



INSTITUTIONEN FÖR MARINA VETENSKAPER

Projektrapport - Dynamisk Förvaltning av det invasiva Stillahavsostronet i Sverige” (DynamO).

Leverans 2.2. Sannolikhet för framtida kolonisation av Stillahavsostron i Östersjön

Göran Broström, Alexandra Kinnby, Chloé Robert, Jonathan Havenhand, Pierre De Wit.

Kontakt: goran.brostrom@marine.gu.se; alexandra.kinnby@marine.gu.se; pierre.de_wit@bioenv.gu.se

Abstrakt

Den invasiva arten Stillahavsostron (*Magallana gigas*) har sedan 2006 spridit sig söderut längs med den Svenska Västkusten, och återfinns idag ner till Öresund. Det tros att den idag begränsas av sin brist på förmåga till reproduktion i vatten med låg salthalt, men tidigare experiment i detta projekt har visat att den har en förmåga att snabbt anpassa sig, vilket gör det viktigt att nu studera potentialen hos ostronlarver som produceras i Öresund att transporteras in i Östersjön. Ostronlarver transporteras framför allt passivt med havsströmmar men kan till viss del styra sin transport genom att positionera sig vertikalt i vattnet, vilket gör det viktigt att examinera både strömmar och simbeteende. I den här rapporten beskriver vi resultat av oceanografisk modellering av vattentransport genom Öresund in i Östersjön under reproduktionsperioden för Stillahavsostron (Juni-September), samt resultat av experimentella studier av simbeteende hos ostronlarver från Halland Väderö, just norr om Öresund. Våra resultat visar att det varje år under studieperioden sker inflöden av vatten från Kattegatt genom Öresund in i Östersjön, och att detta vatten sedan sjunker till botten på grund av sin höga salthalt. Våra resultat visar vidare att ostronlarver kan simma genom salthalts-språngskiktet från den inflödande vattenmassan upp till ytvattnet, och att de gör detta om det finns mat för dem i form av mikroalger i ytvattnet. Det finns alltså en stor potential för ostronlarver att ta sig från Öresund till ytvatten inuti västra Östersjön. Vi har dock ännu inte modellerat deras potential att transporteras till kusten efter detta, eller deras överlevnadsförmåga på lång sikt i den låga salthalten i Östersjön.

1 Introduktion

Stillahavsostrom (*Magallana gigas*) är en invasiv art längs svenska västkusten, den första observationen gjordes 2006 i norra Bohuslän (Faust et al. 2017). Ostronen har spridit sig snabbt längs den Europeiska kusten och finns idag en bit upp längs Norska kusten, möjligen är det temperaturen som sätter begränsning för hur långt norrut den kan sprida sig där (Rinde et al. 2016). Arten är idag väl etablerad på Svenska och Danska kusten och man befärar att den kan sprida sig längre söderut in i Östersjön (Dolmer et al. 2014). Hittills verkar den låga salthalten i området ha begränsat spridningen. Dock så har vi i vår tidigare projektrapport 2023 visat att ostronen har förmågan att snabbt anpassa sig till att reproducera sig i lägre salthalt (Kinnby et al. 2023). Per idag finns en väl etablerad "koloni" på Hallands Väderö, de finns även sporadiskt i Öresund.

En frågeställning vi arbetat med i projektet är huruvida Stillahavsostrom kan sprida sig in i Östersjön. För att göra det så måste larverna i) transporteras in i Östersjön ii) transporteras tillbaka till grunda kustområden efter att ha kommit in i Östersjön iii) samt klara av att överleva i Östersjön. I den här rapporten undersöker vi hur transportmekanismerna i Öresund ser ut och hur det påverkar hur larver transporteras in i Östersjön.

Öresund (yta ca 1000 km²) och Bälten är portarna mellan Nordsjön och Östersjön. Dessutom är det grunda Kattegatt, havet norr om Öresund och Bälthavet, viktigt för hur vatten byts ut och omvandlas mellan Nordsjön och Östersjön (det är faktiskt en viktig del av "porten" eftersom mycket vatten från Östersjön återcirkulerar i Kattegatt). Östersjön får stora sötvattenflöden (ca. 15 000 m³s⁻¹) och salthalten i Östersjön är generellt låg. Det finns episodiska inflöden av saltvatten till Östersjön, när de når Östersjön sjunker de mot botten och salthalten i Östersjön ökar med djupet, med salthalter på cirka 20 gkg⁻¹ i bottenvatten i centrala Östersjön och säg 5 gkg⁻¹ i Bottenvikens bottenvatten. Ytvattnet är 2-4 gkg⁻¹ i norra Östersjön (Bottenviken) och ökar söderut med salthalter på säg 8-10 gkg⁻¹ i den övre delen av sydvästra Östersjön (Lehmann et al. 2022).

Det finns ett vattenutbyte mellan Östersjön och Nordsjön, där utflödet av vatten med låg salthalt genom Öresund och Bälthavet generellt dominerar (Hordoir et al. 2013). Utflödet skapar ett relativt färskt (dvs lågsalint) övre vattenskikt i Kattegatt och när det rör sig norrut in i Skagerak ansluter det sig till den Jyska strömmen och skapar startpunkten för den norska kustströmmen. Under lugna förhållanden innebär den höga tillförseln av sötvatten till Östersjön att Östersjön är relativt färsk och att havsnivån är högre än i Nordsjön vilket skapar ett relativt stabilt utflöde av vatten från Östersjön.

Flödet i Öresund styrs till stor del av den storskaliga atmosfäriska cirkulationen, det vill säga atmosfärstrycket och motsvarande omvänd barometrisk effekt, samt vindhastigheten, vilket sätter upp en vattennivåskillnad, och därmed en tryckskillnad i nord-sydlig riktning i Öresund (Hordoir et al. 2013). När olika förhållanden samverkar leder hårda vindar och intensiva atmosfäriska lågtryck till ett mer eller mindre kraftigt inflöde av saltvatten till Öresund. Här är dynamiken i Kattegatt avgörande för vilka salthalter som når Östersjön. Strömmen söderut av saltvatten sker genom både Öresund och Bälthavet. För medelstarkt saltvatteninflöde till Östersjön är Bälthavet, som är bredare och djupare än Öresund, en viktigare transportväg än Öresund. För kraftigt inflöde tar mer vatten den (kortare) vägen genom Öresund, vilket därmed är viktigare för transport av saltvatten.

När flödet kommer in i Östersjön är vattnet saltare/tyngre än vattnet som finns i södra Östersjön, vilket gör att det sjunker till botten. Bottenvattnet fyller de mindre bassängerna i södra Östersjön först, de kommer i sin tur att tömmas över några veckors tidsskala, och vattnet kommer att transporteras till centrala Östersjön där det kommer att lägga sig på djupet med motsvarande täthet på en tidsskala på några månader upp till ett år (Meier 2007).

Stillahavsstron reproducerar sig i Juni-September i våra vatten genom yttre befruktning. Spermier och ägg släpps fritt i vattnet från adulterna, och äggen befruktas i vattenmassan. Befrukningen följs av ett planktoniskt livsstadium som varar i 2-3 veckor (Mercer et al. 2024), där larverna rör sig med vattenmassan de befinner sig i. Larverna blir gradvis bättre på att simma under utvecklingen, och kan till viss del styra hur de transporteras genom att simma upp eller ner i vattenkolumnen (Robins et al. 2017).

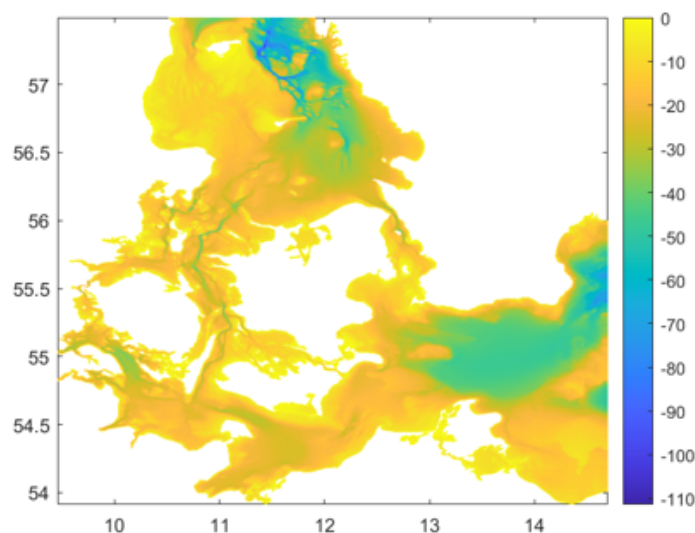
För att larverna ska kunna etablera sig i Östersjön krävs att i) det sker inflöden under reproduktionsperioden på sommaren, ii) larverna simmar upp från den inflödande vattenmassan till det sötare ytvattnet genom salthalts-språngskiktet (haloklinen) efter att ha transporterats in i Östersjön. Deras simbeteende i Kattegatt-Öresund är dock hittills okänt. I den här rapporten modellerar vi därför inflöden i Öresund samt studerar experimentellt larvernas simbeteende genom en haloklin liknande den som skulle uppstå efter ett inflöde i Östersjön.

2 Metod

2.1 Modellbeskrivning

2.1.1 Grunderna för modellen

Den hydrodynamiska modellen är en regional uppsättning som använder MITgcm-modellen (<http://mitgcm.org/>; Marshall et al 1997). Den regionala modellen fokuserar på Öresundsregionen men täcker delar av Kattegatt och södra Östersjön (Figur 1). Modellen har en longitudinell upplösning på 0,004 grader och 0,002 grader i latitud, vilket motsvarar en upplösning på cirka 450 m gånger 500 m. Den vertikala upplösningen är 1 m, det maximala djupet är ca 110 m och modellen har 110 vertikala rutnätspunkter. Det smala (ca 4 km breda) norra sundet i Öresund täcks av 10 gridpunkter och kan anses som väl beskrivet i modellen. Vi bedömer att upplösningen är tillräcklig för de laterala och tidsmässiga skalorna som behövs för den här studien. Batymetrin baseras på data från EMODNET och sjökortsdata, batymetrin för modellen visas i Figur 1.



Figur 1: Batymetrin som används i modellen. Det smala sundet i norra Öresund är ca 4 km brett och är relativt väl beskrivet med 450 m upplösning.

Vertikalt blandningsschema och bottenfriktion är viktiga parametrar. Vi använder två olika uppsättningar av vertikal blandning, nämligen KPP-schemat (Large et al., 1994) och GGL-schemat (Gaspar et al., 1990). KPP är ett robust schema som ofta används för tillämpningar i öppet hav, men eftersom det är baserat på en parametrisk profil av omblandning/turbulens snarare än "in-situ"-förhållanden är vi inte helt övertygade om att det beskriver blandning i en komplex topografi på ett tillfredställande vis. Således använder vi också GGL-schemat som är en mer konventionell lokal turbulent slutningsschema som använder en prognostisk ekvation för den turbulenta kinetiska energin och ett algebraiskt uttryck för blandningslängdskalan. För denna rapport använder vi endast simuleringar baserade på GGL-blandningsschemat.

Modellen innehåller (656x896x110) rutnätspunkter. Det körs på ett högpresterande kluster (Tetralith beläget vid National Supercomputing Centre, NSC, Linköpings Universitet, Sverige). Modellen är uppdelad i 16*16 brickor/kärnor: för att öka beräkningseffektiviteten tas brickor som endast innehåller landpunkter bort (ca 40% av brickorna). Den slutliga konfigurationen kör 1 år på ungefär 1 vecka med 180 kärnor (sex noder med 32 kärnor används, och "fria" kärnorna används för att skriva ut utdata som är i binärt format till NetCDF-filer). Modellen kan producera utdata av både ögonblickliga och tidsmedelvärdesbildade fält.

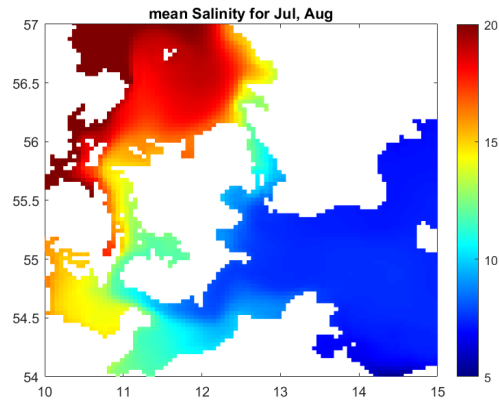
Vi har släppt ut larver i området kring Hallands Väderö vid 6 olika utsläppstider:

- Batch 1: Hela perioden
- Batch 2: 1 juni - 15 juni
- Batch 3: 16 juni - 30 juni
- Batch 4: 1 juli - 15 juli
- Batch 5: 16 juli - 31 juli
- Batch 6: 1 augusti- 15 augusti

2.1.2 Drivning

Modellen drivs av data från en atmosfärmodell, dvs vindhastighet i latitud- och longitudriktningar, lufttemperatur och luftfuktighet vid 2 m, samt inkommande kortvågs- och långvågsstrålning vid ytan. Drivningen hämtad från Copernicus ERA5 databas, MITgcm-koden interpolerar data till modellens rutnät. Framtida utveckling kommer att inkludera mer högupplöst drivning från till exempel Norges meteorologiska institut. Noterbart är att den kortvågiga solstrålningen är något låg jämfört med observationer av solstrålning tillgänglig vid stationer i södra Östersjön, därför har vi ökat den inkommande solstrålningen med 20 % för att passa observationer.

Drivningen vid de öppna gränserna mot norr (temperatur, salt och V-hastighet) och österut (temperatur, salt och U-hastighet) är hämtad från "Copernicus-modellen" BALTICSEA_REANALYSIS_PHY_003_011 som täcker Östersjön och en del av Skagerak (den underliggande modellen täcker Nordsjön ner till den engelska kanalen men data som tillhandahålls på Copernicus webbplats stannar vid cirka 9°E). Modellen initieras med temperatur och salthalt 1 Maj för varje modellår med data från BALTICSEA_REANALYSIS_PHY_003_011. Det bör noteras att denna modell har cirka 4 km upplösning vilket innebär att modelldata för initialisering och forcering måste extrapoleras för att täcka alla rutnätspunkter i Öresundsmodellen som används här (se Figur 2).

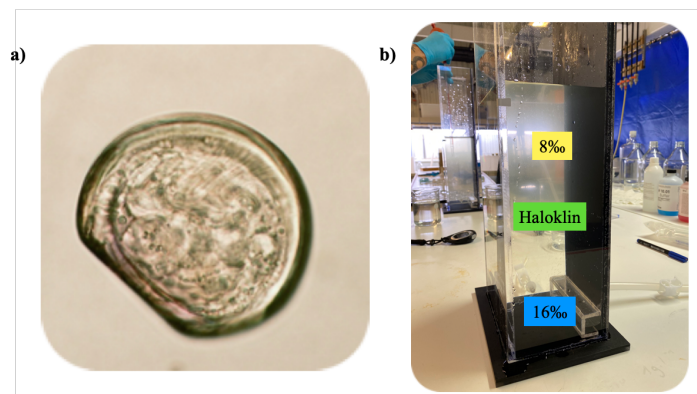


Figur 2: Medelsalthalt under Juli-Augusti från SMHI modell (BALTCSEA_REANALYSIS_PHY_003_011). Vi ser att salthalt i Östersjön är ca 10 gkg^{-1} och närmare 20 gkg^{-1} i Kattegatt.

2.2 Larvsimbeteende

Sommaren 2023 samlades Stillaohavsostrom in från Hallands Väderö, den nuvarande invasionsfronten för Stillaohavsostrom längs den Svenska kusten. Korsningar genomfördes, där ägg från tre honor befruktades med spermier från tre hanar, dvs totalt nio kombinationer. Larverna föddes upp i filtrerat havsvatten som hade en salthalt av 16‰ med kontinuerlig syretillförsel. Efter 24 timmar byttes vattnet och de obefruktade äggen filtrerades bort. Larverna matades med mikroalger (*Isochrysis galbana* och *Rhodomonas salina*) efter två och tre dagar.

När ostronlarverna var 4 dagar gamla utfördes experiment för att titta på larvernas simbeteende och undersöka om de kan simma genom en haloklin, dvs gränsen mellan vattenmassor med olika salthalt. Detta erhöles genom att skapa en haloklin i ett akvarium med 16‰ i botten och 8‰ i toppskiktet (Figur 3). Experimentet hade tre behandlingar: 1) Inga mikroalger, 2) Mikroalger i toppskiktet, och 3) Mikroalger i haloklinen. Vid experimentets början injicerades 50 mL med larver i botten av akvariet. För att se hur larverna simmar så provtogs 5 mL från akvariet 5 cm under haloklinen, i haloklinen, samt 5 cm över haloklinen 3, 6, 9, 12, och 15 min efter att larverna injicerats, vid varje provtillfälle togs två tekniska replikat. Proven lades i petriskålar och antalet larver i var skål räknades i mikroskop.



Figur 3. a) D-stadie larv av Stillaohavsostrom. b) Akvarium som användes i experimentet som illustrerar de olika salthaltsmassorna samt haloklinen.

3 Resultat

3.1 Tolkning av observationer från Flinten 7

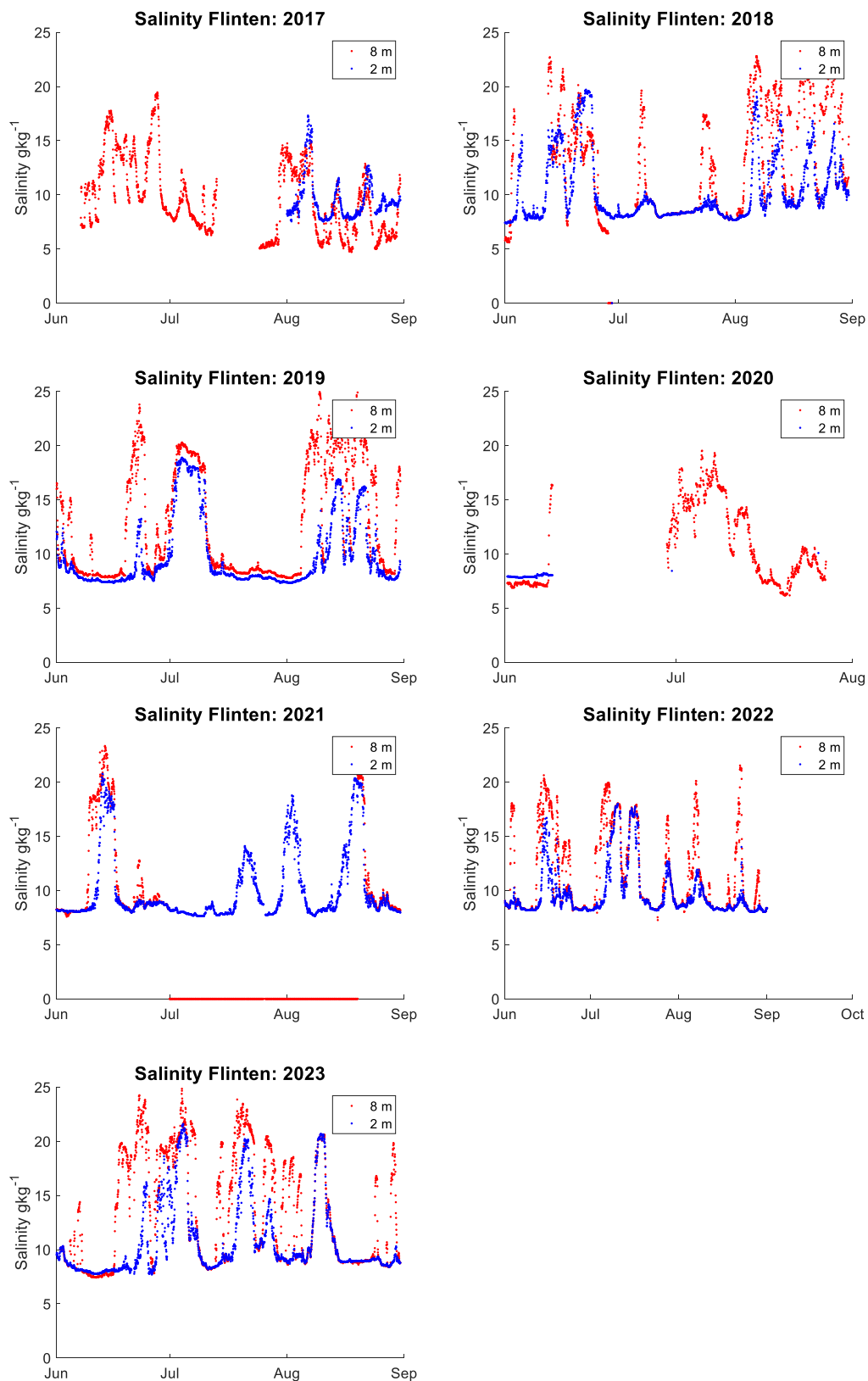
För det här projektet är observationer vid Flinten 7, som ligger i södra Öresund strax norr om den södra tröskeln, högst relevanta. Vi har valt att visa salthalt vid 2 m samt vid 8 m under sommaren (när Stillahavsströmen släpper sina ägg) för de år vi har observationer. Observationer visar stora fluktuationer i salthalt. När salthalten är ca 10 gkg^{-1} kan man anta att det är Östersjövatten som flödar norrut genom (södra) Öresund (Figur 4). Vi ser att det är fallet större delen av tiden. När salthalten är 20 gkg^{-1} är det rimligt att anta att det är vatten från Kattegatt som har nått ner till den södra tröskeln i Öresund (Figur 4). För en säker tolkning bör man se på salthalten på 2 m djup. Observationer av salthalt indikerar att det sker 1-4 inflöden av salt Kattegatt vatten till Östersjön per sommarsäsong. Det är troligt att de inflödena kan bära larver från till exempel Hallands Väderö till Östersjön.

3.2 Tolkning av resultat från modell

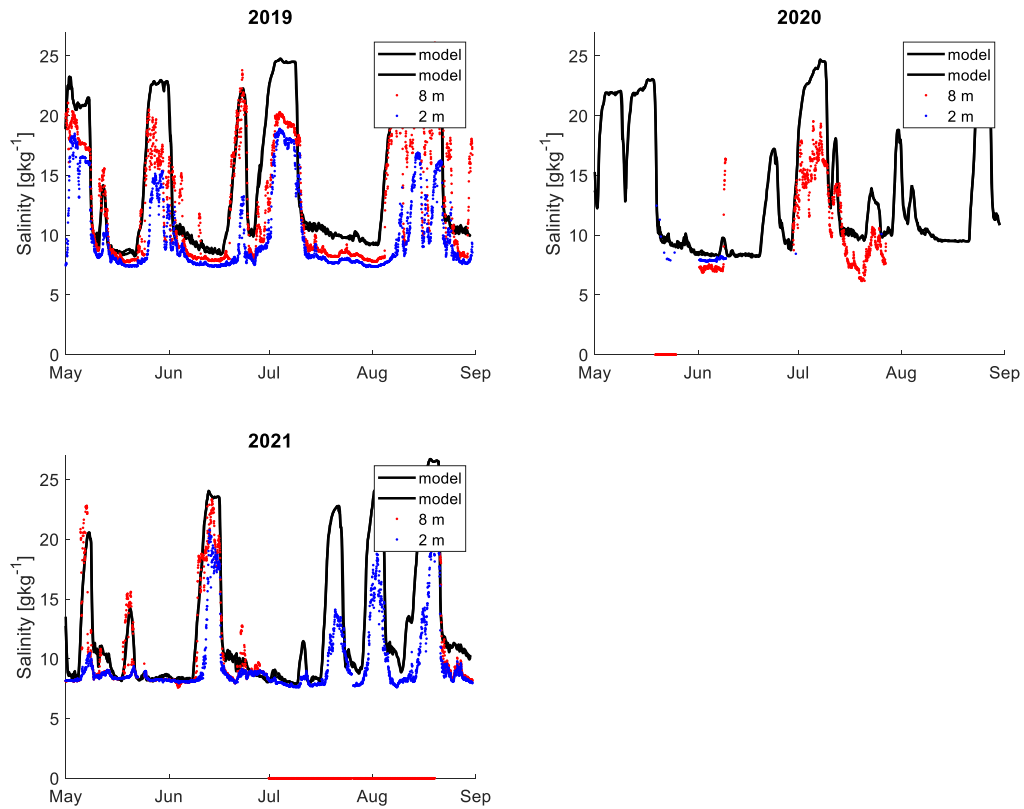
3.2.1 Validering

Som en första validering av modellen jämför vi modellerad salthalt vid Flinten 7 mot faktiska observationer (Figur 5). Vi har kört modellen för sommarperioderna 2019-2021. Modellen ger samma resultat för salthalt på 2 m och 8 m, så vi har plottat modellen med svart linje och data från 2 m och 8 m ligger i stort sett över varandra. Vi kan se att modellen generellt ger resultat som efterliknar observationer. Modellen är något saltare än observationer och det beror troligen på att den modell vi startar från, och som vi använder på ränderna, är något salt (se Figur 2 på exempel på medelsalthalt i modellen). Salthalten fluktuerar mycket beroende på flödesriktningen. För flöde norrut är salthalten låg och speglar salthalten i sydvästra Östersjön. När flödet växlar till ett flöde söderut ökar salthalten till salthalter som vanligtvis finns i södra Kattegatt. Modellen beskriver det typiska beteendet för flödet även om det finns vissa felmatchningar. Vi spekulerar att missanpassningen härrör från de öppna gränserna i modellen med låg (4 km) upplösning som används för att beskriva de öppna gränsvårdandena. Vi ser att modellen beskriver de stora fluktuationerna i salthalt relativt väl. Det gör att vi tror modellen ger korrekta transporter av Kattegatt-vatten genom Öresund.

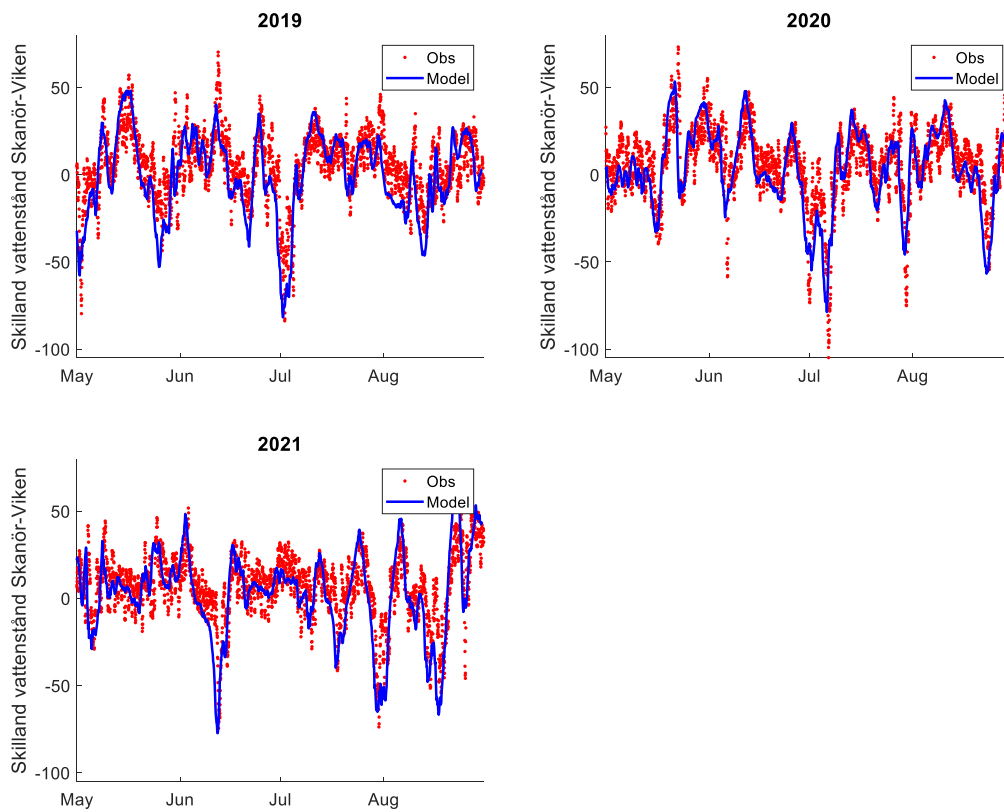
Det som driver flödet är till stor del vattenståndsskillnader i syd-nordriktning i Öresund. Vi ser på vattenståndsskillnader mellan Falsterbo och Viken i Figur 6. Modellen beskriver inte alla småskaliga variationer men beskriver cyklerna på några dagars tidsskala relativt väl. Man har i allmänhet en sydgående ström vid negativa värden i figurerna. Vi ser ett samband mellan observationer av salthalt vid Flinten 7 och en barotrop tryckgradient (i.e. vattenståndsskillnad) genom Öresund, men det är inte en direkt relation.



Figur 4: Salthalten vid station Flinten 7 under sommarsäsongerna 2017-2023. När salthalten vid 2 m djup når 20 gkg⁻¹ är det högst troligt att det sker ett inflöde av vatten från Kattegatt till Östersjön.



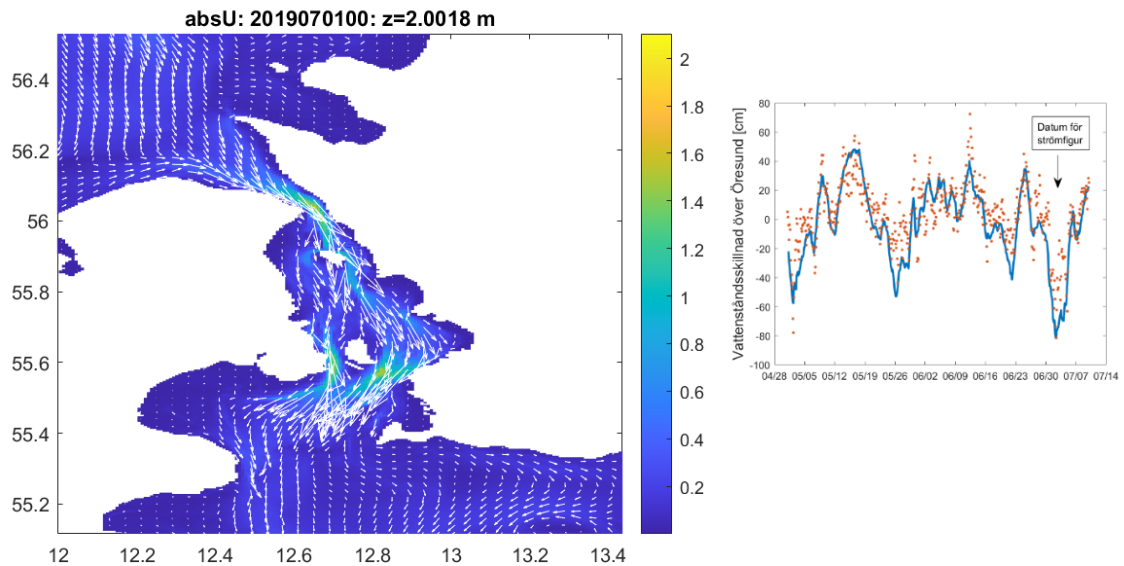
Figur 5: Salthalt vid Flinten 7 från modell och observationer.



Figur 6: Vattenståndsskillnad syd-nord genom Öresund, eller skillnad i vattenstånd mellan Falsterbo och Viken.

Temperatur: Vi har valt att inte visa temperatur. Modellen ger bra värden på temperatur men då vi har stora variationer i temperatur över sommaren (dvs en årscykel) så ger temperatur inte någon större analysvärde.

Ett exempel på en sydgående ström genom Öresund visas i Figur 7. Hallands Väderö är ön strax ovanför Öresund. En strömhastighet på 1 ms^{-1} färdas igenom Öresund på ca 1 dygn.

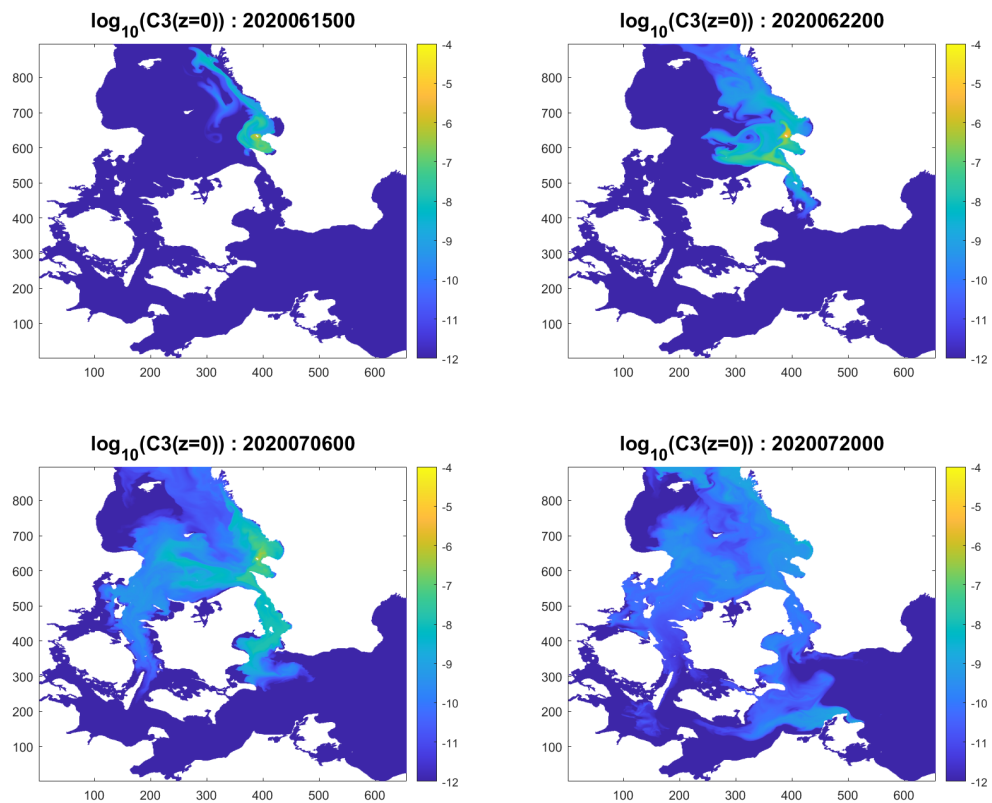


Figur 7: Fall med en ström söderut genom Öresund. Figuren visar absoluthastighet sam strömpilar i var femte gridpunkt.

3.2.2 Resultat för larvspridning

I föregående stycke visade vi att det finns perioder med sydgående ström som kan transportera larver genom Öresund. Vi anser att det är den totala mängden som transporteras söderut som är av störst intresse. Vi ser därför på den totala mängden i vertikalen, C_{tot} (Figur 8), vilken beskrivs av

$$C_{tot} = \int_{-H}^{\eta} C(x, y, z) dz \quad (1)$$



Figur 8: Mängden larver på olika positioner från modellen för ett inflöde. Figuren visar batch 3 där larver släpps ut från 16 juni - 30 juni. Koncentrationen har en godtycklig enhet.

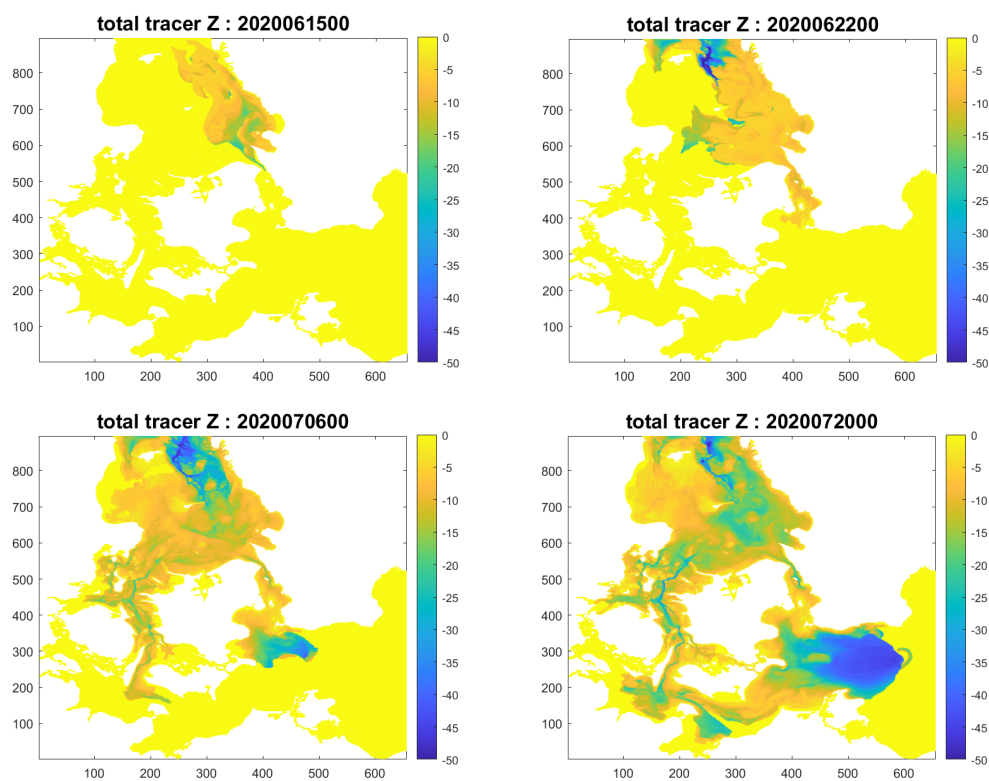
Modellen beskriver ett inflöde av larver till Östersjön. För att se vilket djup som larverna hamnar på, om vi antar att de följer vattnet passivt definierar vi följande storhet som beskriver vilket medeldjup som larverna befinner sig på.

$$Z_{C-tot}(x, y) = \frac{\int_{-H}^{\eta} C(x, y, z) z dz}{\int_{-H}^{\eta} C(x, y, z) dz}, \quad (2)$$

eller

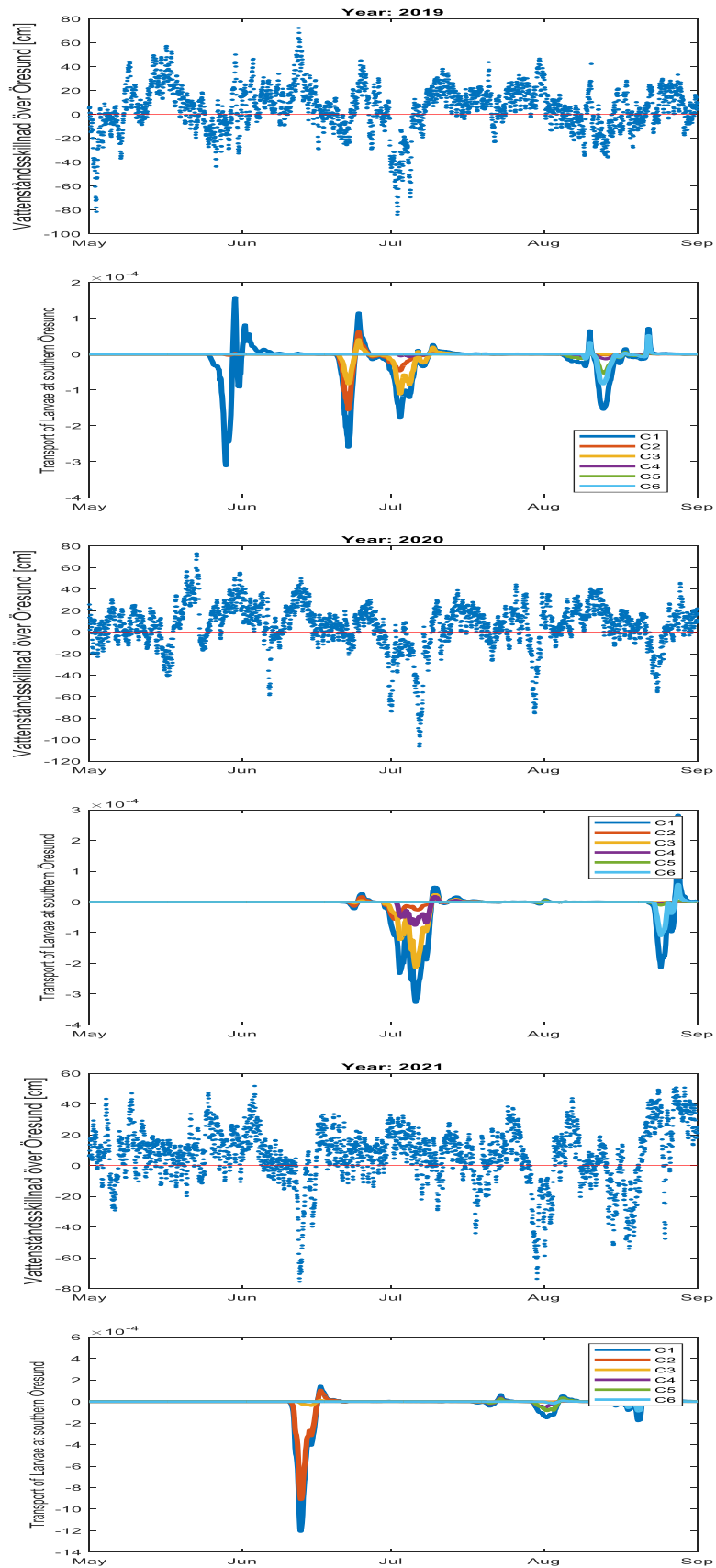
$$Z_{C-tot}(x, y) = \frac{1}{c_{tot}} \int_{-H}^{\eta} C(x, y, z) z dz. \quad (3)$$

Medeldjupet för de larver som presenterades i Figur 8 visas i Figur 9. Vi ser att de larver som når in i Östersjön sjunker med vattnet ner botten och de ligger på djupet 30-50 m. Det gör att om inte larver kan röra sig vertikalt har de ingen möjlighet att sätta sig vid vattenytan (som är deras naturliga habitat) i Östersjön.



Figur 9. Beräkningen visar medeldjupet för larver som spridits från ytvattnet i Hallands Väderö. När det inte finns någon koncentration ger beräkningen värde 0.

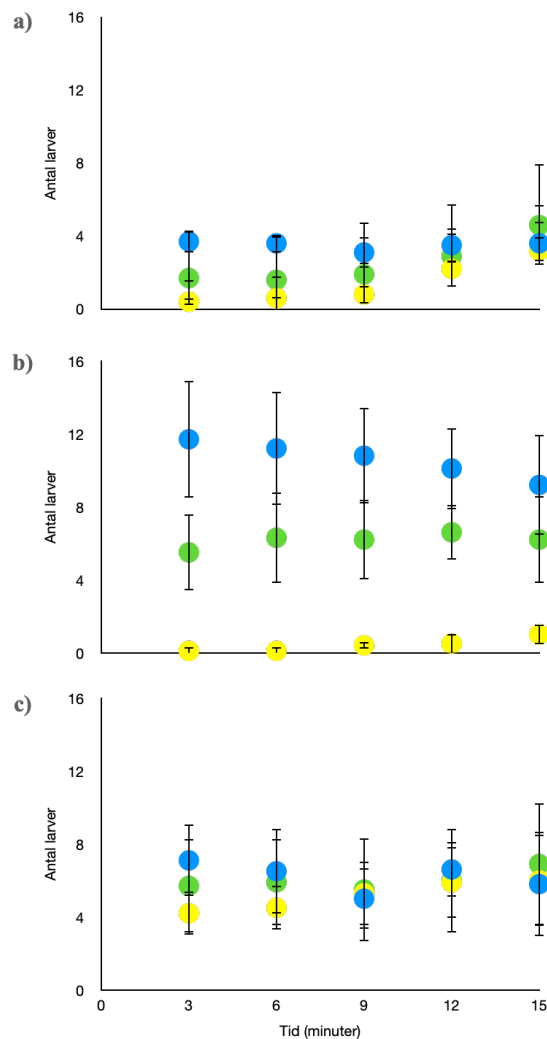
Figur 10 illustrerar när man får att flöde av larver till Östersjön. Vi har även valt att visa vattenståndsskillnader mellan Falsterbo och Viken i figuren, då det är den viktigaste faktorn för att driva ett flöde genom Öresund. Vi ser att det sker en transport av larver från Hallands Väderö genom Öresund under alla de år vi har modellerat.



Figur 10. Vattenståndsskillnader syd-nord i Öresund och transport av larver genom södra delen av Öresund. C1-C5 är olika "batcher" med olika tidperioder de släpps till vattnet. Figurerna visar modellresultat av larvdrift från 2019-2021.

3.3 Resultat larvsimbeteende

I akvarierna utan mikroalger var det flest larver 5 cm under haloklinen vid de tre första provtagningstillfällena (3, 6, 9 minuter). Vid provtagningen efter 15 minuter var det jämnare fördelning av larver, dock lite fler i haloklinen (Figur 11a). I behandlingen där mikroalgerna var i haloklinen såg vi en tydlig fördelning av larver i akvariet vid alla tidpunkter för provtagning. Det var alltid flest larver 5cm under haloklinen följt av i haloklinen, och inga eller väldigt få vid de senare tidpunkterna i proven som var tagna 5cm över haloklinen (Figur 11b). Det var betydligt fler larver i både haloklinen och 5cm under haloklinen än i några av de andra två behandlingarna. I behandlingen där mikroalger var i topplagret (Figur 11c) såg vi ingen tydlig fördelning av larver mellan de olika salthaltsskikten. Dock så var det fler larver i proverna från denna behandling än när det inte fanns några mikroalger i akvarierna, och det fanns vid alla tidpunkter larver ovanför haloklinen (gula prickar i Figur 11c), vilket visar att larverna har förmågan att simma genom haloklinen om det finns mat i vattnet ovanför den.



Figur 11. Antal stillahavssostronlarver i de olika salthalterna över tid. De blåa prickarna representerar larver 5cm under haloklinen, de gröna larver i haloklinen och de gula 5cm över haloklinen. a) Inga mikroalger, b) Mikroalger i haloklinen, c) Mikroalger i topplagret (16‰).

4 Slutsats

Våra resultat visar att det sker inflöden av vatten från Kattegatt till Östersjön genom Öresund under Stillahavssostronens reproduktionsperiod. Vår modellering visar på att inflöden har skett årligen 2019-2021, och att man kan övervaka inflöden i realtid genom att observera salthalt vid Flinten 7 samt vattenståndskillnader mellan Falsterbo och Viken. Våra larvsimexperiment visar även på att ostronlarver har förmågan att simma upp genom en simulerad Östersjö-haloklin, och att de gör detta om det finns mat för dem i vattnet ovanför haloklinen. Ytvattnet i södra Östersjön sommartid innehåller en rik flora av mikroalger, vilket gör det troligt att larverna simmar upp till ytan. Väl i ytvattnet skulle de sedan kunna transporteras till kusten om de överlever i det sötare vattnet.

Våra resultat visar alltså på att Stillahavssostron från Hallands Väderö skulle kunna transporteras in i Östersjön och ta sig till ytvattenmassan där. För att kunna etablera sig längs med Östersjöns kust krävs dock ytterligare två steg: i) larverna måste transporteras med ytvattnet till kusten, ii) larverna måste kunna överleva och utveckla sig till att blir redo för att settla (lägga sig på botten och genomgå metamorfos till det adulta stadiet) i det sötare vattnet. Vi har i denna rapport inte modellerat ytströmmar i Östersjön, och heller ej experimentellt studerat larvernas utvecklingsförmåga och överlevnad under längre tid i sötare vatten, ytterligare studier skulle behöva genomföras för att svara på dessa frågor.

Tack till

Denna rapport är producerad som en del av projektet, "Dynamisk förvaltning av det invasiva Stillahavssostronet i Sverige" (DynamO), finansierat av Naturvårdsverket och FORMAS (anslag 2020-00038). Modellberäkningarna möjliggjordes av resurser från "National Academic Infrastructure for Supercomputing in Sweden" (NAISS), delvis finansierat av det Svenska Vetenskapsrådet (anslag 2022-06725).

Referenser

Dolmer, P., Holm, M. W., Strand, Å., Lindegarth, 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. *Havforskningsinstituttet, Rapport Fisken og Havet 2*, ISSN 0071-5638.

https://forskning.ruc.dk/files/53909314/The_invasive_Pacific_oyster_Crassostrea_gigas_in_Scandinavian_coastal_waters.pdf.

Faust, E., André, C., Meurling, S., Kochmann, J., Christiansen, H., Jensen, L. F., ... & Strand, Å. (2017). Origin and route of establishment of the invasive Pacific oyster *Crassostrea gigas* in Scandinavia. *Marine Ecology Progress Series*, 575, 95-105.

Gaspar, P., Grégoris, Y., & Lefevre, J. M. (1990). A simple eddy kinetic energy model for simulations of the oceanic vertical mixing: Tests at station Papa and long-term upper ocean study site. *Journal of Geophysical Research: Oceans*, 95(C9), 16179-16193.

- Hordoir, R., Dieterich, C., Basu, C., Dietze, H., & Meier, H. E. M. (2013). Freshwater out flow of the Baltic Sea and transport in the Norwegian current : A statistical correlation analysis based on a numerical experiment. *Continental Shelf Research*, 64, 1–9.
- Kinnby, A., Robert, C., Havenhand, J., & De Wit, P. (2023). DynamO WP 2. Prognos för framtida spridning av stillahavsstron i Östersjön. *DynamO Projektrapport*.
- Large, W. G., McWilliams, J. C., & Doney, S. C. (1994). Oceanic vertical mixing: A review and a model with a nonlocal boundary layer parameterization. *Reviews of Geophysics*, 32(4), 363-403.
- Lehmann, A., Myrberg, K., Post, P., Chubarenko, I., Dailidienė, I., Hinrichsen, H. H., ... & Bukanova, T. (2022). Salinity dynamics of the Baltic Sea. *Earth System Dynamics*, 13(1), 373-392.
- Marshall, J., Adcroft, A., Hill, C., Perelman, L., & Heisey, C. (1997). A finite-volume, incompressible Navier Stokes model for studies of the ocean on parallel computers. *Journal of Geophysical Research*, 102(C3), 5753-5766.
- Meier, H. M. (2007). Modeling the pathways and ages of inflowing salt-and freshwater in the Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 74(4), 610-627.
- Mercer, M., Gennari, L. & Lovatelli, A. (2024). Pacific oyster farming – A practical manual. FAO Fisheries and Aquaculture Technical Papers, No. 696. FAO, Rom. <https://doi.org/10.4060/cc9396en>.
- Rinde, E., Tjomsland, T., Hjermann, D. Ø., Kempa, M., Norling, P., & Kolluru, V. S. (2016). Increased spreading potential of the invasive Pacific oyster (*Crassostrea gigas*) at its northern distribution limit in Europe due to warmer climate. *Marine and Freshwater Research*, 68(2), 252-262.
- Robins, P., King, J., Jenkins, S., & Tita, A. (2017). Predicting the dispersal of wild Pacific oysters *Crassostrea gigas* (Thunberg, 1793) from an existing frontier population—a numerical study. *Aquatic Invasions*, 12(2), 117-131.