

## Populationsmodell av stillahavssostronet (*Magallana gigas*) på den svenska västkusten

Levereras 3.1 - Dynamisk förvaltning av stillahavssostron  
(DynamO)

25-10-2024



Alice Hedensjö<sup>1,2</sup>, Youk Greeve<sup>3</sup>, Molly C. Reamon<sup>1</sup>, Åsa Strand<sup>2</sup>, Ane T Laugen<sup>1</sup>

<sup>1</sup>Centrum för Kustforskning (CCR), Institutionen för naturvetenskap, Universitetet i Agder – UiA 422, NO-4604 Kristiansand, Norge, [ane.t.laugen@uia.no](mailto:ane.t.laugen@uia.no). <sup>2</sup>Avdelningen för miljötillstånd och åtgärdsstrategier, IVL Svenska Miljöinstitutet, Kristineberg 566, 451 78 Fiskebäckskil, Sverige, [alice.hedensjo@ivl.se](mailto:alice.hedensjo@ivl.se) (alice.hedensjo@gmail.com). <sup>3</sup>Institutionen för marina vetenskaper – Tjärnö, Göteborgs universitet, Tjärnö, 452 96 Strömstad.

# Bakgrund

DynamO-projektet (Dynamisk förvaltning av det invasiva stillahavsostronet, 2021–2024), finansierat av FORMAS och Naturvårdsverket, syftar till att underlätta förvaltning av marina invasiva arter, med fokus på det kommersiellt värdefulla stillahavsostronet som etablerade sig i Sverige 2006. Projektet består av fyra arbetspaket (AP): AP1 utvecklar en dynamisk förvaltningsmodell för stillahavsostronet i Sverige, AP2 undersöker ostronets spridningspotential till Östersjön, AP3 utvärderar förvaltningsstrategier i de tidiga invasionsstadierna och kartlägger ostronets utbredning i Sverige medan AP4 utvärderar förvaltningsstrategier i områden med permanent etablering och hur skördade ostron kan användas som resurs. Denna studie är en leverans inom AP3 och adresserar projektets mål att undersöka stillahavsostronets geografiska utbredning och populationsstruktur genom populationsmodellering. Studien kopplar även till AP2s mål att identifiera habitattyper som riskeras att invaderas när ostronet sprider sig till nya områden. För mer information om DynamO projektet, besök dess websida (<https://www.ivl.se/projekt/dynamo.html>).

# Inledning

”Species Distribution Modeling” (SDM) har blivit ett populärt verktyg för att förutsäga artinvasioner i tid och rum (t.ex. Goldsmith m.fl., 2020; Sarà m.fl., 2018). Målet med SDM är att identifiera miljöförhållanden där en art lever baserat på observationer och därigenom approximera dess utbredning (Guisan m.fl., 2017). Att tillämpa SDM på biologiska invasioner är dock utmanande eftersom artens utbredning förändras under invasionens gång (t.ex. Hattab m.fl., 2017). Efter introduktionen till ett icke-inhemskt område börjar arten vanligtvis med att uppvisa lokala förekomster av låga tätheter innan den snabbt expanderar rumsligt och i populationsstorlek (Geburzi & McCarthy, 2018). Endast när populationer är fullt etablerade är arten i jämvikt med sin miljö (Gallien m.fl., 2012), det vill säga, arten förekommer i alla habitat där den kan leva och upprätthålla livskraftiga populationer.

Att tidigt upptäcka och åtgärda invasiva arter är avgörande för att förhindra långsiktigt ekonomisk och ekologisk påverkan (Geburzi & McCarthy, 2018). Att projicera en SDM som framtagits med data från etablerade områden för att identifiera habitat med förhöjd risk för invasion när arten sprider sig till nya områden kan dock vara vilseledande. Populationer på invasionsfronten kan till exempel visa tidiga habitatpreferenser för specifika habitattyper och/eller ha andra miljöbehov än etablerade populationer till följd av nischförskjutningar (t.ex. Battini m.fl., 2019; Morris, 2003; Pack m.fl., 2022).

Traditionellt anses grunda djup (0-3 m), temperaturer över 20 °C och salthalter över 20 psu vara viktiga faktorer för etablering av stillahavsostrom (*Magallana gigas*) i nya tempererade områden (t.ex. Diederich m.fl., 2005; Dolmer m.fl., 2014; Fabioux m.fl., 2005; Muranaka & Lannan, 1984). Eftersom stillahavsostrom är väldigt anpassningsbar kan dock nischförändringar möjliggöra invasion också i områden med lägre temperaturer och salthalter jämfört med inhemska eller etablerade utbredningsområden (Kinnby m.fl., 2023, 2024; Pack m.fl., 2021). Vågexponering är en annan faktor som kan påverka tätheter av introducerade bivalver (t.ex. Branch m.fl., 2008) och stillahavsostrom tenderar generellt sett att finnas i högre tätheter på skyddade än på vågexponerade platser (Greeve m.fl., 2023) såsom i marinor (Teschke m.fl., 2020) eller på skyddade stränder (Reise m.fl., 2017). I

vågexponerade områden eller där ostronet är i ett tidigt invasionsstadium kan stabila hårda substrat, såsom större stenar, vara särskilt viktiga för att stillahavsstronet ska kunna utöka sitt utbredningsområde (Hedensjö, 2024).

I Europa har stillahavsstron rapporterats förekomma och bilda rev tillsammans med blåmusslor (*Mytilus edulis*, t.ex. Markert m.fl., 2010; Reise m.fl., 2017; Wrangé m.fl., 2010), och på senare tid har samförekomst mellan stillahavsstronet och det inhemska platta ostronet (*Ostrea edulis*) också observerats (Christianen m.fl., 2018; Zwerschke m.fl., 2018). Dessa observationer tyder på att stillahavsstronets utbredning kan överlappa med de två inhemska bivalverna, vilket har demonstrerats genom SDM i sydvästra Norge (Reamon m.fl., 2021). Det är också möjligt att arterna interagerar positivt och därmed skapar lämpliga habitatförhållanden för varandra, till exempel genom att tillhandahålla substrat att fästa på (Christianen m.fl., 2018).

I Sverige observerades stillahavsstronet för första gången 2006 på västkusten, med tätheter på upp till flera 100 individer  $\cdot$  m<sup>-2</sup> i dess norra utbredningsområde (Wrangé m.fl., 2010). Tidiga inventeringar tyder på att stillahavsstronet fanns ner till Varbergsområdet redan vid samma tid, om än i relativt låga tätheter som inte översteg sex individer  $\cdot$  m<sup>-2</sup> (Wrangé m.fl., 2010). Söderut, däremot, verkar stillahavsstronen inte ha anlät förrän omkring 2013 och har under de senaste sex åren uppvisat lokala förekomster.

Medan den nordliga delen av den svenska västkusten, norr om Varberg, karakteriseras av en fragmenterad kustlinje med en mångfald av naturtyper, visar kustlinjen söder om Varberg en mer homogen form, med vidsträckt och exponerad sandstränder. Dessutom präglas den södra kusten av en tydlig salinitetsgradient, där salthalten minskar från cirka 25 psu i Kattegatt till cirka 10 psu i Öresund. Marinor har nyligen identifierats som föredragna habitat för stillahavsstron söder om Varberg (Hedensjö, 2024), med tätheter upp till cirka 20 individer  $\cdot$  m<sup>-2</sup>. Stillahavsstronets utbredningsområde verkar för närvarande inte sträcka sig söder om Malmö (Laugen., pers. observation; Roesch, 2023).

Mellan 2018 och 2023 har flera fältkampanjer genomförts längs den svenska västkusten, från Strömstad i norr till Malmö i söder, för att kartlägga stillahavsstronets utbredning. Norr om Varberg har inventeringar av både förekomst och abundans av arten genomförts med hjälp av randomiserad provtagning på 0-10 m djup, vilket möjliggör omfattande populationsmodellering över hela regionen. I **kapitel 1** presenteras därför en populationsmodell som skapats med syftet att analysera stillahavsstronets nuvarande utbredning, habitatpreferenser och populationsstorlek mellan Strömstad och Varberg.

Söder om Varberg har Hedensjö (2024), för att ta hänsyn till lokala förekomster, utvecklat provtagnings- och SDM metoder för att identifiera områden och miljöer med förhöjd risk för invasion. Detta tillvägagångssätt gör det möjligt att identifiera föredragna habitat som sannolikt snart kommer att invaderas, men inte nödvändigtvis har invaderats än, och att uppskatta *möjliga* populationsstorlekar under scenariot att ostronet etablerar sig i alla föredragna habitat. I **kapitel 2** presenteras en utvecklad populationsmodell för området mellan Varberg och Malmö med syftet att möjliggöra tidig upptäckt av stillahavsstronet vid den sydliga invasionsfronten i Sverige.

# INNEHÅLL

<b>Bakgrund</b> .....	2
<b>Inledning</b> .....	2
<b>KAPITEL 1 Populationsmodell för stillahavsstron mellan Strömstad och Göteborg</b> .....	5
<b>Metoder</b> .....	5
Fältundersökningar och förberedelse av data .....	5
Populationsmodellering .....	6
<b>Resultat</b> .....	9
Observerade förekomster och tätheter av stillahavsstron .....	9
Förekomstmodell .....	10
Abundansmodell .....	10
Rumsliga prediktioner av utbredning och populationsstorlek .....	11
<b>KAPITEL 2 Populationsmodell för stillahavsstron söder om Varberg</b> .....	14
<b>Metoder</b> .....	14
Fältundersökningar och förberedelse av data .....	14
Populationsmodellering .....	15
<b>Resultat</b> .....	17
Observerade förekomster och tätheter av stillahavsstron .....	17
Förekomstmodell .....	17
Abundansmodell .....	18
Rumsliga prediktioner av utbredning och populationsstorlek .....	18
<b>Diskussion</b> .....	22
Täthetsområden och populationsstorlekar .....	22
Habitatpreferenser .....	23
Betydelse för förvaltning .....	25
<b>Referenser</b> .....	26
<b>Tillägg</b> .....	32

# KAPITEL 1

## Populationsmodell för stillahavsostron mellan Strömstad och Göteborg

I detta kapitel presenteras en populationsmodell av stillahavsostronets nuvarande utbredning, habitatpreferenser och populationsstorlek mellan Strömstad och Varberg baserat på metoder som utvecklats av Greeve m.fl., (under sammanställning) och Hedensjö (2024). All modellering genomfördes i R version 4.3.3 (R Core Team, 2024).

### Metoder

#### Fältundersökningar och förberedelse av data

Förekomst- och täthetsdata av stillahavsostron, blåmusslor och platta ostron samlades in av DynamOs projektdeltagare från IVL och UiA från Strömstad (59.0 N°, 11.2 E°) till Varberg (57.1 N°, 12.2 E°) mellan 2018 och 2023 (Fig. 1.1). Dessa fältundersökningar genomfördes med randomiserade kvadrat- och videoinventeringsmetoder som nyligen visat sig vara jämförbara och pålitliga för estimering av bivalvtätheter (Reamon m.fl., 2024). Videoundersökningar (0.5-10 m) gjordes genom att dra släde med en fastsatt GoPro bakom en båt (40 x 0.8 m, se Thorngren 2019), varefter lokalens djup estimerades baserat på två mätningar. Videorna analyserades sedan visuellt för att estimeras tätheter av stillahavsostron, blåmusslor och platta ostron (individer · m<sup>-2</sup>) och täckning av olika substrattyper (lera, sand, grus, sten etc.) för varje inventerad lokal. Kvadratundersökningar (0-2 m) gjordes genom att randomisera 5 eller 10 replikatrutor (1 eller 0.25 m<sup>2</sup>) längs en 40 m linjetranspekt eller i ett större område (10 x 10 m), varefter tätheter av de tre bivalvarterna, djup och substratkompositionen beräknades för varje inventerad lokal.

Den totala datauppsättningen för modellering bestod av 943 lokaler. Detta efter att ha begränsat djupintervallet till 0-6 m för att reflektera ostronets dokumenterade djuputbredning (Bergström m.fl., 2021, Greeve m.fl., in prep.) och för att undvika en överrepresentation av undersökningar djupare än 6 m i den norra delen av regionen. Lokalerna var relativt jämnt fördelade över hela studieområdet, med undantag för i Gullmarsfjorden där inga lokaliteter besökts och med en tendens till något högre förekomst av lokaler längre norrut (Fig. 1.1).

Habitatvariabler för modellering valdes ut baserat på deras ekologiska relevans, tillgänglighet och geografisk täckning (Bergström m.fl., 2021; Greeve m.fl., under sammanställning; Hedensjö m.fl., 2024). Som miljövariabler användes vattendjup, mediantemperatur, djupkorrigerad vågexponering, minimum salthalt, fast suspenderat material, klorofyll a, latitud, strandlutning och avstånd från land. Modellerna tränades med djupdata från fältobservationer medan resterande miljövariabler extraherades från existerande GIS (geografiska informationssystem) dataunderlag eller från satellitbilder (CHEMS, 2024a, 2024b; Greeve m.fl., under sammanställning; Wennberg m.fl., 2006). Baserat på tillgången till högupplösta djupdata (10 x 10 m, Greeve m.fl., under sammanställning; Huber m.fl., 2022; Wennberg m.fl., 2006), för slutgiltig projicering av populationsmodellen, och eftersom djup tidigare visats vara en av de viktigaste miljöfaktorerna som påverkar stillahavsostronets utbredning (Bergström m.fl., 2021,

Greeve m.fl., 2023; Hedensjö, 2024), omvandlades alla miljövariabler till 10 x 10 m upplösning (**terra** paketet).

Slutligen inkluderades också modellerade förekomstsannolikheter för blåmusslor och platta ostron som prediktorer i stillahavsstronmodellerna. Detta för att fånga upp interaktioner mellan bivalvarterna och bidra till att förbättra stillahavsstronmodellerna (Hill m.fl., 2017). Förekomstdistributionen för dessa två bivalvarter modellerades med samma miljövariabler och med liknande metoder som för stillahavsstronet (se avsnitt nedan).

## **Populationsmodellering**

En tvåstegsmodelleringsmetod användes för att konstruera en populationsmodell för stillahavsstron mellan Strömstad och Varberg (Greeve m.fl., under sammanställning; Hedensjö, 2024; Hill m.fl., 2017). Det totala datasetet av förekomster och tätheter ( $n=943$ ) delades i två lika stora delar varav en del användes för att skapa förekomstmodellen och en del för att skapa abundansmodellen. I det första steget modellerades ostronförekomster (närvaro/frånvaro) genom att ensembler av flera modeller skapades med olika modellalgoritmer (se specifik metodbeskrivning nedan). I det andra steget modellerades ostrontätheter med en "gradient boosting" regressionsmetod (Greeve m.fl., under sammanställning, se specifik metodbeskrivning nedan). I abundansmodellen inkluderades predikterade förekomstsannolikheter för stillahavsstron, utöver de habitatvariabler (miljövariabler och förekomstsannolikheter för blåmusslor och platta ostron) som användes under förekomstmodelleringen.

## *Förekomstmodellering*

För att modellera förekomst av stillahavsstron, samt blåmusslor och platta ostron, användes en ensemblemodelleringsmetod inom **biomod2** paketen (Guisan m.fl., 2017; Thuiller m.fl., 2024). Kandidatmodeller för ensemblemodellen anpassades med fyra algoritmer: "Generalized Linear Models" (GLM), "Generalized Additive Models" (GAM), "Generalized Boosting Models" (GBM) och "Random Forest" (RF). Innan kandidatmodellerna kalibrerades inspekterades potentiella korrelationsstrukturer hos habitatvariablerna för att undvika modellproblem relaterade till multikollinearitet (Guisan m.fl., 2017). Som tröskelvärden för variabelinkludering användes Pearson  $r < 0.70$  (Green, 1979) och  $VIF < 5$  (Guisan m.fl., 2017). Modelleringsalternativet sattes till "bigboss", vilket är en uppsättning modellparametrar som nyligen utvecklats för att förbättra modellernas prestation (Thuiller m.fl., 2024).

Kandidatmodellerna tränades och validerades genom att datasetet slumpmässigt delades upp i 80% träningsdata och 20% valideringsdata. Träningsdatans funktion är att kalibrera modellen medan valideringsdatans funktion är att utvärdera prestationen hos de tränade modellerna på semi-oberoende data (Guisan m.fl., 2017). Denna korsvalideringsprocess upprepades 100 gånger för att skapa stabila interna utvärderingar av modellerna.

I den slutliga ensemblemodellen inkluderades "bra" till "utmärkta" modeller, med ett "Area Under the Curve" (AUC) och "True Skill Statistics" (TSS) över 0.80 respektive 0.50 (Araújo m.fl., 2005; Duan m.fl., 2014; Nuchel m.fl., 2018). AUC är ett mått på modellens sensitivitet (d.v.s. andelen förekomster som förutsägs korrekt) kontra falskt positiva frekvenser (d.v.s. andelen frånvaro som förutsägs felaktigt) vid alla binära tröskelvärden mellan 0 och 1 (Guisan m.fl., 2017). TSS är i stället ett mått på balansen mellan sensitivitet

och specificitet (d.v.s. andelen frånvaro som förutspås korrekt) vid ett fastställt binärt tröskelvärde som maximerar båda måtten (Guisan m.fl., 2017). Den slutgiltiga förekomstmodellen utvärderades baserat på den genomsnittliga kalibrerings-AUC för inkluderade modeller.

### *Abundansmodellering*

Tätheter av stillahavssostron modellerades med en "gradient boosting" regressionsmetod (GBM) med hjälp av **caret** paketet (Kuhn m.fl., 2008). GBM är en maskininlärningsmetod som kan ta hänsyn till komplexa relationer mellan arter och miljö och hantera potentiellt kolinjära variabler (Guisan m.fl., 2017). GBM fungerar genom att bygga flera beslutsträd sekventiellt, där varje träd korrigerar felet från det föregående, och på så sätt minimerar prediktionsfel genom att kombinera alla träd till en slutlig prediktion.

Modellen tränades endast med data från observerade förekomstlokaler (d.v.s. där tätheten var över noll) och tätheterna log-transformerades innan modelleringen. Att log transformera täthetsdata har rekommenderats vid GBM även om maskininlärningsmodeller saknar antaganden om datafördelningen (Martín m.fl., 2021). Modellen finjusterades genom att olika kombinationer av interaktionsdjup (1, 2, 3), trädnummer (upp till 10 000) och inlärningshastighet (0.0005, 0.001, 0.01) utvärderades. Inom ekologi är rekommendationen en långsam inlärningshastighet och ett stort antal träd (minst 1000) för att optimera modellens prestation genom att minska variationen mellan körningar respektive minska bidraget från varje träd (Elith m.fl., 2008; Guisan m.fl., 2017). Modellerna med de olika hyperparameterskombinationerna tränades med en 10-faldig korsvalideringsmetod som upprepades 10 gånger.

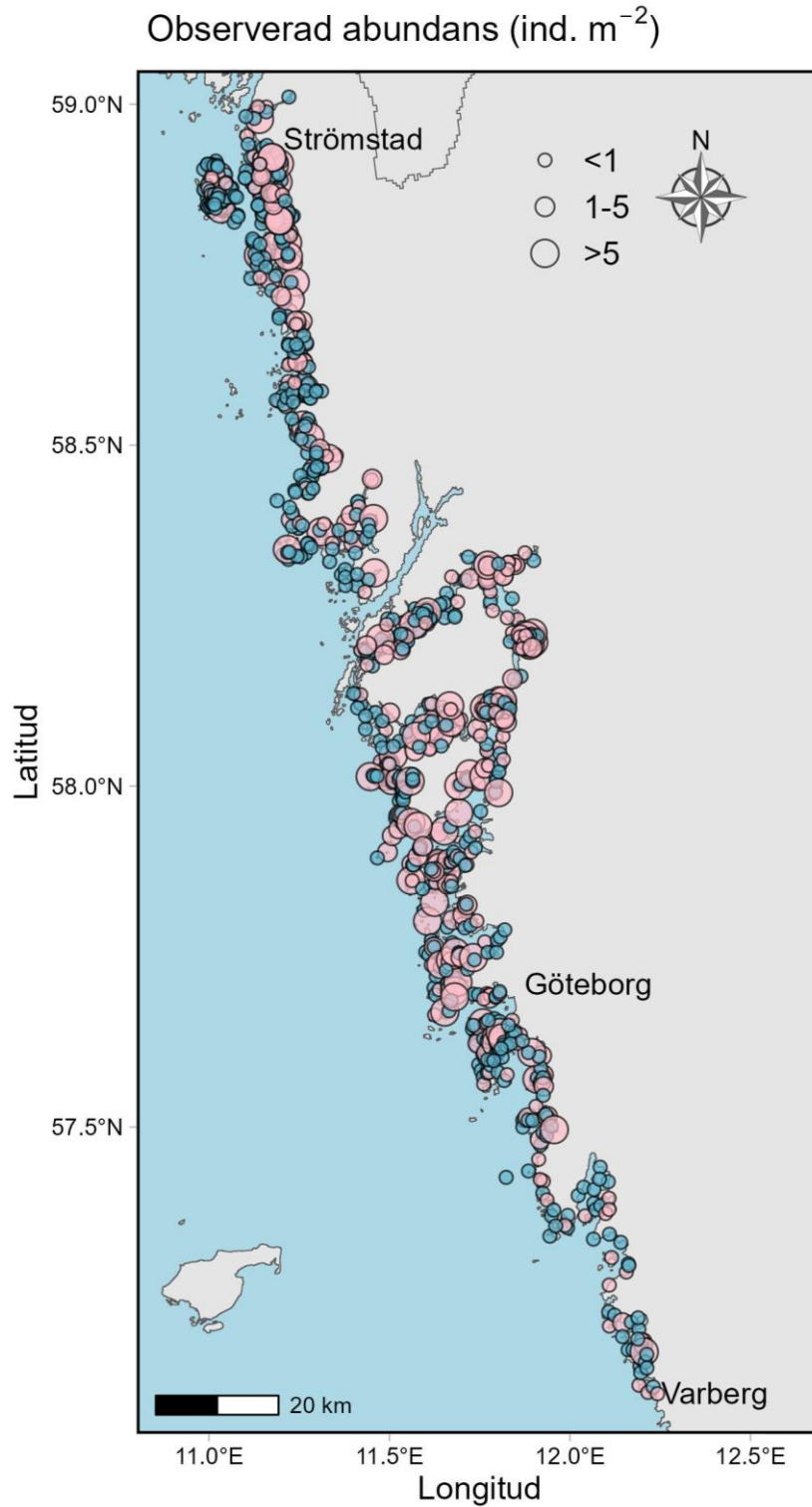
Den bästa abundansmodellen valdes baserat på det minsta "Root Mean Square Error" (RMSE) och visuella inspektioner av modellens prestation med varierande kombinationer av hyperparametrar. Modellen utvärderades också genom att variation i RMSE över korsvalideringsrundor jämfördes med den för en RF modell. Dessutom utvärderades modellen externt på det dataset som användes för att skapa förekomstmodellen (testdata). Det är vanligt i maskininlärning att modellen överpredikterar låga värden och underpredikterar höga värden (Belitz & Stackelberg, 2021). För att korrigera för denna bias tillämpades en regression mellan observerade och predikterade värden (ROE, Belitz & Stackelberg, 2021), följt av "Duans smearing estimate" för att bakåttransformera predikterade logaritmiska tätheter (Duan, 1983). Det genomsnittliga absoluta felet ("Mean Absolute Error", MAE) för testdatat beräknades sedan som den genomsnittliga absoluta skillnaden mellan observerade och biaskorrigerade och bakåttransformerade predikterade tätheter.

### *Modellprojicering och populationsstorleksuppskattning*

För att prediktera förekomster och tätheter av stillahavssostron över hela regionen mellan Strömstad och Varberg projicerades populationsmodellen på miljödatalager som representerade nuvarande miljöförhållanden i området. Abundansmodellen predikterade tätheter över områden där stillahavssostronet modellerats förekomma. Efter biaskorrigering och bakåttransformering av de predikterade tätheterna beräknades den totala modellerade populationsstorleken av stillahavssostron genom att multiplicera den genomsnittliga predikterade abundansen med arean av predikterad förekomst (metod 3). Som jämförelse extrapolerades också den totala populationsstorleken genom att multiplicera det observerade medelvärdet av tätheter (inklusive nollor) med den totala



arean på 0-6 m djup (d.v.s. utan att använda någon modell, metod 1; se Thorngren m.fl. 2019) och genom att multiplicera den observerade genomsnittliga tätheten på förekomstplatser med arean av predikerad förekomst (d.v.s. endast förekomstmodellen användes, metod 2).



**Fig. 1.1.** Inventerade lokaler och observerad *Magallana gigas* närvaro (rosa) och frånvaro (blå). Storleken på cirkelarna visar observerade täthetsintervall av ostronet.

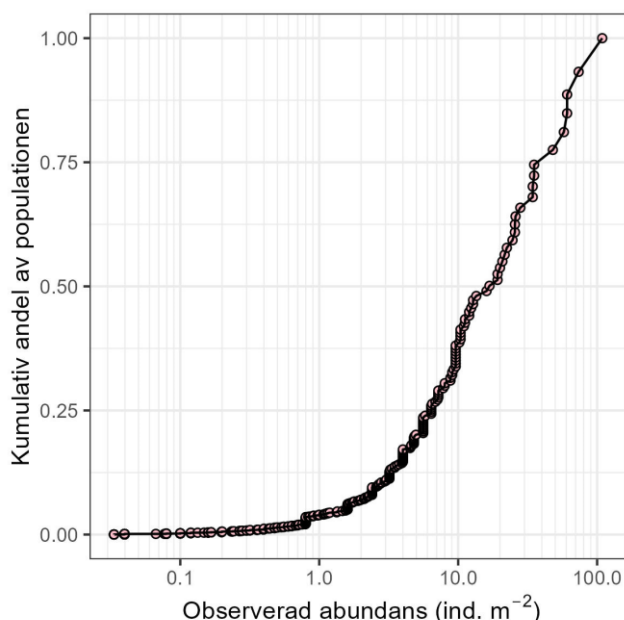


Den modellerade populationsstorleken (metod 3) och längddata från randomiserade provtagningar användes sedan för att uppskatta den totala biomassan (levande våtvikt) av stillahavsostrom, samt bidraget av olika storleksklasser till denna total. Mätningar av individuella ostronlängder som erhöles på 0-0.5 m djup under kvadratundersökningar i den södra delen av regionen (Tjörn-Göteborg) kompletterades med längdmätningar som samlats in 2023 (Roesch, 2023, 0-1 m) och våtviktmätningar som samlats in 2021 (Greeve m.fl., 2023, 0-2 m) från den norra delen av regionen. Storleksdatasetet (n=1689) inspekterades sedan visuellt för att säkerställa en generell representation över hela regionen. För att uppskatta våtvikten hos individuella stillahavsostrom där endast längdmätningar fanns tillgängliga användes en längd-vikt regression som utvecklats för stillahavsostromet på den svenska västkusten (Strand m.fl., opublicerade data; Fig. A1). Bidraget från olika storleksgrupper till den totala uppskattade biomassan beräknades genom att de längdmätta ostronen grupperades i 5 mm längdklasser och det totala antalet ostron i varje klass beräknades sedan baserat på den andelen ostron i varje storleksklass och den modellerade populationsstorleken.

## Resultat

### Observerade förekomster och tätheter av stillahavsostrom

Stillahavsostrom förekom på 392 av de 943 undersökta lokalerna (42%, Fig. 1.2). Den genomsnittliga tätheten där ostronet förekom var  $4.3 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ , med ett intervall på mellan  $<0.01$  och  $108.8 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ . Nästan hälften av lokalerna där ostronet förekom var platser med hög täthet ( $>1 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) och ungefär en femtedel hade tätheter som översteg  $5 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  (motsvarande OSPARs definition av "ostronrev", Fig. 1.1). Den kumulativa fördelningen av uppmätta tätheter visade dock, förutsatt en representativ frekvensfördelning, att  $\sim 80\%$  av populationen utgjordes av tätheter över  $5 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  (Fig. 1.2), och 7 högtäthetslokaler ( $>30 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) utgjorde cirka en fjärdedel av populationen (Fig. 1.2).



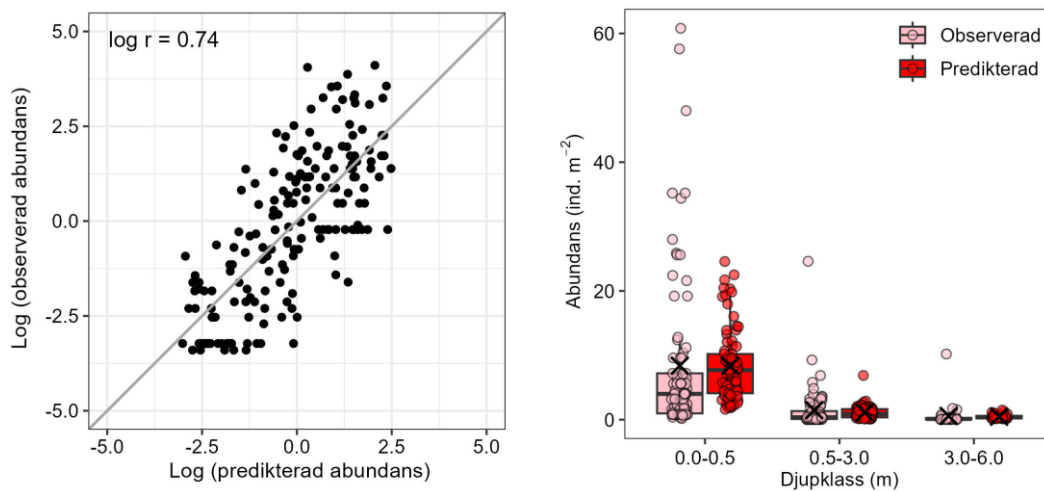
**Fig. 1.2.** Kumulativ andel av relativ populationsstorlek som en funktion av observerad abundans mellan Strömstad och Varberg. Observera den logaritmiska x-axeln. Grafen visar endast lokaler där stillahavsostromet förekom (se Fig. 1.1).

## Förekomstmodell

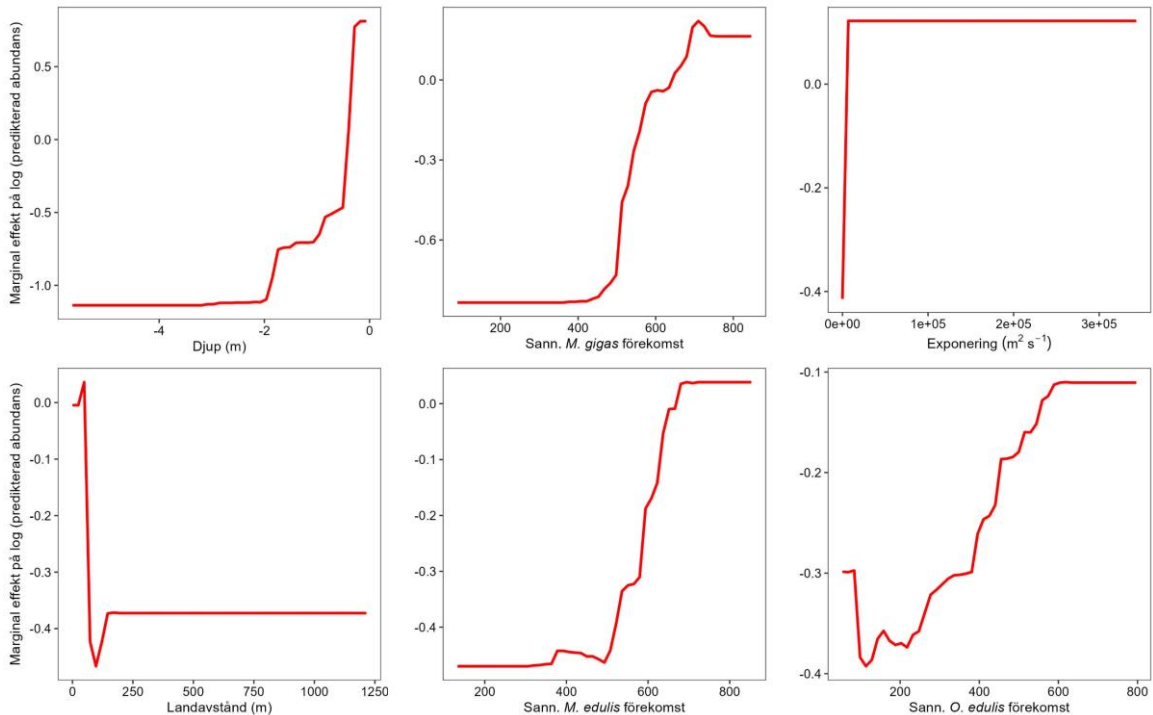
Förekomstmodellen mellan Strömstad och Varberg presterade utmärkt, med ett genomsnittlig kalibrerings-AUC över 0.90 (Tabell A1; Araújo m.fl., 2005). Intern modellvalidering indikerade att modellen predikterade närvaro av ostron korrekt 89% av gångerna i förhållande till observerad närvaro (sensitivitet) och frånvaro korrekt 81% av gångerna i förhållande till observerad frånvaro (specificitet, Tabell A1). De tre viktigaste habitatfaktorerna i förekomstmodellen var blåmusslans förekomst, djup och platta ostronets förekomst.

## Abundansmodell

Abundansmodellen kunde skilja mellan platser med låga och höga observerade tätheter (Fig. 1.3), vilket indikerar att den presterade bra. Korsvaliderings-RMSE (medelvärde  $\pm$  95% KI =  $1.49 \pm 0.05$ ) för modellen överskred det faktiska RMSE (1.35) som erhöles när modellen predikterade på det osedda testdatat. Abundansmodellen visade även en trend att prestera bättre än en RF-modell (genomsnittlig RMSE  $\pm$  95 % KI =  $1.50 \pm 0.06$ ), även om 95% konfidensintervallen från korsvalideringsrundorna överlappade varandra. MAE mellan observerade och predikterade tätheter var  $4.43 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ , med en överskattning av låga tätheter ( $<0.1 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) och en underskattning av höga tätheter ( $>25 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) trots biaskorrigering (Fig. 1.3). Denna trend var särskilt framträdande på djup grundare än 0.5 m (Fig. 1.3). Djup var den mest inflytelserika habitatfaktorn i abundansmodellen, följt av sannolikheten för stillahavsostretonets egen förekomst och vågexponering (Fig. 1.4). Det bör dock noteras att förekomst sannolikheten för stillahavsostreton visade en tendens att korrelera med den för blåmusslor ( $r=0.6$ ,  $\text{VIF}=6$ ), vilket begränsar möjligheten att tolka betydelsen av de två variablerna oberoende.



**Fig. 1.3.** Observerad kontra biaskorrigerad predikterad abundans av *Magallana gigas* mellan Strömstad och Varberg. Predikterade tätheter representerar de som erhålls när abundansmodellen predikterar på oberoende testdata. Linjen i den vänstra grafen är 1:1 och representerar lika observerade och predikterade logaritmiska tätheter. Log r är Pearsons korrelationskoefficient mellan logaritmiska observerade och predikterade tätheter. Låddiagrammet visar fördelningen av observerade och predikterade tätheter för tre djupkategorier. X-markeringarna representerar medelvärden och de tvärgående linjerna medianer.



**Fig. 1.4.** Responskurvor för de sex mest inflytelserika habitatfaktorerna i abundansmodellen för *Magallana gigas* mellan Strömstad och Varberg. Responskurvorna visar hur predikerade log(tätheter) förändras med förändringar inom det observerade intervallet av varje habitatvariabel (Elith m.fl., 2008; Greenwell m.fl., 2017). Notera de varierande y-skalorna och att djupet går från djupt till grunt.

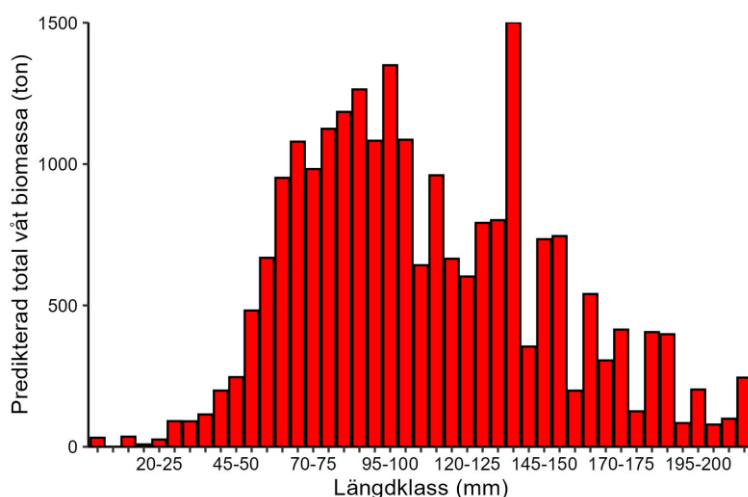
### Rumsliga prediktioner av utbredning och populationsstorlek

Populationsmodellen (d.v.s., förekomst- och abundansmodellen kombinerat) predikterade en populationsstorlek av 297 miljoner individer och en biomassa av knappt 23 000 ton våtvikt av stillahavsostrom mellan Strömstad och Varberg (Tabell 1.1). Det modellerade antalet individer var betydligt lägre än båda extrapoleringarna (Tabell 1.1). Extrapoleringen som endast tog hänsyn till det predikerade förekomstområdet (metod 2) resulterade i nästan dubbelt så många ostron, och den enklaste extrapoleringen (d.v.s. utan någon modellering, metod 1) uppskattade mer än tre gånger så många ostron som den modellerade populationsstorleken (Tabell 1.1). Ostron 135-140 (ca 268 g) bidrog mest till den totala predikerade biomassan (Fig. 1.5). Noterbart visade dock både observerade maxstorlekar och storleksintervall av ostron som användes för att uppskatta den totala biomassan en trend på att öka norrut (Fig. A2).

Ostronet predikterades förekomma på en femtedel av ytan mellan 0-6 m, vilket motsvarade 120.5 km<sup>2</sup> (Tabell 1.2). Predikerade förekomstlokaler (d.v.s. 10x10 m pixlar med en förekomstsannolikhet >0.42, Tabell A1) var fördelade längs hela kusten men föreföll mestadels koncentrerade till Strömstad-Grebbestad och Orust-Göteborgsområdet (Fig. A3). Dessa områden, tillsammans med det sydligaste området runt Varberg, visades också vara högtäthetsområden eftersom de rymde en betydande andel av den totala modellerade populationsstorleken (Fig. 1.6).

**Tabell 1.1.** Predikterad prevalens och förekomstområde samt predikterade och extrapolerade populationsstorlekar av *Magallana gigas* mellan Strömstad och Varberg. Den enkla extrapolerade populationsstorleken representerar medelvärdet av observerad abundans över den totala arean av 0-6 m djup (metod 1). Förekomstextrapoleringen representerar medelvärdet av observerad närvaroabundans över områden av predikterad av närvaro (d.v.s. använder endast förekomstmodellen, metod 2). Den modellerade populationsstorleken representerar medelvärdet av predikterad abundans över områden av predikterad av närvaro (d.v.s. använder både förekomst- och abundansmodellen, metod 3). 95% konfidensintervall för extrapoleringarna har erhållits genom "bootstrapping" (100 x återprovtagning). Abundansmodellen uppskattar populationsparametrar baserat på heltäckande prediktioner och därav avsaknaden av konfidensintervall.

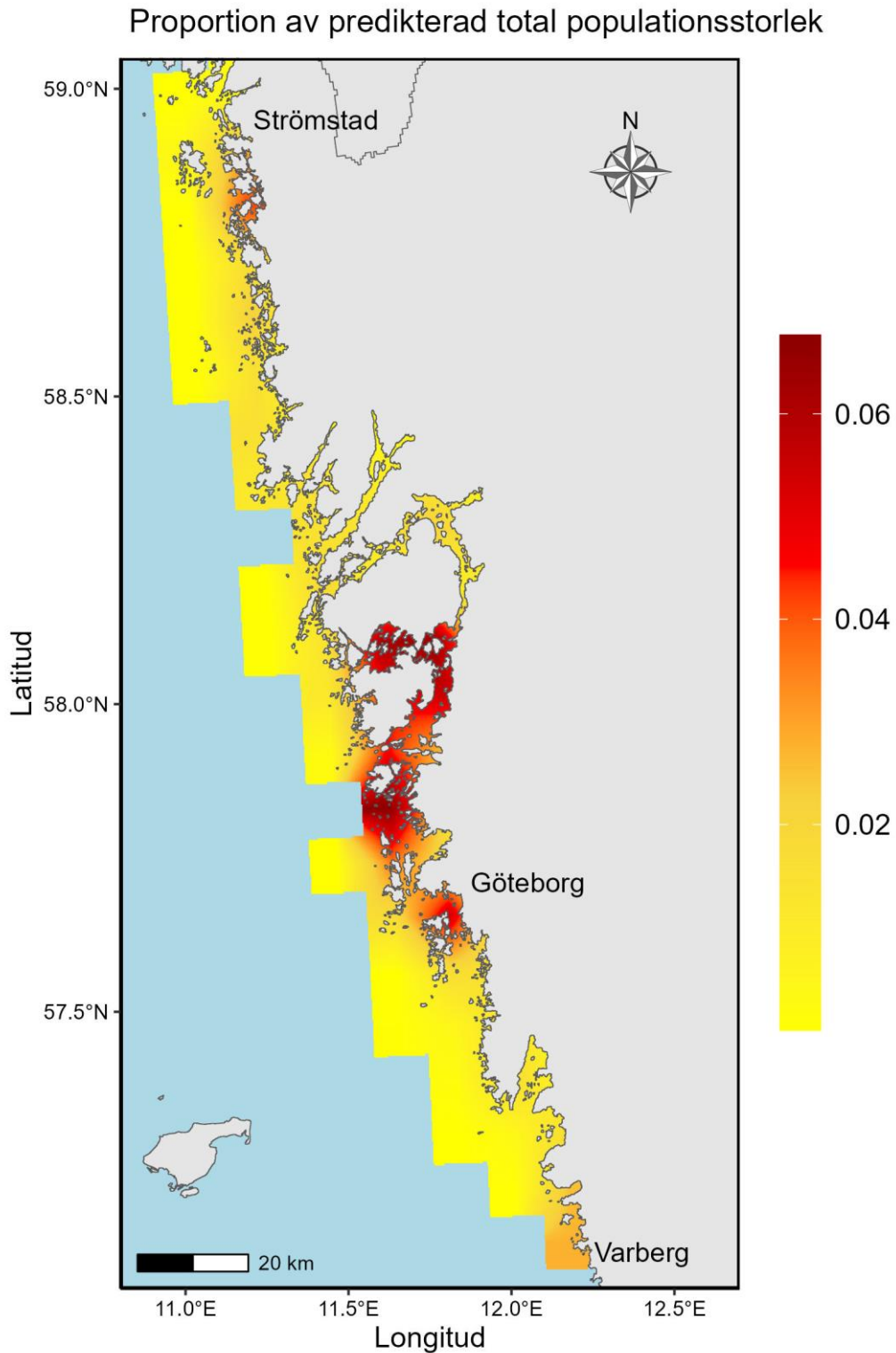
Predikterad prevalens (%)	Område för predikterad förekomst (km <sup>2</sup> )	Extrapolerad populationsstorlek (95 % KI)		Modellerad populationsstorlek och biomassa	
		Enkel extrapolering Metod 1 (10 <sup>6</sup> individer)	Förekomst-extrapolering Metod 2 (10 <sup>6</sup> individer)	Populationsstorlek Metod 3 (10 <sup>6</sup> individer)	Våt biomassa (ton)
21.3	120.5	986 (716, 1216)	519 (399, 623)	297	22 996



**Fig. 1.5.** Bidraget av *Magallana gigas* längdklasser till den totala predikterade biomassan mellan Strömstad och Varberg. Den biomassa som utgörs av längdklasserna baseras på frekvenserna av observerade levande skallängder, deras genomsnittliga våtvikt och den populationsstorlek som predikterats av abundansmodellen.

Stillahavsstronet predikterades främst finnas i grunda områden. 66% av de platser där ostronet förväntades förekomma var grundare än 1 m och 93% var grundare än 3 m. Detta stämde överens med abundansprediktionerna, som tenderade att vara högre på djup grundare än 1 m (Fig. 1.4). Stillahavsstronets modellerade utbredning överlappade också med blåmusslans och platta ostronets utbredningar. Stillahavsstron förväntades förekomma tillsammans med blåmusslor och platta ostron på 65% respektive 25% av platserna där stillahavsstronet förväntades förekomma. Stillahavsstronet tenderade också att ha högre predikterade tätheter där plattostrom och blåmusslor förväntades närvara (binära tröskelvärden på 0.46 respektive 0.43, Fig. 1.4). För djupkorrigerad

vågexponering visade modellerade tätheter liten variation över lag, med undantag för ultraskyddade platser där abundansen verkade minska (Fig. 1.4).



**Fig. 1.6.** Proportionellt bidrag från populationsstorlekar i 1 x 1 km rutor till den totala modellerade populationen av *Magallana gigas*. Rutnätet är projicerat på koordinatsystemet WGS-84.

## KAPITEL 2

# Populationsmodell för stillahavsostrom söder om Varberg

I detta kapitel presenteras en populationsmodell som beskriver invasionsmottagliga habitat för stillahavsostrom vid den svenska invasionsfronten, i området Varberg till Malmö. Populationsmodellen utvecklades baserat på metoder som utvecklats av Hedensjö (2024) för att identifiera föredragna habitat som sannolikt snart kommer att invaderas, men inte nödvändigtvis har invaderats än, och för att uppskatta *möjliga* populationsstorlekar under scenariot att ostromet etablerar sig i alla föredragna habitat.

## Metoder

### Fältundersökningar och förberedelse av data

Populationsmodellen skapades med data från inventeringar genomförda i juni 2023 på 45 studielokaler över tre habitattyper mellan Varberg (57.2 N°, 12.2 E°) och Malmö (55.5 N°, 12.9 E°, Fig. 2.1, Hedensjö, 2024). Habitattyperna inkluderade marinor, pirar och naturliga steniga habitat (d.v.s. förekomst av naturligt hårt substrat). Habitatkategorierna valdes för att ta hänsyn till tidigare fältobservationer av stillahavsostrom i regionen samtidigt som miljövariationer representerades. Om ostromet fanns på en lokal genomfördes undersökningar av täthet, individuella ostromstorlekar och tillhörande habitatvariabler (djup och täckning av olika substrattyper). Inventeringar genomfördes där tätheten observerades vara som högst mellan 0-1 m djup genom placering av fem 0.5 x 0.5 m kvadrater inom provområde som varierade i storlek (10x0.5, 10x1 eller 10x10 m) beroende på lokalens lutning (>50%, 20-50% respektive 0-20% lutning). Den första kvadraten placerades alltid för att täcka så många ostrom som möjligt, medan placeringen av de återstående fyra rutorna slumpades inom provområdet för att säkerställa god representation av ostromförekomst och tätheter. Om stillahavsostromet var frånvarande på en lokal placerades kvadraterna slumpmässigt i det inspekterade studieområdet för att registrera platsens habitatstruktur.

Tre miljövariabler användes i den södra populationsmodellen: täckningsgrad av hårt substrat (d.v.s. % täckning av klippor, block, sten och artificiellt substrat) från fältdata, samt vågexponering och minimum salthalt från GIS-data (upplösning 25x25 m, CHEMS, 2024b; Wennberg m.fl., 2006). Exponering har tidigare visat sig påverka utbredningen av stillahavsostromet i Sverige (Bergström m.fl., 2021; Greeve m.fl., 2023), och salthalt och tillgången på hårt substrat kan vara särskilt viktiga vid den sydliga invasionsfronten i Sverige (Hedensjö, 2024, Kinnby m.fl., 2023). Det begränsade antalet miljövariabler i den södra modellen jämfört med i den norra modellen (se kapitel 1) berodde på det lägre antalet undersökta lokaler i regionen och den statistiska tumregel som anger att varje modellprediktor bör representera åtminstone 10 förekomstlokaler (Peduzzi m.fl., 1996). Djup inkluderades inte som miljövariabel för att undvika överanpassning av modellerna (varje lokal inventerades endast ner till 1 m djup). För att ta hänsyn till att marinor skyddas från vågor av omslutande strukturer, vilket exponeringsmodellen inte tycktes ta hänsyn till för vissa marinor, ersattes exponeringar i marinor som översteg 10 000 m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup> (d.v.s. klassificerade som mycket skyddade, Wennberg m.fl., 2006) med den genomsnittliga exponeringen i marinor under detta tröskelvärde.

## Populationsmodellering

En liknande tvåstegsmodellering som för norr om Varberg (se kapitel 1) användes för att konstruera populationsmodellen mellan Varberg och Malmö. Den modellerade sannolikheten för stillahavsostronets egen förekomst användes återigen som ytterligare variabel i abundansmodellen. Den begränsade mängden data ( $n=45$ ) förhindrade dock modellering av förekomst och abundans på separata dataset. Dessutom valdes en RF metod istället för GBM för abundansmodellering eftersom denna modelleringsteknik kan hantera (d.v.s. är mindre benägen att överanpassa) små provstorlekar ( $<40$ ) bättre än GBM vid modellering av arters rumsliga abundansdistribution (Hill m.fl., 2017; Luan m.fl., 2020; Wisz m.fl., 2008).

### *Förekomstmodellering*

Förekomstmodellen för stillahavsostrom mellan Varberg och Malmö konstruerades med samma tillvägagångssätt som för norr om Varberg (se kapitel 1). Efter inspektion av potentiella korrelationsstrukturer hos miljövariablerna (tröskelvärde för inkludering  $Pearson\ r < 0.7$ ,  $VIF < 5$ ) konstruerades kandidatmodeller med GBM-, RF-, GLM- och GAM-algoritmer. Modellerna skapades endast med data från den första kvadraten från varje inventerad lokal eftersom den första rutan alltid representerade ostronets närvaro om det förekom på en lokal.

På grund av att prestationen (krossvalideringspoängen) hos kandidatmodellerna generellt var låg så inkluderades modeller som var okej ("Fair",  $AUC > 0.70$  och  $TSS > 0.50$ , Araújo m.fl., 2005; Duan m.fl., 2014; Nuchel m.fl., 2018) i den slutgiltiga ensemblemodellen. Den slutgiltiga förekomstmodellen utvärderades baserat på den genomsnittliga kalibrerings-AUC för inkluderade modeller.

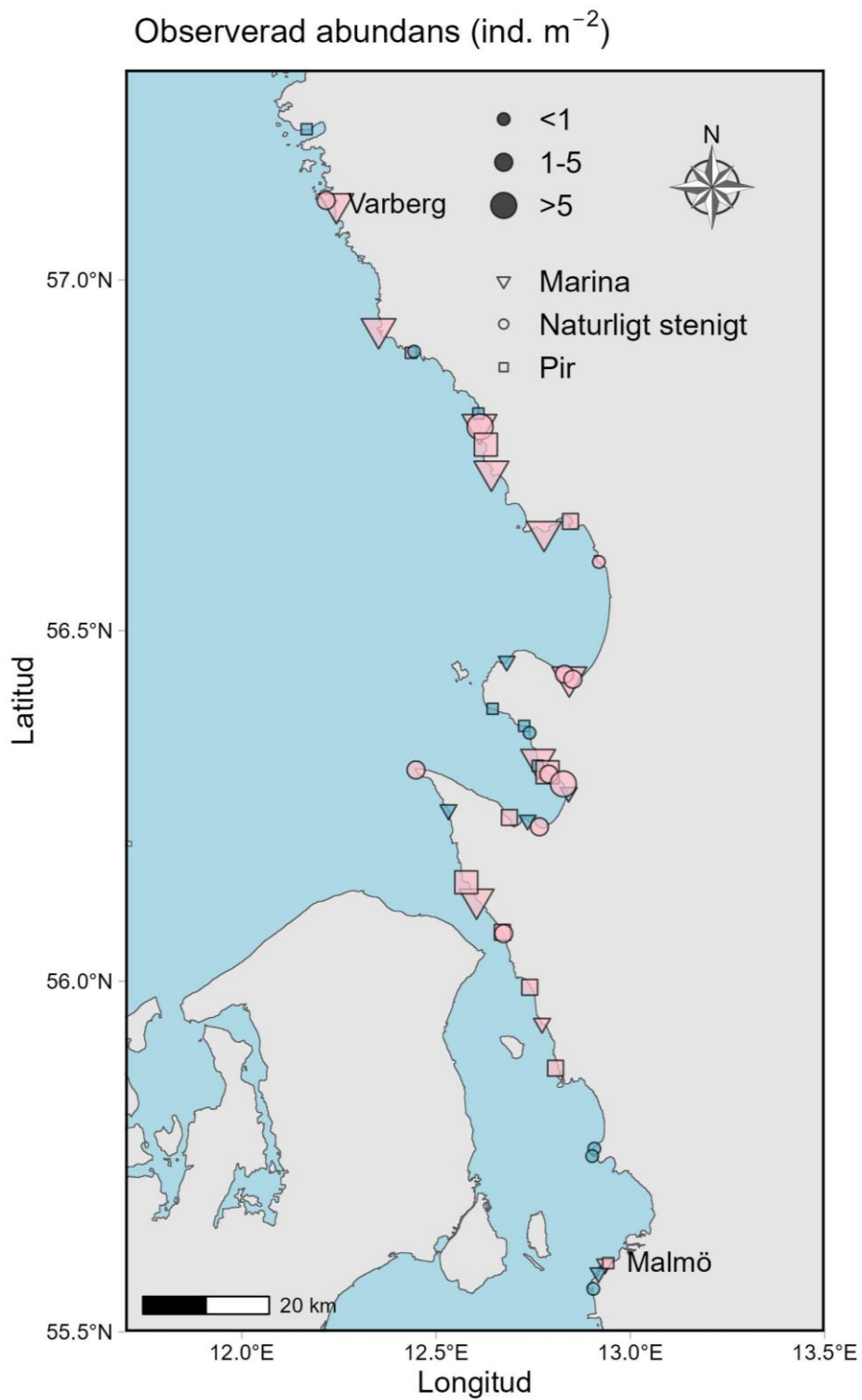
### *Abundansmodellering*

RF är liksom GBM en maskininlärningsmetod som kan identifiera komplexa relationer mellan art och miljö och hantera potentiellt kolinjära variabler (Hill m.fl., 2017). Skillnaden mellan metoderna är att RF tar genomsnittet av prediktioner för alla träd i stället för att bygga träd sekventiellt och därmed minskar risken för överanpassning (Guisan m.fl., 2017).

Till skillnad från förekomstmodelleringen så tränades abundansmodellen med medelvärdet av observerade tätheter och miljövariabler per lokal för att få så representativa täthetsuppskattningar som möjligt. Liksom för den norra modellen användes log-transformerade abundansdata på förekomstlokaler för att skapa modellen.

Det maximala antalet träd för RF modellen sattes till 500 och en nedgång och stabilisering av modellernas felfrekvens innan denna tröskel uppnåddes bekräftades visuellt. Modellen tränades med 6-faldig korsvalideringsmetod som upprepades 10 gånger. Den bästa abundansmodellen valdes baserat på det minsta validerings-RMSE. MAE beräknades som den genomsnittliga absoluta skillnaden mellan observerade och biaskorrigerade och bakåttransformerade predikterade tätheter.





**Fig. 2.1.** Inventerade lokaler samt förekomster (rosa) och frånvaro (blå) av *Magallana gigas* i marinor, pirar och naturliga steniga habitat. Storleken på formerna representerar observerade tätheter där den var som högst.

### *Modellprojicering och (möjlig) populationsstorleksuppskattning*

För att prediktera *möjliga* förekomster och tätheter av stillahavsostrom i regionen projicerades populationsmodellen på alla 54 marinor vid kusten och slumpmässigt utvalda pixlar som representerade naturliga habitat på 0-1 m djup. Projiceringsdatasetet för naturliga habitat (n=108) skapades på grund av bristen på kvantitativa substratdata för den svenska västkusten som förhindrade heltäckande prediktioner. För urvalet av naturliga projiceringslokaler uppskattades täckningsgrad av hårt substrat (%) därför visuellt från satellitbilder. Minimum salthalts- och exponeringsvärden för varje lokal extraherades från GIS lager. I marinor antogs konstant max substratdjup på 0.50 m och en täckningsgrad av hårt substrat på 100% för att representera flytbryggor som till synes utgjorde mer än 60% av det totala habitatet i marinor. Exponering i marinor som översteg  $10\,000\text{ m}^{-2} \cdot \text{s}^{-1}$  ersattes (liksom inför modellkonstruktionen) med den genomsnittliga exponeringen för marinor under detta tröskelvärde. Den totala habitatytan som utgjordes av marinor uppskattades genom att multiplicera visuellt uppmätta omkretsar med arean på 0-0.5 m djup. Habitatytan som utgjordes av naturliga steniga habitat uppskattades genom att multiplicera andelen "steniga pixlar" (d.v.s., % hårt substrat>0) med den totala arean på 0-1 m djup.

*Möjliga* ostrontätheter predikterades på platser med modellerad närvaro. Den modellerade *möjliga* populationsstorleken i marinor och naturliga steniga habitat beräknades genom att multiplicera den genomsnittliga predikterade tätheten i respektive habitattyp med habitatytan av predikterad förekomst (metod 3). Som jämförelse gjordes även extrapoleringar med observerade genomsnittliga tätheter (metod 1 och 2) såsom beskrivet i kapitel 1. Pirar exkluderades från populationsuppskattningen eftersom det inte var möjligt att representativt uppskatta eller anta deras djup och täckningen av hårt substrat (ofta en blandning av hårt substrat och andra substrattyper såsom grus). Pirar erbjöd till synes även storleksordningar mindre habitatyta än marinor och naturliga habitat baserat på antal och visuellt estimerad genomsnittlig omkrets. Med den modellestimerade populationsstorleken och insamlade längdfrekvenser uppskattades även den totala *möjliga* biomassan i marinor och naturliga habitat, samt fördelningen mellan storleksklasser av ostrom såsom beskrivet i kapitel 1.

## **Resultat**

### **Observerade förekomster och tätheter av stillahavsostrom**

Från Varberg till Malmö förekom stillahavsostrom på 30 av de totalt 45 inventerade lokalerna (67%) och förekomsterna var fördelade över hela det undersökta området (Fig. 2.1). De tre habitatkategorierna hade identisk förekomst av ostrom (10 förekomster i varje, 67%), men marinor uppvisade en betydligt högre genomsnittlig abundans ( $10.4\text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) än pirar ( $3.3\text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) och naturliga steniga habitat ( $2.8\text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ) (ANOVA på logtransformerad abundans,  $F(2, 27)=4.6$ ,  $p=0.02$ ; Tukey post-hoc test,  $p<0.05$ ). Den genomsnittliga tätheten i naturliga habitat och pirar skilde sig inte åt (Tukey post-hoc test,  $p>0.05$ ). Ostrontätheterna i alla habitattyper, och särskilt marinor, uppvisade en hög variation, från som lägst 0.8 (i alla habitattyper) till 6.4 (naturligt stenigt), 9.6 (pir) och 23.2 (marina)  $\text{ind.} \cdot \text{m}^{-2}$  (Fig. 2.2).

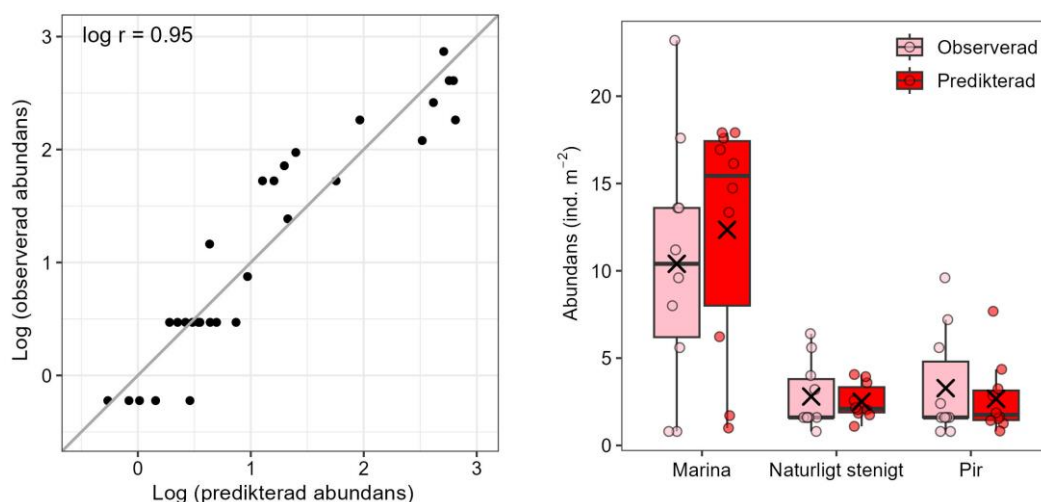
### **Förekomstmodell**

Förekomstmodellen mellan Varberg och Malmö uppvisade utmärkt kalibrering (AUC=0.96), men bestod av färre modeller som valts ut med lägre intern valideringströskel (AUC: 0.70, TSS: 0.50) jämfört med förekomstmodellen för det norra området (Tabell A1). Modellen

var bättre på att förutsäga observerad närvaro (sensitivitet = 0.95) än observerad frånvaro (specificitet = 0.93). Täckningsgrad (%) av hårt substrat var den viktigaste habitatfaktorn i modellen, följt av salthalt och vågexponering (Fig. 2.3).

### Abundansmodell

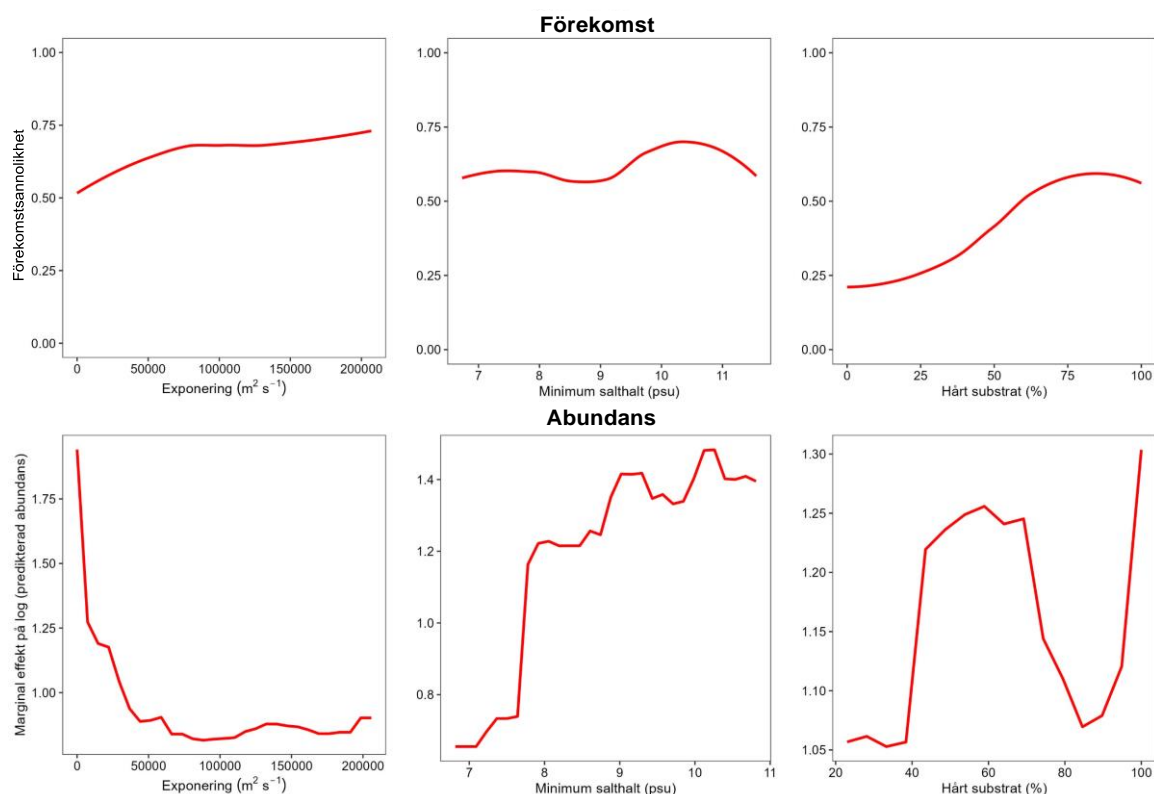
Abundansmodellen mellan Varberg och Malmö presterade utmärkt (Fig. 2.2), med ett korsvaliderings-RMSE på 0.91. När modellen predikterade över hela variabeldatasetet var MAE 1.7 ind. · m<sup>-2</sup>. Till skillnad från förekomstmodellen var exponering och salthalt viktigare habitatfaktorer i abundansmodellen än täckningsgrad av hårt substrat (Fig. 2.3).



**Fig. 2.2.** Observerade kontra bias-korrigerade predikterade tätheter av *Magallana gigas* mellan Varberg och Malmö. Linjen i det vänstra diagrammet är linjen 1:1 som representerar lika observerade och förutsagda logaritmiska tätheter. Log r är Pearsons korrelationskoefficient mellan logaritmiska observerade och predikterade tätheter. Låddiagrammet visar fördelningen av observerade och predikterade tätheter i de tre undersökta habitatkategorierna. X-markeringarna representerar medelvärden och de tvärgående linjerna medianer.

### Rumsliga prediktioner av utbredning och populationsstorlek

Populationsmodellen (d.v.s., förekomst- och abundansmodellen kombinerat) predikterade en *möjlig* populationsstorlek på 160 tusen individer i marinor och 28 miljoner individer i naturliga steniga habitat mellan Varberg och Malmö (Tabell 2.1). Detta innebär inte att det redan i dagsläget existerar så här många individer i habitatet men visar på vikten av övervakning och åtgärder för att förhindra att populationsstorleken når denna nivå. Extrapolerade uppskattningar av populationsstorlek i marinor överensstämde med den modellerade (Tabell 2.1). Även i naturliga habitat låg den modellerade populationsstorleken inom 95% konfidensintervall av de extrapolerade, trots att den enklaste extrapoleringen (utan modellering, metod 1) till synes uppskattade mer än dubbelt så stor population (Tabell 2.1).

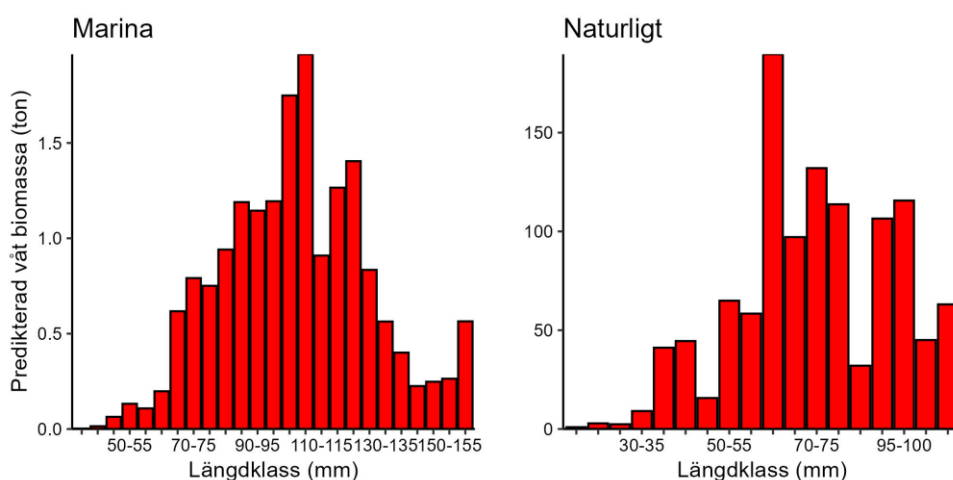


**Fig. 2.3.** Responskurvor för habitatfaktorer i förekomst och abundansmodellen för *Magallana gigas* mellan Varberg och Malmö. Responskurvorna visar hur predikterade förekomstsannolikheter eller log(tätheter) förändras med förändringar inom det observerade intervallet av varje habitatvariabel (Elith m.fl., 2005; Elith m.fl., 2008; Greenwell m.fl., 2017; Thuiller m.fl., 2024).

**Tabell 2.1.** Predikterad prevalens, förekomstytta och predikterade och extrapolerade *möjliga* populationsstorlekar och biomassa av *Magallana gigas* mellan Varberg och Malmö för marinor på 0-0.5 m djup och naturliga habitat på 0-1 m djup. Den enkla extrapoleringen representerar medelvärdet av observerad abundans över den estimerade arean för varje habitattyp (metod 1). Förekomstextrapoleringen representerar medelvärdet av observerad närvaroabundans över områden av predikterad förekomst (d.v.s. använder endast förekomstmodellen, metod 2). Den modellerade populationsstorleken representerar medelvärdet av predikterad abundans över områden med predikterad förekomst (d.v.s. använder både förekomst- och abundansmodellen, metod 3). Notera att ostronet endast predikterades förekomma i steniga habitat av naturlig typ. 95% konfidensintervall beräknades via "bootstrapping" (100 x återprovtagning).

Habitat-kategori	Predikterad prevalens (%)	Område för predikterad förekomst (km <sup>2</sup> )	Extrapolerad <i>möjlig</i> populationsstorlek (95 % KI)		Modellerad <i>möjlig</i> populationsstorlek och biomassa (95 % KI)	
			Enkel extrapolering (10 <sup>6</sup> individer) Metod 1	Förekomst-extrapolering (10 <sup>6</sup> individer) Metod 2	Populationsstorlek (10 <sup>6</sup> individer) Metod 3	Våt biomassa (ton)
Marina	70.4	0.02	0.17 (0.07, 0.24)	0.17 (0.11, 0.26)	0.16 (0.13, 0.20)	18 (14, 21)
Naturligt stenigt	27.1	8.6	59 (25, 90)	24 (13, 35)	28 (19, 34)	1135 (787, 1364)
Naturligt överlag	12.0	8.6	-	-	-	-

Trots de höga ostrontätheterna i marinor (åtta gånger högre predikterad täthet och 21 gånger mer biomassa per ytenhet) var den totala populationsstorleken och biomassan storleksordningar större i naturliga habitat på grund av den större tillgängliga ytan (Tabell 2.1). Den höga biomassan av ostron i marinor per ytenhet berodde på att stillahavsostren i marinor överlag var stora i förhållande till naturliga habitat (Fig. 2.4). Ostron 105-110 mm (ca 140 g) bidrog mest till den totala predikterade biomassan i marinor, medan ostron ca 60-65 mm (ca 40 g) bidrog mest i naturliga steniga habitat (Fig. 2.4).

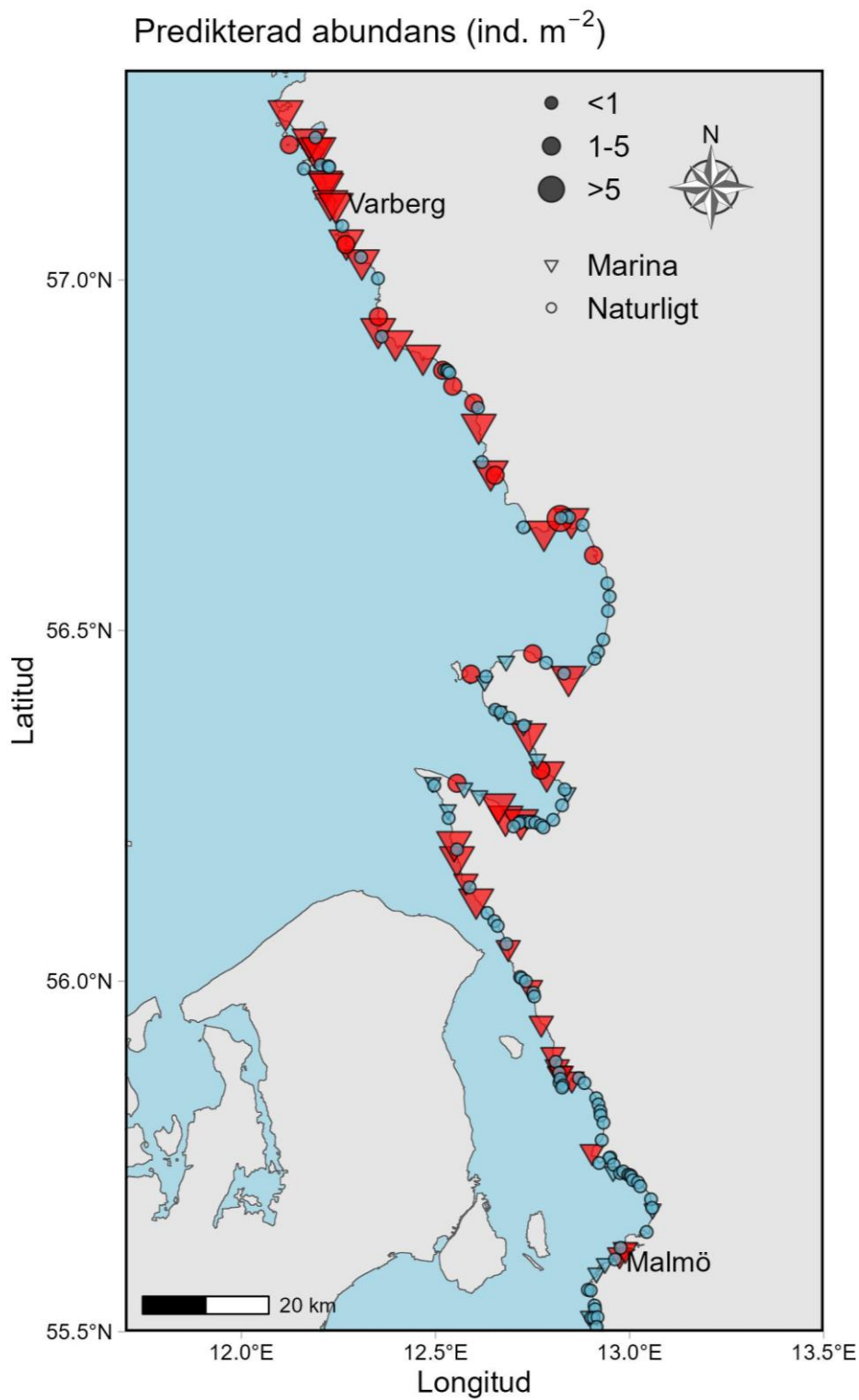


**Fig. 2.4.** Bidraget av *Magallana gigas* längdklasser till den predikterade möjliga biomassan i marinor och naturliga habitat mellan Varberg och Malmö. Den totala biomassa som utgörs av längdklasserna baseras på frekvenserna av observerade skallängder, deras genomsnittliga våtvikt och den populationsstorlek som predikterats av abundansmodellen. Observera olika värdeintervall på x- och y-axlarna.

Stillahavsostren förväntades förekomma (d.v.s. ha en sannolikhet för förekomst >0.55, Tabell A1) i 70.3% av marinorna, 27.1% av naturliga steniga habitat och i 12.0% när alla typer av naturliga habitat inkluderades (total naturlig area mellan 0-1 m, Tabell 2.1). Sannolikheten för ostronens förekomst ökade med ökande täckningsgrad av hårt substrat (Fig. 2.3) och ostronen predikterades vara frånvarande i områden där hårt substrat saknades (Fig. 2.5, Tabell 2.1).

Medan salthalt och vågexponering visade liten påverkan på var stillahavsostret förväntades förekomma, påverkade dessa två variabler tydligt ostronets abundans (Fig. 2.3). De mest skyddade platserna (<50 000 m<sup>-2</sup> · s<sup>-1</sup>), vilket till största del var marinor, gynnade de högsta predikterade tätheterna (Fig. 2.3, 2.5). När det gäller salthalt sjönk predikterade tätheter snabbt när den minimala salthalten understeg 8 psu (Fig. 2.3, 2.5).

Områden där lokaler med predikterad närvaro och möjliga tätheter över 5 ind. · m<sup>-2</sup> var koncentrerade, var i Varberg-Halmstad-området och i Båstad-Helsingborgsområdet (Fig. 2.5), och marinor och naturliga steniga habitat där ostronet förekom tenderade ofta att ligga nära varandra (Fig. 2.5).



**Fig. 2.5.** Predikterade *möjliga* förekomster och tätheter av *Magallana gigas* mellan Varberg och Malmö. Prediktion av närvaro (röd) och frånvaro (blå) för marinor (N = 54) och naturliga habitat (n = 108). Abundansprediktioner är för lokaler där ostronets predikterades förekomma. Notera att ingen förekomstplats predikteras *möjliga* tätheter mindre än en.

## Diskussion

Denna studie har visat på framgångsrik populationsmodellering av stillahavsostren på den svenska västkusten. Även om det finns en del osäkerheter med modellerna, framför allt med de söder om Varberg som konstruerades med en liten datauppsättning, så har de gett en övergripande bild av hur svenska stillahavsostrens populationer förväntas vara utbredda i dagsläget (Strömstad-Varberg) och/eller inom en snar framtid (Varberg-Malmö). Detta är viktigt ur ett förvaltningsperspektiv då prediktioner av abundans och biomassa är nödvändiga för att bedöma artens ekologiska påverkan (Greeve m.fl., 2023) och invasionsstadium (Geburzi & McCarthy, 2018).

### Täthetsområden och populationsstorlekar

Populationsmodellerna från båda regionerna uppmärksammade fyra relativa högtäthetsområden; Strömstad-Grebbestad, Orust-Göteborg, Varberg-Halmstad och Båstad-Helsingborg. Även om abundansprediktionerna norr och söder om Varberg inte är direkt jämförbara, stämmer denna relativa rumsliga trend generellt överens både med en modell för bedömning av invasionsstadium för hela kusten från 2023 (Roesch, 2023) och med en populationsmodell som använde samma data som denna studie norr om Göteborg (Greeve m.fl., under sammanställning). Detta betyder att överensstämmande regionala trender framträtt trots skillnader i modelleringsmetoder och urvalet habitatvariabler som användes i modellerna. Det är alltså möjligt att högtäthetsområden är sporadiskt fördelade ända ner till Helsingborg, snarare än att det sker en gradvis övergång från högtäthet till lågtäthet från norr till söder, vilket belyser behovet av anpassad förvaltning (se avsnitt nedan).

Det krävs dock ytterligare provtagning för att validera dessa prediktioner. Tidigare studier som fokuserat på stillahavsostrens utbredning och ekologiska påverkan i Sverige har framför allt genomförts i Bohuslän (t.ex., Bergström m.fl., 2021; Greeve m.fl., 2023). Detta gör att mängden observationer av stillahavsostren söderut är begränsat. Ett exempel på område där det gjorts få provtagningar är det predikerade högtäthetsområdet mellan Orust och Göteborg. Här behövs mer provtagning för att få en allmän uppfattning om huruvida stillahavsostren visar liknande tecken på etablering, såsom revbildning, som de i Strömstadsområdet (Roesch, 2023).

Mellan Strömstad och Varberg uppskattade populationsmodellen en populationsstorlek på knappt 300 miljoner individer och 23 000 ton levande biomassa av stillahavsostren. Antalet individer motsvarar dryga summan av tidigare modelluppskattningar baserat på samma fältdata för delområdet Strömstad-Göteborg (Greeve m.fl., under sammanställning, dryga 200 miljoner individer) och Göteborg-Varberg (Hedensjö, 2024, dryga 30 miljoner individer). Trots vissa skillnader i modelleringsmetoder och urvalet prediktorer, är det möjligt att abundansuppskattningar överensstämmer på grund av vattendjupets stora inflytande i modellerna. Att den modellerade populationsstorleken var lägre än de extrapolerade värdena berodde förmodligen på att modelleringen kunde ta hänsyn till den relativa fördelningen av habitat som främjade höga tätheter, som exempelvis grunda områden.

Även om användandet av både förekomst- och abundansmodellen bör ha givit den mest realistiska populationsstorleksuppskattningen är det möjligt att de provtagningsmetoder som användes under fältkampanjen resulterade i en underskattning av antalet ostron.



Reamon m.fl. (2024) visade nyligen att randomiserade kvadrat- och videotranssektmetoder var både jämförbara och tidseffektiva, men underskattade tätheter med ca en fjärdedel. Detta skulle i så fall innebära att det faktiska antalet ostron i området är närmare 400 miljoner, vilket motsvarar det lägre konfidensintervallet för extrapoleringen som använde endast förekomstmodellen. Dessutom tenderade modellen att underprediktera höga observerade tätheter ( $>30 \text{ ind.} \cdot \text{m}^{-2}$ ). Oavsett detta så kan det konstateras att antalet ostron handlar om 100-tals miljoner.

Det finns också osäkerheter i biomassauppskattningen kopplat till den storleksdata som användes. Greeve m.fl. (under sammanställning), som använde endast viktdata från Bohuslän (Greeve m.fl., 2023), uppskattade preliminärt ca 560 ton organisk torrsvikt (AFDW) eller ca 31 000 ton våtvikt stillahavsostrom mellan Strömstad och Göteborg. Preliminära observationer indikerar dock att ostron på den svenska västkusten ökar i storlek norrut (Fig. A2), vilket bidrog till den lägre biomassauppskattningen i denna studie. Möjliga förklaringar till förändringar i storleksfördelning av ostron inkluderar åldersskillnader (Moore m.fl., 2016) eller förändringar i salthalt (Marshall m.fl., 2020; Wang m.fl., 2008). Det är också möjligt att den geografiska storlektrenden är ett resultat av en metodikbaserad bias eftersom den nordligaste storleksinventeringen (Greeve m.fl., 2023) gjordes i ett större djupintervall (0-2 m) än de söderut ( $<1 \text{ m}$ , Fig. A2). Storleksfördelningen av ostron längs med kusten bör studeras närmare för att bidra till säkrare biomassauppskattningar.

Söder om Varberg saknas det fortfarande en uppskattning över stillahavsostromnets nuvarande absoluta populationsstorlek, då syftet med modellen i denna studie var att förutsäga en *möjlig* (d.v.s. "worst case scenario") abundansutbredning. *Möjliga* populationsstorlekar som uppskattades här är i linje med de Hedensjö (2024) uppskattade trots smärre skillnader i modelleringsmetodiken. Observerade tätheter i naturliga habitat var dock generellt låga; inga maxtätheter översteg 7 individer per  $\text{m}^2$ . Detta motsvarar den högsta täthet som observerades mellan Göteborg och Varberg redan 2007 (Wrange m.fl., 2010). Trots till synes låga tätheter över lag i naturliga habitat bör randomiserad provtagning i ett större djupintervall genomföras även söder om Varberg. Detta för att möjliggöra en jämförbar kartläggning av låg- och högtäthetsområden längst med hela västkusten och för att kunna dokumentera förändringar i rumslig utbredning över tid. Det är dock viktigt att poängtera att en sådan provtagning bör inkludera fler provpunkter per areaenhet än i den norra delen av kusten på grund av den förväntat låga prevalensen.

## Habitatpreferenser

### *Strömstad-Varberg*

I linje med tidigare studier (Bergström m.fl., 2021; Reamon m.fl., 2021) indikerar modellen för området norr om Varberg att stillahavsostrom är mer vanligt förekommande på grunda djup ( $<1 \text{ m}$ ). Skydd från vågor, däremot, verkade ha litet inflytande på ostronets utbredning till skillnad från vad som visats i tidigare studier (Bergström m.fl., 2021; Greeve m.fl., 2023). Det är möjligt att inkludering av data från det relativt vågexponerade området mellan Göteborg och Varberg kan förklara avsaknaden av denna trend (Hedensjö, 2024).

Denna studie indikerar att modellerad förekomst av inhemska bivalver kan bidra till en förbättrad prediktion av förekomst och abundans av stillahavsostrom. Detta stämmer väl

överens med tidigare studier från Europa som föreslagit samförekomst mellan stillahavsostron och de inhemska bivalverna (Reamon m.fl., 2021; Zwerschke m.fl., 2018). En möjlig förklaring till dessa utbredningsöverlapp är att de inhemska bivalverna erbjuder stillahavsostron substrat att fästa på under i övrigt lämpliga miljöförhållanden. Detta underlättande har nyligen omvänt föreslagits för stillahavsostron och platta ostron (Christianen m.fl., 2018). Att stillahavsostronets utbredning påverkades av de inhemska bivalvernas förekomster är dock inte ett bevis för interaktion. De inhemska bivalvernas utbredning kan ha korrelerat med underliggande miljöfaktorer som inte inkluderades som miljövariabler i modellen. Med andra ord, förekomsten av inhemska bivalver kan generellt påvisa lämpliga miljöförhållanden för bivalver. Det bör också noteras att korrelationen mellan stillahavsostronets och blåmusslans förekomstutbredning förhindrar slutsatser om den relativa betydelsen av de två habitatfaktorerna i abundansmodellen, även om detta inte ska ha påverkat täthetsprediktionerna.

Oavsett detta så är inkluderingen av biologiska effekter en spännande startpunkt för vidare studier och modellering av utbredning och habitatöverlapp mellan olika arter. Det finns till exempel fortfarande ingen vetenskaplig konsensus om huruvida stillahavsostron undertrycker eller underlättar för populationer av blåmusslor och platta ostron (Christianssen m.fl., 2018; Diederich, 2005, Reise m.fl., 2017; Zwerschke m.fl., 2018) även om mycket tyder på att samexistens mellan stillahavsostron och blåmusslor är sannolikt (Diederich 2005, Troost 2009, 2010, Reise m.fl. 2017). Interaktionens riktning på systemskala skulle kvalitativt kunna utforskas genom att inkludera stillahavsostronets förekomstutbredning som habitatvariabel även i abundansmodeller för de inhemska bivalverna.

### *Söder om Varberg*

I överensstämmelse med Hedensjö (2024), indikerar denna studie att marinor söder om Varberg är mycket mottagliga för etablering av stillahavsostron vid den svenska invasionsfronten. Marinor har ofta föreslagits erbjuda miljöförhållanden som främjar tidig etablering av icke-inhemska arter. I sydvästra Storbritannien har stillahavsostron, i likhet med förekomstprediktioner i denna studie, rapporterats vara dubbelt så vanligt förekommande i marinor än i naturliga steniga habitat (Firth m.fl., 2021). Teschke m.fl. (2020) visade, i likhet med täthetsobservationer i denna studie, att marinor främjade en fem gånger högre abundans av stillahavsostron än vågexponerade artificiella habitat. Påfallande nog var observerade tätheter i marinor söder om Varberg jämförbara med de som rapporterats från ostronets kärndistributionsområde i Skagerak (20.8-52.5 ind. m<sup>-2</sup>, Bergström m.fl., 2021; Reamon m.fl., 2022).

En möjlig anledning till att stillahavsostronet föredrog marinor söder om Varberg är tillgången till hårt substrat och skydd från vågor. Populationsmodellen i denna studie indikerar, i linje med Hedensjö (2024), att tillgången till hårt substrat kan gynna ostronets förekomst, oavsett exponeringsgrad, medan skydd från vågor kan främja höga tätheter. Att hårda substrat fungerar som potentiella språngbrädor för ostronets spridning, och att marinor utgör nyckelhabitat för höga tätheter, stöds även av observationer från andra vågexponerade områden och/eller regioner där ostronet sannolikt befann sig i de tidiga invasionsstadierna vid tidpunkten för studierna (De Mesel m.fl., 2015; Hedensjö, 2024; Kochmann m.fl., 2013, Teschke m.fl., 2020). Huruvida en preferens för hårt substrat och marinor är ett resultat av bristen på skyddade mjukbottnar eller en generell företeelse för

stillahavsostrom i de tidiga invasionsstadierna är alltså fortfarande oklart. Hursomhelst så föreslår denna studie att förekomst av hårt substrat kan främja spridning, och marinor tidig etablering, av stillahavsostrom vid den svenska invasionsfronten.

Den rumsliga trend som observerades söder om Varberg, där marinor och naturliga habitat med predikterade förekomster ofta låg intill varandra, belyser också möjligheten att marinor kan förse närliggande mer exponerade naturliga eller artificiella habitat med stillahavsostrom. Denna typ av process har demonstrerats för en invasiv tångart (Epstein & Smale, 2018) och kan vara särskilt troligt med tanke på de höga tätheter och individuella ostronstorlekar vi observerade i marinor som tyder på en hög reproduktionspotential (Marshall m.fl., 2020). Det behövs dock vidare studier för att utvärdera till vilken grad ostronlarver faktiskt sprids ut från marinorna.

En annan viktig mekanism genom vilken invasiva arter kan utöka sitt utbredningsområde är lokal anpassning (t.ex. Allendorf m.fl., 2022). Kinnby m.fl. (2023, 2024) visade nyligen att sydliga stillahavsostrompopulationer i Sverige har anpassat sig genetiskt till en optimal salthalt för reproduktion av 18 psu och kan reproducera sig ned till 8 psu. Detta resultat återspeglas i abundansmodellen, där predikterade ostrontätheter drastiskt minskade under en minimum salthalt på ca 8 psu. I etablerade områden i nordvästra Sverige är den optimala salthalten för reproduktion för närvarande cirka 28 psu (Kinnby m.fl., 2023), vilket indikerar att stillahavsostrompopulationer i södra Sverige redan har genomgått en nischförskjutning genom genetisk anpassning (Kinnby m.fl., 2024). Det selektiva trycket som salthalt utgör kan återspeglas även på en global skala, där stillahavsostrom i invaderade områden har expanderat sin salthaltsnisch jämfört med inhemska områden (Pack m.fl., 2021).

### **Betydelse för förvaltning**

Populationsmodelleringen i denna studie tyder på att högtäthetsområden av stillahavsostrom kan vara sporadiskt distribuerade längst med den svenska västkusten, åtminstone ned till Varberg men möjligtvis enda ner till Helsingborg. Detta belyser vikten av att anpassa förvaltningsåtgärder till olika tätheter och invasionszoner på lokal- eller kommunnivå (Hess, 2024; Roesch, 2023), snarare än att statiska förvaltningsstrategier implementeras på en regional nivå. Förökningen av ostron blir mer effektiv ju högre täthet av ostron det finns (Hidu, 1969; Reeves m.fl., 2020), vilket kan öka risken för anpassning till låga salthalter (Allendorf m.fl., 2022). Därför är det viktigt att ta bort lokala populationer med höga tätheter, som enligt observationer i denna studie, i linje med Bergström m.fl. (2021), är koncentrerade till ett fåtal lokaler och områden men utgör en betydande del av populationen. Även om denna studie tyder på att stillahavsostrom främst finns på vadbara djup, vilket kan underlätta genomförandet av rensningsaktiviteter och göra dem mer kostnadseffektiva (Hess, 2024), är det viktigt att ta hänsyn till den förväntade samförekomsten med blåmusslor och platta ostron. Detta för att förhindra att de inhemska bivalverna påverkas negativt av förvaltningsåtgärder. Det är dock svårare och mer kostnadskrävande att rensa blandbankar, och idag saknas effektiva metoder för detta (Hess, 2024; Nielsen m.fl., 2022, Strand m.fl., 2023).

Efter en art anlant till ett nytt område är tidiga åtgärder mot arten den mest effektiva strategin för att förhindra långsiktig påverkan på inhemska ekosystem (Geburzi & McCarthy, 2018). Bortrensning och övervakning av stillahavsostrom i hårda livsmiljöer,

framför allt i marinor, vid och bortom invasionsfronten kan därför vara avgörande för att förhindra vidare spridning av stillahavsstron i Sverige. I Öresund förekommer främst artificiella hårda substrat. För att förhindra stillahavsstronets vidare spridning in i Östersjön bör alltså övervakning av marinor, men även andra hårda livsmiljöer såsom vindkraftverk, pirar och artificiella öar, prioriteras. Även om stillahavsstronet ännu inte observerats söder om Malmö visar oceanografisk modellering, i kombination med genetiska studier, att spridning av stillahavsstronet in i Öresund och Östersjön är möjlig (Broström m.fl., 2024; Kinnby m.fl., 2023, 2024).

## Referenser

- Allendorf, F., Funk, W., Aitken, S., Byrne, M., Luikart, G., & Antunes, A. (2022). *Conservation and the genomics of populations* (3d ed., pp. 298-319). Oxford university press.
- Araújo, M. B., Pearson, R. G., Thuiller, W., & Erhard, M. (2005). Validation of species–climate impact models under climate change. *Global change biology*, *11*(9), 1504-1513.
- Battini, N., Farías, N., Giachetti, C. B., Schwindt, E., & Bortolus, A. (2019). Staying ahead of invaders: using species distribution modeling to predict alien species' potential niche shifts. *Marine Ecology Progress Series*, *612*, 127-140.
- Bergström, P., Thorngren, L., Strand, Å., & Lindegarth, M. (2021). Identifying high-density areas of oysters using species distribution modeling: lessons for conservation of the native *Ostrea edulis* and management of the invasive *Magallana (Crassostrea) gigas* in Sweden. *Ecology and Evolution*, *11*(10), 5522-5532.
- Belitz, K., & Stackelberg, P. E. (2021). Evaluation of six methods for correcting bias in estimates from ensemble tree machine learning regression models. *Environmental Modelling & Software*, *139*, 105006.
- Bergström, P., Thorngren, L., Strand, Å., & Lindegarth, M. (2021). Identifying high-density areas of oysters using species distribution modeling: lessons for conservation of the native *Ostrea edulis* and management of the invasive *Magallana (Crassostrea) gigas* in Sweden. *Ecology and Evolution*, *11*(10), 5522-5532.
- Branch, G. M., Odendaal, F., & Robinson, T. B. (2008). Long-term monitoring of the arrival, expansion and effects of the alien mussel *Mytilus galloprovincialis* relative to wave action. *Marine Ecology Progress Series*, *370*, 171-183.
- Broström, B., Kinnby, A., Robert., C., Havenhand, J., De Wit, P. (2024) *Sannolikhet för framtida kolonisation av Stillahavsstron i Östersjön* (DynamO WP 2, Leverans 2.2, p. 15).
- Christianen, M. J. A., Lengkeek, W., Bergsma, J. H., Coolen, J. W. P., Dideren, K., Dorenbosch, M., ... & Van Der Have, T. M. (2018). Return of the native facilitated by the invasive? Population composition, substrate preferences and epibenthic species richness of a recently discovered shellfish reef with native European flat oysters (*Ostrea edulis*) in the North Sea. *Marine Biology Research*, *14*(6), 590-597.

- CMEMS, E.U. Copernicus Marine Service Information (2024a). Baltic Sea, Bio-Geo-Chemical, L4, monthly means and interpolated daily observation. Marine Data Store (MDS). DOI: 10.48670/moi-00080 (Accessed on 05-01-2024).
- CMEMS, E.U. Copernicus Marine Service Information (2024b). Baltic Sea Physics Analysis and Forecast, Marine Data Store (MDS). DOI: 10.48670/moi-00010 (Accessed on 05-01-2024)
- De Mesel, I., Kerckhof, F., Norro, A., Rumes, B., & Degraer, S. (2015). Succession and seasonal dynamics of the epifauna community on offshore wind farm foundations and their role as stepping stones for non-indigenous species. *Hydrobiologia*, 756, 37-50.
- Diederich, S. (2005). Differential recruitment of introduced Pacific oysters and native mussels at the North Sea coast: coexistence possible?. *Journal of sea research*, 53(4), 269-281.
- Diederich, S., Nehls, G. J. E. E., Van Beusekom, J. E., & Reise, K. (2005). Introduced Pacific oysters (*Crassostrea gigas*) in the northern Wadden Sea: invasion accelerated by warm summers?. *Helgoland Marine Research*, 59, 97-106.
- Dolmer, P., Holm, M. W., Strand, Å., Lindegarh, S., Bodvin, T., Norling, P., & Mortensen, S. (2014). *The invasive Pacific oyster, Crassostrea gigas, in Scandinavia coastal waters: A risk assessment on the impact in different habitats and climate conditions*. Institute of Marine Research. Fisken og Havet Vol. 2.
- Duan, N. (1983). Smearing estimate: a nonparametric retransformation method. *Journal of the American Statistical Association*, 78(383), 605-610.
- Duan, R. Y., Kong, X. Q., Huang, M. Y., Fan, W. Y., & Wang, Z. G. (2014). The predictive performance and stability of six species distribution models. *PloS one*, 9(11), e112764.
- Elith, J., Ferrier, S., Huettmann, F., & Leathwick, J. (2005). The evaluation strip: a new and robust method for plotting predicted responses from species distribution models. *Ecological modelling*, 186(3), 280-289.
- Elith, J., Leathwick, J. R., & Hastie, T. (2008). A working guide to boosted regression trees. *Journal of Animal Ecology*, 77(4), 802–813.
- Epstein, G., & Smale, D. A. (2018). Environmental and ecological factors influencing the spillover of the non-native kelp, *Undaria pinnatifida*, from marinas into natural rocky reef communities. *Biological Invasions*, 20(4), 1049-1072.
- Fabioux, C., Huvet, A., Le Souchu, P., Le Pennec, M., & Pouvreau, S. (2005). Temperature and photoperiod drive *Crassostrea gigas* reproductive internal clock. *Aquaculture*, 250(1-2), 458-470.

- Firth, L. B., Duff, L., Gribben, P. E., & Knights, A. M. (2021). Do positive interactions between marine invaders increase likelihood of invasion into natural and artificial habitats?. *Oikos*, *130*(3), 453-463.
- Gallien, L., Douzet, R., Pratte, S., Zimmermann, N. E., & Thuiller, W. (2012). Invasive species distribution models—how violating the equilibrium assumption can create new insights. *Global Ecology and Biogeography*, *21*(11), 1126-1136.
- Geburzi, J. C., and McCarthy, M. L. 2018. How do they do it?—Understanding the success of marine invasive species. In S. Jungblut, V. Liebich & M. Bode (Eds.), *YOUMARES 8—oceans across boundaries: learning from each other* (pp. 109-124). Springer, Cham.
- Goldsmith, J., McKindsey, C. W., Schlegel, R. W., Stewart, D. B., Archambault, P., & Howland, K. L. (2020). What and where? Predicting invasion hotspots in the Arctic marine realm. *Global change biology*, *26*(9), 4752-4771.
- Greenwell, B., M. (2017). pdp: An R Package for Constructing Partial Dependence Plots. *The R Journal*, *9*(1), 421.
- Greeve, Y., Bergström, P., Strand, Å., & Lindegarth, M. (2023). Estimating and scaling-up biomass and abundance of epi-and infaunal bivalves in a Swedish archipelago region: Implications for ecological functions and ecosystem services. *Frontiers in Marine Science*, *10*, 1105999.
- Greeve, Y., Raemon, M. C., Bergström, P., Strand, Å., Laugen, A. T., & Lindegarth, M. (under sammanställning). *Modelling distribution and abundance patterns of three epifaunal bivalve species using two-step models: From relative contributions to ecosystem functions*.
- Guisan, A., Thuiller, W., & Zimmermann, N. E. (2017). *Habitat suitability and distribution models: with applications in R*. Cambridge University Press.
- Hattab, T., Garzón-López, C. X., Ewald, M., Skowronek, S., Aerts, R., Horen, H., ... & Lenoir, J. (2017). A unified framework to model the potential and realized distributions of invasive species within the invaded range. *Diversity and Distributions*, *23*(7), 806-819.
- Hedensjö, A. (2024). *Habitat preferences of the Pacific oyster (Magallana gigas) in the early invasion stages* [Master thesis]. University of Gothenburg.
- Hess, S. (2024). *TO CLEAR OR NOT TO CLEAR? Ecosystem service and cost-efficiency implications for Pacific oyster (Magallana gigas) management in Sweden* [Master thesis]. University of Gothenburg.
- Hidu, H. (1969). Gregarious setting in the American oyster *Crassostrea virginica* Gmelin. *Chesapeake science*, *10*(2), 85-92.
- Hill, L., Hector, A., Hemery, G., Smart, S., Tanadini, M., & Brown, N. (2017). Abundance distributions for tree species in Great Britain: A two-stage approach to modeling

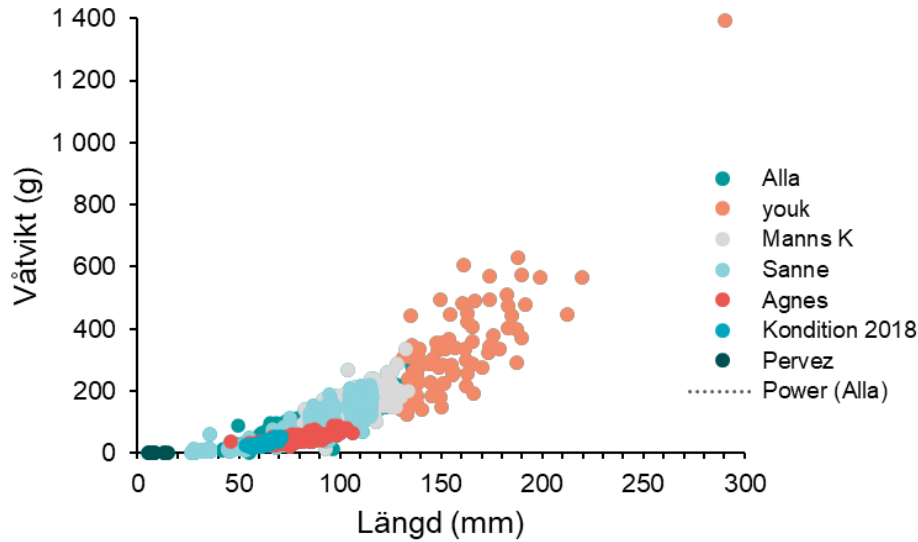
- abundance using species distribution modeling and random forest. *Ecology and Evolution*, 7(4), 1043-1056.
- Huber, S., Hansen, L. B., Nielsen, L. T., Rasmussen, M. L., Sølvsteen, J., Berglund, J., ... & Moksnes, P. (2022). Novel approach to large-scale monitoring of submerged aquatic vegetation: A nationwide example from Sweden. *Integrated Environmental Assessment and Management*, 18(4), 909-920.
- Kinnby, A., Robert, C., Havenhand, J., De Wit, P. (2023). *Prognos för framtida spridning av stillahavsostren i Östersjön* (DynamO WP 2, Leverans 2.1, p. 2).
- Kinnby, A., Robert, C., Havenhand, J., Broström, G., Bussière, L., & De Wit, P. (2024). *Rapid adaptation at the Pacific oyster invasion front in Europe seen through quantitative genetics and adaptation genomics*. Manuskript inskickat för publicering.
- Kochmann, J., O'Beirn, F., Yearsley, J., & Crowe, T. P. (2013). Environmental factors associated with invasion: modelling occurrence data from a coordinated sampling programme for Pacific oysters. *Biological Invasions*, 15, 2265-2279.
- Kuhn, M. (2008). Building Predictive Models in R Using the caret Package. *Journal of Statistical Software*, 28(5), 1–26.
- Luan, J., Zhang, C., Xu, B., Xue, Y., & Ren, Y. (2020). The predictive performances of random forest models with limited sample size and different species traits. *Fisheries Research*, 227, 105534.
- Markert, A., Wehrmann, A., & Kröncke, I. (2010). Recently established *Crassostrea*-reefs versus native *Mytilus*-beds: differences in ecosystem engineering affects the macrofaunal communities (Wadden Sea of Lower Saxony, southern German Bight). *Biological invasions*, 12, 15-32.
- Marshall, D. A., Moore, S. C., Sutor, M., La Peyre, J. F., & La Peyre, M. K. (2020). Using reproductive potential to assess oyster population sustainability. *Restoration Ecology*, 28(6), 1621-1632.
- Martín, B., González–Arias, J., & Vicente–Virseda, J. A. (2021). Machine learning as a successful approach for predicting complex spatio–temporal patterns in animal species abundance. *Animal Biodiversity and Conservation*, 289–301.
- Moore, J. L., Lipcius, R. N., Puckett, B., & Schreiber, S. J. (2016). The demographic consequences of growing older and bigger in oyster populations. *Ecological applications*, 26(7), 2206-2217.
- Morris, D. W. (2003). Toward an ecological synthesis: a case for habitat selection. *Oecologia*, 136, 1-13.
- Muranaka, M. S., & Lannan, J. E. (1984). Broodstock management of *Crassostrea gigas*: environmental influences on broodstock conditioning. *Aquaculture*, 39(1-4), 217-228.



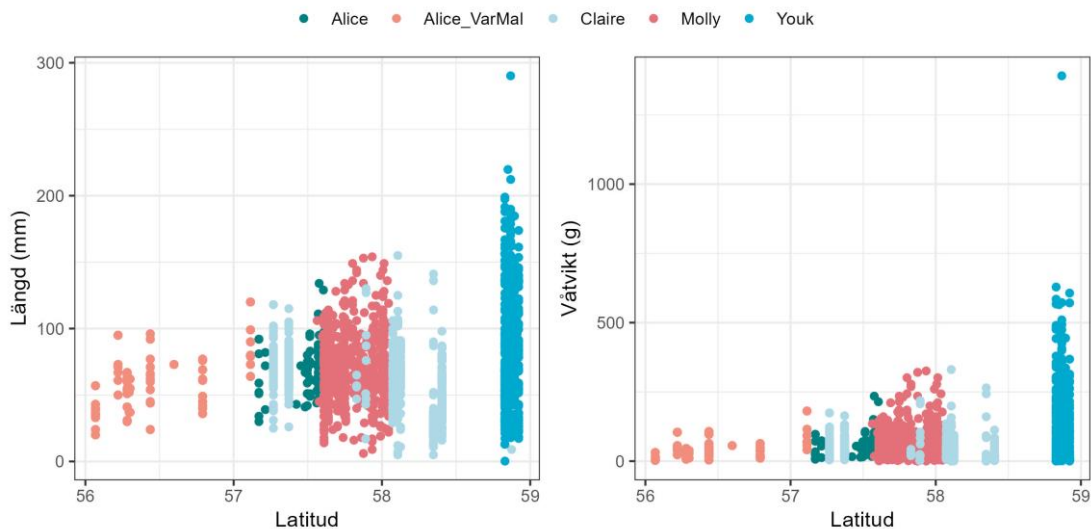
- Nielsen, P., Saurel, C., McLaverty, C., Joyce, P., Madsen, L., Krause, K. E., Jiménez-Mena, B., Nielsen, E. E., Gundorph, J., Gorazda, K., Olesen, D. H., Geitner, K., Björnsdóttir, K. H., Flore, R., Colvin, C., McCarthy, I., Richardson, C., Garcia, A. A., & Freitas, P. S. (2022). *Development of mitigation strategies for control of Pacific oysters in Danish coastal waters* (DTU Aqua Report No. 414-2022). DTU Aqua, National Institute of Aquatic Resources, 143 s.
- Nüchel, J., Bøcher, P. K., Xiao, W., Zhu, A. X., & Svenning, J. C. (2018). Snub-nosed monkeys (*Rhinopithecus*): potential distribution and its implication for conservation. *Biodiversity and Conservation*, *27*, 1517-1538.
- Pack, K. E., Mieszkowska, N., & Rius, M. (2022). Rapid niche shifts as drivers for the spread of a non-indigenous species under novel environmental conditions. *Diversity and Distributions*, *28*(4), 596-610.
- Peduzzi, P., Concato, J., Kemper, E., Holford, T.R., Feinstein, A.R., 1996. A simulation study of the number of events per variable in logistic regression analysis. *J. Clin. Epidemiol.* *49* (12), 1373-1379.
- R Core Team (2024). *R: A Language and Environment for Statistical Computing* (version 4.3.3). R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. <https://www.R-project.org/>.
- Reamon, M., Marcussen, J. B., Korslund, L., & Laugen, A. T. (2021). *Species distribution modelling as a tool for dynamic management of the invasive Pacific oyster*. Report for the Norwegian Directorate of the Environment; Unpublished.
- Reamon, M., Marcussen, J. B., & Laugen, A. T. (2022). *Habitatskartlegging av stillehavspøsters. [Habitat mapping of Pacific oysters]*. Report for the County Governor in Agder; Unpublished.
- Reamon, M., Marcussen, J. B., Laugen, A. T., & Korslund, L. M. (2024). Efficient and reliable methods for estimating the abundance of keystone coastal macrofauna over large spatial scales. *Ecology and Evolution*, *14*(8), e70088.
- Reeves, S. E., Renzi, J. J., Fobert, E. K., Silliman, B. R., Hancock, B., & Gillies, C. L. (2020). Facilitating better outcomes: How positive species interactions can improve oyster reef restoration. *Frontiers in Marine Science*, *7*, 656.
- Reise, K., Buschbaum, C., Büttger, H., & Wegner, K. M. (2017). Invading oysters and native mussels: from hostile takeover to compatible bedfellows. *Ecosphere*, *8*(9), e01949.
- Roesch, C., *Classification of invasion boundaries of *Magallana gigas* on the Swedish west coast and involvement of stakeholders in the dynamic management plan* [MSc thesis Marine Science in Sea and Society]. University of Gothenburg.
- Sarà, G., Porporato, E. M., Mangano, M. C., & Mieszkowska, N. (2018). Multiple stressors facilitate the spread of a non-indigenous bivalve in the Mediterranean Sea. *Journal of Biogeography*, *45*(5), 1090-1103.

- Strand, Å., Wrangle, A.-L., Svedberg, K., Waldetoft, H., Laugen, A.T. (2023). *Kunskapsunderlag för en enhetlig förvaltning av OSPAR-listade Mytilus- och Ostrea-bankar*. Del 2 - Metoder för restaurering och skydd av *Mytilus*- och *Ostrea*-bankar. Rapport C730, IVL Svenska Miljöinstitutet, 67s.
- Teschke, K., Karez, R., Schubert, P. R., & Beermann, J. (2020). Colonisation success of introduced oysters is driven by wave-related exposure. *Biological Invasions*, 22(7), 2121-2127.
- Thuiller W, Georges D, Gueguen M, Engler R, Breiner F, Lafourcade B, Patin R, Blancheteau H (2024). *biomod2: Ensemble Platform for Species Distribution Modeling* (version 4.2-5) [biomod2], <https://CRAN.R-project.org/package=biomod2>.
- Thorngren, L., Bergström, P., Dunér Holthuis, T., & Lindegarth, M. (2019). Assessment of the population of *Ostrea edulis* in Sweden: A marginal population of significance?. *Ecology and Evolution*, 9(24), 13877-13888.
- Troost, K. (2009). *Pacific oysters in Dutch estuaries. Causes of success and consequences for native bivalves* [Doctoral thesis]. University of Groningen.
- Troost, K. (2010). Causes and effects of a highly successful marine invasion: case-study of the introduced *Crassostrea gigas* in continental NW European estuaries. *Journal of Sea Research*, 64 (3), 145-165.
- Wang, H., Huang, W., Harwell, M. A., Edmiston, L., Johnson, E., Hsieh, P., ... & Liu, X. (2008). Modeling oyster growth rate by coupling oyster population and hydrodynamic models for Apalachicola Bay, Florida, USA. *ecological modelling*, 211(1-2), 77-89.
- Wennberg, S., Lindblad, C., Albertsson, J., Bergström, U., Isæus, M., Kilnäs, M., ...Sandman, A. (2006). *Sammanställning och analys av kustnära undervattensmiljö (SAKU)*. Naturvårdsverket.
- Wisz, M. S., Hijmans, R. J., Li, J., Peterson, A. T., Graham, C. H., Guisan, A., & NCEAS Predicting Species Distributions Working Group. (2008). Effects of sample size on the performance of species distribution models. *Diversity and Distributions*, 14(5), 763-773.
- Wrangle, A. L., Valero, J., Harkestad, L. S., Strand, Ø., Lindegarth, S., Christensen, H. T., ... & Mortensen, S. (2010). Massive settlements of the Pacific oyster, *Crassostrea gigas*, in Scandinavia. *Biological Invasions*, 12, 1145-1152.
- Zwerschke, N., Kochmann, J., Ashton, E. C., Crowe, T. P., Roberts, D., & O'connor, N. E. (2018). Co-occurrence of native *Ostrea edulis* and non-native *Crassostrea gigas* revealed by monitoring of intertidal oyster populations. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 98(8), 2029-2038.

## Tillägg



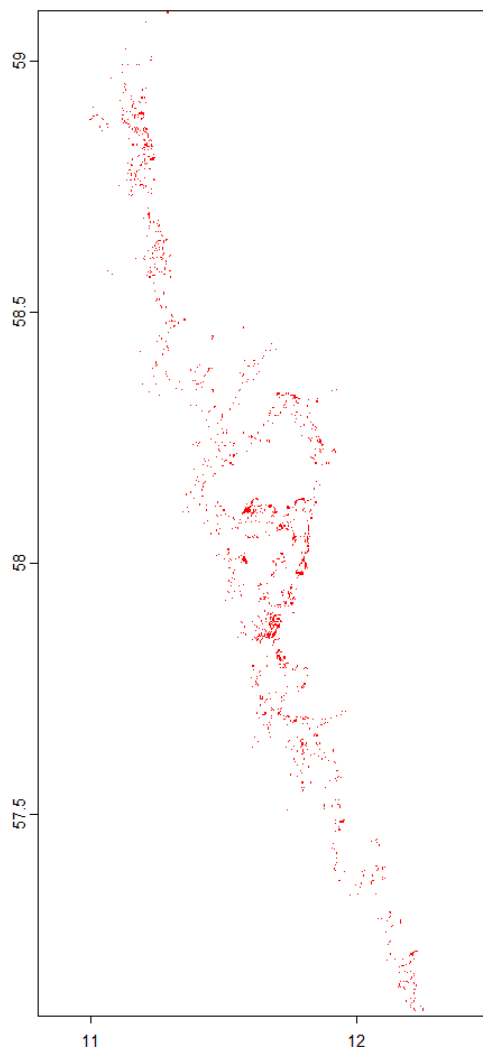
**Fig. A1.** Förhållande mellan Stillahavsostroms längd och levande våtvikt (Strand m.fl., opublicerade data).  $R^2$  är determinationskoefficienten. De olika färgerna representerar undersökningen i vilken ostron provtogs.



**Fig. A2.** Observationer av stillahavsostrom (*Magallana gigas*) levande skallängd och våtvikt över latitud mellan Strömstad och Varberg. Punkternas färger representerar fältinventeringen där ostronen provtogs under 2021-2023. Inventeringen "Alice\_VarMal" visar data från naturliga habitat söder om Varberg (se kapitel 2). Inventeringen "Alice" (Hedensjö, 2024), "Claire" (Roesch, 2023), "Molly" (opublicerat) och "Youk" (Greeve m.fl., 2023) visar data som användes för att uppskatta biomassa från Strömstad till Varberg (se kapitel 1).

**Tabell A1.** Intern validering av ensemblemodeller konstruerade för att förutsäga förekomster av *Magallana gigas* mellan Strömstad och Varberg samt mellan Varberg och Malmö. Modellalgoritmer inkluderar "General Linear Models", "General Additive Models", "General Boosting Models" och "Random Forest". Antalet modeller som ingår i en ensemble är de som översteg valideringströsklarna "Area Under the Curve" (AUC) och "True Skill Statistic" (TSS) under korsvalideringen. Den binära tröskelvärde beräknas för att maximera sensitivitet och specificitet. AUC representerar det genomsnittliga kalibreringsvärdet av inkluderade modeller.

Modell	Valideringströsklar		Antal modeller	Binärt tröskelvärde	Sensitivitet	Specificitet	AUC
	AUC	TSS					
Strömstad-Varberg	0.80	0.50	248	0.42	0.89	0.81	0.93
Varberg-Malmö	0.70	0.50	148	0.55	0.95	0.93	0.96



**Fig. A3.** Predikerad närvaro av *Magallana gigas* mellan Strömstad och Varberg.

