervakas framöver?
11. Finns det möjligheter att inventera hästmusslor med eDNA eller med akustiska metoder?
12. Om det finns tillgång till larver i vattnet, vilka åtgärder kan genomföras för att gynna en ökning av hästmusslor? Vilka kända åtgärder är mest effektiva?
13. Vilka miljöer inom artens utbredningsområde på svenska västkusten vore mest lämpade/mest effektiva för att försöka sätta ut/restaurera/återetablera hästmusselbankar?
14. Vilka platser i Skåne vore mest lämpade/mest effektiva för att försöka sätta ut/restaurera/återetablera hästmusselbankar?
15. Vad krävs för att odla hästmussla för stödutsättning (tillstånd, genetiska undersökningar mm)?
16. Odlas och görs det några restaureringsinsatser någonstans i världen idag?

Bilaga 2 – Litteratursammanställning

Bilaga 3 – Data- och shapefiler

