

Födobeteendet och abundansen av *Rhithropanopeus harrisii*
(Gould 1841) på grunda sandbotten i Östersjön

Johan Malmberg
2020
Pro gradu-avhandling
Åbo Akademi
Fakulteten för naturvetenskaper och teknik

Födobeteendet och abundansen av *Rhithropanopeus harrisii* (Gould 1841) på grunda sandbotten i Östersjön

Pro gradu-avhandling (M. Sc. Thesis), 48 s

Abstrakt

Spridningen av akvatiska främmande arter ökar, och därmed ökar risken att det kan uppstå störningar av ekosystemen. I Östersjön är den introducerade *Rhithropanopeus harrisii* (Gould 1841) en omnivor som kan existera i ett brett urval av habitat, som sandbotten med *Zostera marina*, där den via predation kan ha varierande effekter på samhället. Syftet med detta arbete är att undersöka via ett akvarieexperiment hur närvaron av juvenil *Platichthys flesus* påverkar födobeteendet hos *R. harrisii*, och hurdana effekter dessa predatorer har på de grunda sandbottenhabitats makrofauna (*Macoma balthica* och *Bathyporeia pilosa*). Samtidigt undersöks skillnader i abundansen av *R. harrisii* vid sandbotten med eller utan *Z. marina* i Lumparn, Åland. I närvaron av *P. flesus* konsumerade *R. harrisii* en signifikant mindre mängd *Macoma balthica* <10 mm jämfört med då *R. harrisii* var ensam. Detta antogs bero på närvaron och störningar orsakade av *P. flesus*, både på *M. balthica* och *R. harrisii*. Det noterades att *R. harrisii* konsumerade fler *M. balthica* ≥ 10 mm i närvaron av *P. flesus*, även om det inte var signifikant. Orsaken till detta kunde ha varit att *R. harrisii* försökte minska på aktiviteten vid födosökandet, och därmed minska på risken för konfrontation med andra arter som kunde orsaka skador, eller till och med mortalitet. Totalt fångades i undersökningen i Lumparn 69 *R. harrisii*, där en klar majoritet var hanar (72,5 %). Det noterades en signifikant skillnad i antalet honor mellan områden med (41 %) eller utan (3 %) *Z. marina*. Skillnader i könsfördelningen kunde ha berott på: 1. skillnader i rörelseförmågan mellan könen, 2. en möjlig habitatpreferens av honor, 3. att en större del honor dog efter äggkläckningen, och 4. aktivitetsskillnader mellan könen och provtagningstidpunkten. Överlag var hanarna (ryggsköldens maximi och medelstorlek 19,8 mm respektive 14,2 mm) större än honorna (ryggsköldens maximi och medelstorlek 13,6 mm respektive 10,9 mm) i hela forskningsområdet. Storleksskillnaden kunde möjligtvis förklaras av aktivitetsskillnaden mellan honor av olika storlek, där mindre honor gömde sig i fällorna under morgonen. Flera *R. harrisii* av den större storleken hittades utanför *Z. marina*-ängen, även om storleksskillnaden mellan *R. harrisii* i de olika habitaterna inte var signifikant. Denna studie har visat att för att kunna förstå de komplicerade beteenden som *R. harrisii* kan ha, behövs det mer forskning i dess interaktioner med olika organismer och i möjliga aktivitetsskillnader. Det rekommenderas också att habitatdiversiteten beaktas i framtida provtagningar då den kan orsaka märkbara skillnader i populationsstrukturen hos *R. harrisii* som i sin tur kan påverka ekosystemet och dess födoväv.

Nyckelord: *Rhithropanopeus harrisi*, främmande art, födobeteende, abundans, grunda sandbotten,
Zostera marina

Johan Malmberg, 2020

Feeding behaviour and the abundance of *Rhithropanopeus harrisii* (Gould 1841) on the sublittoral sand bottoms in the Baltic Sea

M. Sc. Thesis, 48 pp.

Abstract

The spread of invasive aquatic species is increasing, and thus the risk of disturbances in the ecosystems increase. In the Baltic Sea, the introduced omnivorous *Rhithropanopeus harrisii* (Gould 1841) can exist in a wide array of environments, such as the sublittoral sandy bottoms with *Zostera marina*, where it through predation can have various effects on the community. The purpose of this thesis was to investigate, in an aquarium experiment, how the presence of juvenile *Platichthys flesus* affects the feeding behaviour of *R. harrisii*, and how these predators affect the shallow sandy sublittoral macrofauna (*Macoma balthica* and *Bathyporeia pilosa*). At the same time, the differences in the abundance of *R. harrisii* on the sandy bottoms with and without *Z. marina* was studied in Lumparn, the Åland Islands. In the presence of *P. flesus*, *R. harrisii* consumed significantly less *M. balthica* <10 mm compared to when *R. harrisii* was alone. The reason for this was presumed to be due to the presence and disturbances caused by *P. flesus*, both on *M. balthica* and *R. harrisii*. It was noted that *R. harrisii* consumed more *M. balthica* ≥ 10 mm in the presence of *P. flesus*, even though the difference was non-significant. The reason for this could have been that *R. harrisii* tried to reduce its activity when searching for food, and thereby reduce the risk of confrontation with other species that could cause damage or even death. A total of 69 crabs were captured in the study in Lumparn, where a clear majority were males (72,5 %). There was a significant difference in the number of females between the areas with (41 %) and without (3 %) *Z. marina*. The differences could have been caused by: 1. mobility differences between the sexes, 2. a habitat preference by females, 3. a large mortality inflicted upon females after egg hatching, and 4. differences in activity between the sexes and the time of sampling. In general, the males were of a larger size (carapace max and average width 19,8 mm respective 14,2 mm) than females (carapace max and average width 13,6 mm respective 10,9 mm) in the whole research area. The difference in size could possibly be explained by the differences in activity by females of different sizes, where smaller females were hiding in the traps during the morning. More numerous *R. harrisii* of the larger size were found outside the *Z. marina* meadow, though the differences in sizes between the habitats were non-significant. This study shows that more research into *R. harrisii* and its interactions with different organisms, and possible differences in activity, is needed to understand the complex behaviours of *R. harrisii*. It is also recommended that habitat diversity is taken into consideration in future sampling due

to it possibly causing significant differences in the population structure of *R. harrisii*, which in turn can affect the ecosystem and its foodweb.

Keywords: *Rhithropanopeus harrisii*, introduced species, feeding behaviour, abundance, sublittoral sand bottom, *Zostera marina*

Tackord

Jag vill framföra ett stort tack till min handledare Katri Aarnio för all inspiration och hjälp till detta arbete, både under fältdelen och skrivandet. Samtidigt vill jag tacka Husö Biologiska Station för dess utmärkta boendetrymmen, personal, och arbetsförhållanden som har möjliggjort allting. Sist, men inte minst vill jag tacka mina vänner och min familj, Fredrik, Mamma, Pappa, och vår katt Disa, för all den hjälp och moraliska stöd de har bidragit med.

Innehållsförteckning

1. Introduktion.....	1
1.1 Främmande arter.....	1
1.2 Östersjön.....	3
1.2.1 Grunda sandbottenshabitat.....	4
1.2.1.1 Organismsamhällena.....	4
1.2.1.2 Människans effekter.....	6
1.3 Födobeteende.....	7
1.3.1 Teori.....	7
1.3.2 Främmande arter.....	7
1.3.2.1 Hypotesen om adaptiva flexibilitet.....	8
1.3.2.2 Hypotesen om befrielse från fiende.....	8
1.3.2.3 Byte och främmande predator.....	9
1.3.2.7 Morfologin och födobeteendet hos främmande arter.....	9
1.3.3 Krabbor.....	9
1.3.3.1 Sinnen och deras funktion vid födosökandet.....	10
1.3.3.2 Predationsmodeller för att beskriva födobeteendet.....	10
1.3.3.3 Konkurrens, rumsliga och tidsmässiga skillnader i födobeteendet.....	11
1.3.3.4 <i>Rhithropanopeus harrisii</i>	12
1.3.4 Juvenila <i>Platichthys flesus</i>	13
2. Material och metoder.....	15
2.1 Födovalsbeteendet hos <i>Rhithropanopeus harrisii</i>	15
2.1.1 Bytesdjur.....	15
2.1.2 Predatorer.....	15
2.1.3 Akvarieexperiment.....	16
2.2 Abundans av <i>Rhithropanopeus harrisii</i> i två olika habitat.....	18
2.2.1 Undersökningsområde.....	18
2.2.2 Fångstmetod.....	20
3. Resultat.....	20
3.1 Födovalsbeteendet hos <i>Rhithropanopeus harrisii</i>	20

3.2 Abundans av <i>Rhithropanopeus harrisi</i> i två olika habitat.....	23
4. Diskussion.....	27
4.1 Födovalsbeteendet hos <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	27
4.2 Abundans av <i>Rhithropanopeus harrisi</i> i två olika habitat.....	29
4.2.1 Könsskillnader hos <i>Rhithropanopeus harrisi</i> i valet av habitat.....	29
4.2.2 Storleksskillnader hos <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	32
4.3 Människan och <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	33
5. Konklusioner och framtid.....	34
6. Etiska noteringar.....	35
7. Referenser.....	36

1. Introduktion

1.1 Främmande arter

Det globala utbytet av akvatiska arter ökar (Leppäkoski & Olenin 2000) och för tillfället har över 1 200 arter rapporterats för första gången i nya områden (AquaNIS 02.01.2020). Förmågan att kunna uppskatta vilka arter som kommer att ha allvarliga effekter är inte endast viktigt då det gäller förståelsen av samhällenas och ekosystemens funktion och struktur, men också då det gäller att veta hur en begränsad mängd resurser bäst kan användas vid skötseln och kontrollen av dessa arter (Grosholz & Ruiz 1996).

Olika benämningar (främmande och invasiv) har använts för att beskriva de arter som har introducerats. Problem kan uppstå då motstridig terminologi används. Därmed, för att kommunikationen mellan forskarna, beslutsfattarna och samhällena ska fungera, måste skillnaderna mellan benämningarna vara tydliga (se Heger et al. (2013) och referenser däri). I denna avhandling används benämningen ”främmande art”, som definieras i den finländska nationella strategin för främmande arter enligt följande: en art som inte har ursprungligen tillhört ekosystemet och som inte har kunnat sprida sig i naturen på egen hand. En främmande art har, på grund av människans medvetna eller omedvetna bidrag, överskridit sina naturliga spridningshinder, så som kontinenter, hav eller berg (Niemi-Laitinen 2012).

Förflyttningen av främmande arter runt jorden sker huvudsakligen med fartygens ballastvatten (Gollasch & Leppäkoski 1999). Inom Europas brackvattensområden sker introduktioner av främmande arter ofta på tre olika sätt: 1. avsiktligt via fiskodlingar, fiskerier, pälsodlingar, jakt och djurhandeln, 2. genom transport av själva habitatet med främmande arter, till exempel plankton i ballastvatten, arter fästa på fartygsskroven, eller organismer associerade med avsiktligt förflyttade arter, och 3. aktiv eller passiv spridning via kanaler (Leppäkoski & Olenin 2000).

En av de högsta prioriteringarna i den finländska nationella strategin för främmande arter är att bestämma de möjliga effekter som främmande arter kan ha (Niemi-Laitinen 2012). Vid implementeringen av EU:s MSFD (eng. Marine Strategy Framework Directive, ramdirektivet om en marin strategi) behövs det också information om mängden och utbredningen av främmande arter, samt deras möjliga störningar av ekosystemen (Europaparlamentets och rådets direktiv 2008). EU-förordning nr 1143/2014 om invasiva främmande arter (Europaparlamentets och rådets förordning 2014), som fordrar uppskattning

av de möjliga skador som främmande arter kan orsaka, kräver information om främmande arters grundbiologi och ekologi.

Rhithropanopeus harrisi (Gould 1841), med sitt ursprung från Nordamerikas östkust, beskrevs för första gången som en ny art i Europa år 1874 (Wolff 2005) och observerades för första gången vid Nordamerikas västkust år 1937 (Petersen 2006). Arten har också hittats i Panama (Roche & Torchin 2007), Brasilien (Rodrigues & D'Incao 2015) och nyligen i Japan (Iseda et al. 2007). I Östersjön noterades den för första gången år 1936 (Kotta & Ojaveer 2012) varefter den har spridit sig runtomkring det finska Skärgårdshavet (Fowler et al. 2013) och hittas nu i västra Mariehamn, Åland (egen observation 2019). Arten har påvisats existera i ett brett urval av habitat (Gagnon & Boström 2016). I sin inhemska utsträckning hittas *R. harrisi* på ostronbäddar och i sand och lerhabitat (Gehrels et al. 2016). I invaderade områden har dock nya faktorer lett till nya val av habitat (Fowler et al. 2013; Nurkse et al. 2015). Bland annat har *R. harrisi* hittats i *Zostera marina*-ängar (Gagnon & Boström 2016).

Lite information finns om artens effekt på miljön i introducerade områden, men möjlig konkurrens med inhemska krabb- och bottenfiskarter, konsumtion av evertebrater, och en potentiell föda för fisk, har indikerats (Gagnon & Boström 2016). Indirekta effekter, såsom en ökning av fritt flytande alger som sedan sköljs upp på stränder, kan uppstå då närvaron av *R. harrisi* minskar mängden herbivorer (Jormalainen et al. 2016). På grund av en avsaknad av predatorer och/eller konkurrens i Östersjön kan *R. harrisi* möjligtvis kolonisera områden med lite tillgängligt skydd (Fowler et al. 2013; Nurkse et al. 2015). I de invaderade områdena har *R. harrisi* indikerats kunna växa sig till en större storlek jämfört med i sin inhemska utsträckning (Fowler et al. 2013). Eftersom predation kan vara av stor vikt då det gäller modifieringen av kustsamhällen (Paine 1966), och eftersom flera av de effekter som främmande arter orsakar sker via predation (Mack et al. 2000; Gurevitch & Padilla 2004), är det viktigt att ha information om främmande arters dieter och val av föda för att kunna uppskatta deras möjliga effekter (Puntila 2016).

Syftet med detta arbete är att undersöka via ett akvarieexperiment hur juvenil flundra, *Platichthys flesus*, påverkar födobeteendet hos *R. harrisi*, och hurdana effekter dessa predatorer har på de grunda sandbottenhabitatens makrofauna. Samtidigt undersöks skillnader i abundansen av *R. harrisi* vid sandbotten med eller utan *Z. marina*. I arbetet inkluderas en litteraturöversikt över Östersjön och dess grunda sandbottenhabitat, teori om födobeteenden, och födobeteendet hos främmande arter, krabbor och juvenila *P. flesus*, samt skillnader i krabbors abundans och könsfördelning i olika habitat.

1.2 Östersjön

Östersjön är ett ca. 10 000 år gammalt och delvis avstängt brackvattenshav som bildades efter den senaste istiden. Den har upplevt flera olika stadier som har karaktäriserats av olika salthalt och temperaturregimer (Alhonen 1972), där den nuvarande formen bildades för ca 2000 år sedan (Rumohr et al. 1996; Bonsdorff & Pearson 1999). Östersjön är från söder till norr och väst till öst ca 1300 km respektive 1200 km i längd, har en yta på 415 000 km² och en total volym av 21 700 km³. Medeldjupet är 60 m (max djup 459 m) och Östersjön har en vattenomsättning på 30–40 år.

Salthalten sträcker sig från limnisk (<1 psu) i de innersta delarna av Botten- och Finskviken till nästan helt marint (25–30 psu) vid Kattegat och Skagerrak. Starka horisontella och vertikala gradienter existerar, bland annat en kombinerad termo- och haloklin på 60–80 m djup vid centrala Östersjön som hindrar vattnets vertikala cirkulation (Kautsky & Kautsky 2000). Sötvattensinflödet kan variera kraftigt beroende på årstid och härstammar huvudsakligen från floderna Oder, Vistula, Nemunas, Daugava och Neuva (Bergström & Carlsson 1993).

Östersjön kan ses som ett hav av främmande arter eftersom varje förvandling, som från den limniska Baltiska issjön till den mer salthaltiga Yoldiahavet, har lett till en nästan helt ny koloniseringen av nya arter (Olenin & Leppäkoski 1999). Totala antalet cyanobakterier, växt- och djurplankton, växt- och djurbentos, fisk, marina däggdjur, fåglar, och parasiterande ryggradsdjur har i Östersjön uppskattats vara åtminstone 6 065 arter. Dock uppskattas antalet var mycket högre eftersom den nuvarande kunskapen om bland annat artantalet hos mikroorganismer, heterotrofa bakterier (upp till 10⁶), meiobentos, foraminiferer och parasiter är relativt bristfälligt. Utbredningen av organismer i Östersjön beror huvudsakligen på salthalten, med de flesta marina arter i södra delen av och de flesta sötvattensarter i norra och östra delarna (Ojaveer et al. 2010). Endast ett fåtal euryhalina arter klarar av brackvattensförhållandena (6–8 psu) (Voipio 1981).

Artantalet i Östersjöns öppna vatten (djup >20 m) minskar snabbt från Bälthavet längre inåt. Närmare kusten är mönstren dock oklara då organismer av olika bakgrund blandas, och sötvattensarter uppgör en stor del av artrikedomen (Bonsdorff 2006). Diversiteten mellan och inom habitat är låg, och organismer i Östersjön har vanligtvis bredare realiserade nischer jämfört med fullt marina områden (Elmgren & Hill 1997). Endemiska arter har också visats existera, däribland *Platichthys solemdali* sp. nov. (Momigliano et al. 2018) och *Fucus radicans* (Schagerström 2015; Schagerström & Kautsky 2016).

1.2.1 Grunda sandbottenshabitat

Det ekonomiska värdet som Östersjöns sandkuster har för turismen är enormt. Förutom att vara viktiga för människor erbjuder sandkuster också essentiella ekosystemtjänster. De är viktiga länkar i Östersjöns ekosystem eftersom de filtrerar nedbrytande organiskt material som huvudsakligen härstammar (direkt eller indirekt) från havet. De områden som kännetecknas av sjögräsängar stöder en stor diversitet av autotrofa och heterotrofa organismer (Radziejewska et al. 2017). En del områden har en viktig roll som födo- och barnkammars habitat (Aarnio & Bonsdorff 1993) och som skydd från predatorer (Nissling et al. 2007; Martinsson & Nissling 2011), och skydd från vattenströmmar och vågor för flera små och unga fiskar (Gambi et al. 1990; Gullström et al. 2008).

1.2.1.1 Organismsamhällena

Makrofaunan i de grunda sandhabitaten lever endera nedgrävda i (infauna) eller på ytan av (epifauna) sanden. Typiska infauna är polychaeter (*Hediste diversicolor* och *Pygospio elegans*) och oligochaeter. Epifauna utgörs av sessila musslor (*Dreissena polymorpha*, *Mytilus trossulus*), hemisessila musslor (*Cerastoderma glaucum*), motila musslor (*Macoma balthica*), tusensnäckor och kräftdjur (märkräftor, pungräkor och tiofotade kräftdjur) (Radziejewska et al. 2017).

Densiteten av makrofauna kan variera kraftigt beroende på tidpunkt och lokalitet. Under vintern kan det finnas endast några individer per m², medan under sommaren är det möjligt att hitta mer än 20 000 individer per m². Variationerna i abundansen och biomassan bestäms huvudsakligen av miljömässiga begränsningar, som sedimenttyp och säsong (Radziejewska et al. 2017). Tillsammans kan predation och abiotiska störningar ha de största effekterna på bottenfaunan (Bonsdorff et al. 1995). Dock minskar vikten av predation då mängden störningar ökar. Epibentiska predatorer, till exempel krabbor, och interaktioner mellan infauna arter är troligtvis viktigare än fisk när det gäller uppbyggandet av bottenfaunan (Aarnio & Bonsdorff 1993). Överlag kännetecknas bara sandbotten vara relativt art- och individfattiga. Tillgänglig näring brukar vara relativt knapp, och speciellt i de exponerade områdena kan det rörliga substratet ställa stora krav på organismerna (Blomqvist 1979).

Funktionellt består makrofaunan på grunda sandbottenshabitat av filtreraren, där bland annat *Manayunkia aestuarina* och *Cerastoderma glaucum* har viktiga roller, och detritivorer, som *Baltidrilus costatus* och *Diastylis rathkei*. Allätare (till exempel *Gammarus* spp.), predatorer (till exempel *Crangon crangon*) och, ifall vegetation existerar, herbivorer (till exempel *Idotea balthica*) kan hittas på de grunda sandbotten. Dominansen av arter varierar beroende på

lokaliteten, där bland annat *Bathyporeia pilosa* kan utgöra en stor andel av abundansen och biomassan (Radziejewska et al. 2017). Inomartsvariationer i födobeteenden kan existera beroende på miljön. Detta har bland annat noterats hos *M. balthica*, som huvudsakligen är en detrivor i ler-sandsediment och en filtrerare i våg-exponerat sandsediment (Olafsson 1989). Filtreraren kan lokalt berika sedimenten organiskt och gynna mikrobiska och meiobentiska samhällen (Radziejewska et al. 2017).

Stenhällar eller bumlingar kan skapa tredimensionella habitat som erbjuder ytterligare livsutrymme för makrofauna och därmed ökar diversiteten och densiteten (Grzelak & Kuklinski 2010). Högsta makrofauna diversiteten hittas oftast tillsammans med *Zostera*-ängar (Boström et al. 2014). Sedimentet inom undervattensväxtängar brukar vara finare än det som hittas i de närliggande områdena utan växtlighet (Koch 2001) och den stabiliserande effekten orsakad av habitatformande växtlighet kan ibland forma kusten, så länge som hög exponering inte hindrar det. Ifall det mjuka substratet är instabilt hittas vegetation endast på hårt substrat (Radziejewska et al. 2017).

Mikrofytoentos (Evrard et al. 2012), växtplankton, och växter (ifall dom finns) hör till primärproducenterna i de grunda sandiga födoväven (McLachlan & Defeo 2017). Makroalger (Ask et al. 2016) och vaskulära växter på sandbottnar hör bland de mest produktiva miljöerna i Östersjön (Möller et al. 2014). Sekundärproduktionen påverkas av mikroorganismer, meio- och makrofauna i bottensedimenten, av epifytiska (Danovaro et al. 2002) och rörliga suspensionskonsumenter (Do et al. 2012), och av rörliga herbivorer bland vegetationen (Orr et al. 2014).

Bland de viktigaste fiskpredatorerna vid de grunda sandbotten är *Gasterosteus aculeatus*, *Spinachia spinachia*, *Pomatoschistus microps*, *Pomatoschistus minutus*, *Gobius niger*, *Psetta maxima* och *Platichthys flesus*. Abundansen och artsammansättningen av fiskesamhällena varierar beroende på tidpunkt av året och temperatur, medan de bottenlevande evertebraterna påverkas mer av syrehalt, födotillgänglighet och salthalt (Bonsdorff & Blomqvist 1993).

Vattenfåglar kan också ha en viktig roll som predatorer i födoväven på sandbottnar. En viktig aspekt av fåglarnas närvaro är deras avföring som bidrar med organiska och oorganiska föreningar till miljön (Radziejewska et al. 2017). Bland de fåglar som kan hittas vid grunda sandbotten hör till exempel *Podiceps auritus* (Sonntag et al. 2009), *Podiceps cristatus*, *Phalacrocorax carbo*, *Aythya fuligula* och *Aythya marila* (Skov 2011). Närvaron av fågelarter är säsongbaserat på grund av migrationer (Vaitkus 1999).

Flera av de arter som kan hittas vid de finländska sandbottenshabitaten är hotade. Bland fisken är *G. niger* och *P. flesus* nära hotade, medan bland fåglarna är *P. cristatus* nära hotad, och *P.*

auritus, *A. fuligula* och *A. marila* starkt hotade. Flera av dessa arter hotas och kommer i framtiden att bli hotade av mänsklig verksamhet (punainenkirja.laji.fi 10.08.2019).

1.2.1.2 Människans effekter

Turiststränder har visats ha fattigare meiofaunan (densitet och diversitet), speciellt närmare strandlinjen, än närbelägna icke-turistområden (Gheskiere et al. 2005). Andra mänskliga aktiviteter, som sandextrahering och muddringsavstjälpning, kan störa sedimentstrukturen och botten samhällena, och leda till organisk anrikning och ändringar i samhällsstrukturerna hos närbelägna områden (Bonsdorff 1983; Powilleit et al. 2006).

Direkta förändringar orsakade av klimatförändringens högre temperaturer har inte rapporterats vid sandbottnar. En möjlig orsak kan vara att stora säsongsmässiga skillnader i temperatur motverkar dessa förändringar. Dock indirekta effekter orsakade av klimatförändringen kan ha signifikanta effekter på strukturen och funktionen hos organismsamhällena (Radziejewska et al. 2017). En minskning i istäcke och ökning i mängden och styrkan på stormar kan leda till erosion av sandstränder (Kont et al. 2003) och riskera begrava växter med sediment (Short et al. 2006; Björk et al. 2008).

Klimatförändringen kan förstärka effekterna av eutrofiering (Moss et al. 2011) och hota växtsamhällena. Försämrade ljusförhållanden, minskning i salthalten (Dahl et al. 2013) och ökad sedimentation kan försvåra utvecklingen hos växtsamhällena (Kruk-Dowgiało & Szaniawska 2008). Främmande arter från varmare klimat kan börja etablera sig mer norrut då vattentemperaturerna ökar (Gjershaug et al. 2008). Detta har bland annat noterats hos planktonkräftdjur med ponto-kaspiskt ursprung (Ezhova et al. 2005).

Flera främmande arter har noterats vid Östersjöns grunda sandbottenshabitat. Märkräftor av ponto-kaspiskt ursprung har visats kunna modifiera ytstrukturen och öka resuspension av sandsubstrat i invaderade ekosystem. Detta kan möjligtvis öka frigörandet av näringsämnen, vilket kan orsaka eutrofiering och frigöra farliga föroreningar som ackumuleras i djur högre upp i näringsväven (Zaiko & Olenin 2004). Exempel på främmande arter är *Marenzelleria* spp. (Blank et al. 2008), som noterades för första gången år 1985 (Bick & Burckhardt 1989), och märkräftan *Gammarus tigrinus* (Zaiko et al. 2007; Janas & Kendzierska 2014), där båda är av nordamerikanskt ursprung och kan hittas runtomkring hela Egentliga Östersjön och Finskaviken. *G. tigrinus* har visats kunna leda till bestående strukturella och funktionella förändringar i de invaderade samhällena (Pinkster et al. 1977), bland annat via artens födobeteende (Jänes et al. 2015).

1.3 Födobeteenden

1.3.1 Teori

För att förstå vad som bestämmer en konsuments verkliga diet inom ett brett potentiellt område har den optimala födosöksteorin skapats. Målet är att kunna uppskatta vad den förväntade födosöksstrategin skulle vara under specifika förhållanden. Detta görs under följande antaganden: 1. dagens födosöksbeteenden har gynnats av naturligt urval och förbättrar djurens nuvarande fitness, 2. hög fitness fås genom hög nettoenergiintag, och 3. experimentella djur observeras i en miljö som passar deras födosöksbeteenden. Två saker försvårar dessa antaganden: 1. andra aspekter i beteendet (t.ex. undvikandet av predatorer) hos en organism kan påverka fitnessen mera än det optimala födosökandet, och 2. den effektiva insamlingen av energi kan vara mindre viktig än andra dietkrav (Begon et al. 2006).

Vid beskrivandet av hur predatorer väljer sin föda har den optimala dietmodellen skapats: $E_i/h_i \geq \bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$, där E_i är energimängden hos det näst mest värdefulla bytet, h_i är hanteringstiden hos det näst mest värdefulla bytet, \bar{E}/\bar{h} är medelvärde av den nuvarande dieten (inneholder allt som är av mer värde än bytet i), och \bar{s} är medelsöktiden av den nuvarande dieten. Därmed bör predatormen lägga till byten av minskande värde i sin diet så länge tills $E_i/h_i \geq \bar{E}/(\bar{s} + \bar{h})$ uppfylls. Den optimala dietmodellen leder till ett flertal uppskattningar: 1. handlingstider som är korta i jämförelse med söktider bör leda till generalister, 2. handlingstider som är långa i jämförelse med söktider bör leda till specialister, 3. i oproduktiva miljöer bör dieten vara bredare (relativt stort \bar{s}), 4. predatorer bör ignorera olönsamma byten, oberoende av deras mängd, och 5. att modellen gäller endast inom specialistgruppen och inte något byte utanför den (Begon et al. 2006).

1.3.2 Främmande arter

En av de största utmaningar som främmande arter upplever i nya miljöer är anskaffandet av föda. Främmande arter har en högre sannolikhet att komma i kontakt med obekant föda, och därmed ha en större risk att svälta ihjäl ifall de inte lyckas anpassa sina födobeteende (Sol et al. 2011). Främmande arter brukar vara generalister (Alcaraz et al. 2005), snabba på att utnyttja resurser (Ricciardi et al. 2013), och ofta ha olika sätt att få tag på föda jämfört med inhemska arter. Till exempel bland sötvattens evertrebrater i Nordamerika brukar främmande arter oftare bestå av filtreraren och mera sällan av predatorer och betaren, jämfört med inhemska arter (Karatayev et al. 2009).

1.3.2.1 Hypotesen om adaptiva flexibilitet

Flexibilitet i beteenden har ansetts gynna främmande arter vid invasionen genom att ge dem förmågan att kunna utvidga, eller till och med ändra deras ekologiska nisch genom att utnyttja nya miljöer, skydd, eller föda (Duncan et al. 2003; Wright et al. 2010). Lärda beteenden, så som val av diet och födosöksstrategier, kan förklaras med den så kallade hypotesen om adaptiva flexibilitet (eng. The adaptive flexibility hypothesis). Enligt hypotesen är diversiteten av beteenden som observeras i en population högt, på grund av innovation, under första stadiet av introduktionen till en ny miljö. Detta följs med en minskning i beteendediversiteten då den grundande populationen etableras och växer, då den lär sig de mest optimala varianterna av beteenden (Wright et al. 2010).

1.3.2.2 Hypotesen om befrielse från fiende

Hypotesen om befrielse från fiende (HBFF, eng. the enemy release hypothesis) har använts för att förklara varför främmande arter klarar sig bra i introducerade områden. Enligt HBFF är abundansen eller effekten av en del främmande arter, som ofta mäts via storleken på individen, storleken på populationen, eller tendensen av att tränga undan inhemska arter, relaterat till avsaknaden av naturliga fiender (jämfört med den inhemska räckvidden) i den introducerade räckvidden (Colautti et al. 2004). En naturlig fortsättning till HBFF är hypotesen om evolutionen av ökad konkurrensförmåga (HEÖK, eng. evolution of increased competitive ability hypothesis) då befrielsen från fiender tillåter främmande arten att omfördela resurser från anti-predator- till konkurrensförmågor. Fastän HEÖK är oftast kopplad till evolutionär befrielse kan den också representera beteendemässig befrielse, då en minskning i anti-predatorbeteenden leder till ökad födosökning (Sih et al. 2010).

HBFF har indikerats kunna, via parasiter, ha effekt på födobeteenden hos främmande arter. *Orconectes rusticus* infekterade med *Microphallus* parasiter visade nedsatt tillväxt och födobeteende. Minskningar i födobeteenden kan ske då värden reagerar på infektionen (så kallad sjukdomsbeteende) eller då parasiten manipulerar beteendet hos värden (Sargent et al. 2014). Värden kan också uppvisa ett mer defensivt födobeteende genom att undvika avslöja sig och genom att inta anti-parasitiska föreningar (Moore 2002). Men samtidigt kan parasiter möjligtvis förstärka, istället för att nedsätta, födobeteendet. Dick et al. (2010) visade att *Gammarus pulex* med parasiter konsumerade mera byten än individer utan. Detta kunde ha berott på parasitens direkta metaboliska krav och dess manipulation av värden.

1.3.2.3 Byte och främmande predator

Främmande arters födobeteende kan också förklaras ur bytesdjurens synvinkel via den så kallade hypotesen om naiva byte (HNB, eng. the naive prey hypothesis). Enligt HNB uppstår det en avsaknad av effektiva skydd mot eller en oförmåga hos bytet att kunna identifiera hotet av en ny predator typ. Förutom beteendemässiga skydd kan bytes naiviteten också beröra morfologiska och fysiologiska skydd (Cox & Lima 2006).

En förklaring till de olika effekter som främmande predatorer kan ha på samhället är att bytets reaktion till den främmande predatorn beror på hur lik den är till de inhemska predatorerna. Graden av 'likhet' mellan främmande och inhemska predatorer kan bestämmas med hjälp av olika metoder. Ett sätt är att uppskatta taxonomisk likhet då, till exempel, ett samhälle kan lättare identifiera en främmande fiskpredator ifall samhället redan har fiskpredatorer. Fastän taxonomisk likhet är lätt att uppskatta, korrelerar den inte alltid med den graden av mekanistiska eller funktionella likheter som kan existera mellan inhemska och främmande predatorer. Ett mer heltäckande och mekanistiskt tillvägagångssätt för att uppskatta likheten tar i beaktande de tre olika stadierna i den generaliserade predator-bytes interaktionen: mötet, detektion/igenkännande, och reaktion (se Sih et al. 2010 för mer detaljer).

1.3.2.4 Morfologin och födobeteendet hos främmande arter

Främmande arter kan också morfologiskt ha oproportionella fördelar vid skaffandet av föda. Hypotesen om nya vapen (eng. novel weapons hypothesis) (Callaway & Ridenour 2004) hävdar att främmande arter med vapen (morfologiska, kemiska, o.s.v.) som är evolutionärt nya har högre chans att vara framgångsrika vid fångandet av byte (Grosholz & Wells 2016).

Stora hjärnor (i relation till kroppsstorlek) kan leda till ökad förmåga i hanterandet av nya miljöer och dess resurser. Detta har indikerats hos främmande däggdjur (Sol et al. 2008), fåglar (Sol & Lefebvre 2000), groddjur, reptiler (Amiel et al. 2011) och kräfdjur. Roudez et al. (2008) visade att den främmande krabban *Carcinus maenas* hade en signifikant bättre lärförmåga än den inhemska krabban *Carcinus sapidus*, vid letandet efter föda.

1.3.3 Krabor

Krabor tillhör den rörliga bottenfaunan (Hegele-Drywa & Normant 2009) vars val av byte är en viktig del av födobeteendet (Bourdeau & O'Connor 2003). Till exempel krabor som konsumerar blötdjur brukar föredra specifika arter (du Preez 1984). Asätare, betning, detrivori,

filtrering, parasitism och predation hör till de metoder som krabbor kan använda för att hitta föda (Grahame et al. 1983).

1.3.3.1 Sinnen och deras funktion vid födosökandet

Vid födosökandet kan krabbor använda sig av mekaniska metoder, som benens eller klornas känselsinne, för att bestämma ifall bytet lönar sig att konsumeras eller inte (Kaiser et al. 1993). Krabbor är känsliga för lösta kemiska föreningar (Barber 1961) och luktsinnet har visats vara viktigt vid valet av byte (Kaiser et al. 1993). De primära antennerna, som fungerar som distanskemoreceptorer, påverkar födosökningen genom att lokalisera potentiell föda med hjälp av kemiska signaler (Pearson et al. 1979).

Syner kan också vara viktig för att fånga byten. Hamilton (1976) noterade att *Callinectes sapidus* sträckte sig från vattnet för att få tag på sniglar som var fästade på *Spartina alterniflora* stammar. Visuellt spårning verkar vara det enda sättet med vilket krabbor kan fånga mycket mobila byten, och det har indikerats vara möjligt i vatten, i luft och genom vatten-luft gränsskiktet. Bytets rörelser är av stor vikt eftersom de kan väcka uppmärksamheten hos predatorerna. Krabbor kan till och med visa starkt intresse för långsamma bytens rörelser (Hughes & Seed 1995), då *Ozius verreauxii* attackerade sniglar genast när de rörde på sig (Hughes 1989). Ibland kan rörelser leda till att krabborna distraheras från det bytet som de redan hanterar (Hughes & Seed 1995).

Krabbor har visats kunna höra ljud (Salmon 1971), och detta har indikerats kunna påverka deras födobeteende. Wale et al. (2013) noterade att individer av arten *C. maenas* hade högre sannolikhet att sluta äta då de utsattes för båt ljud. Detta kan leda till ökad risk av att förlora födan, endera då bytet rymmer eller då det blir stulet. Förlusten av föda skulle leda till en ökning i födosökandet för att tillfredsställa energikraven. En ökad sannolikhet för misstag i födosökandet, så som konsumtionen av giftig eller farlig föda, kan också ske under ljudliga förhållanden.

1.3.3.2 Predationsmodeller för att beskriva födobeteendet

Fyra olika modeller har använts för att förklara den storleksselektiva predationen som krabbor kan ha på musslor: 1. kloslitage (eng. chelal wear), 2. bytes-utvärdering (eng. prey-evaluation), 3. relativ stimulering (eng. relative-stimulus), och 4. mekanisk selektion (eng. mechanical selection). Kloslitagemodellen (Hughes & Seed 1995) grundar sig på observationer då krabbor oftare konsumerar byten med hårda skal av mindre storleksklasser eftersom hanteringen av större storleksklasser ökar risken för kloskador eller slitage och kan därför riskera den framtida

födosökningsförmågan (Juanes 1992). Ibland kan predation dock ske på byten av den intermediära storleken. Därmed ger kloslitagemodellen inte en omfattande förklaring till storleksselektiv predation av musslor med hårda skal (Hughes & Seed 1995).

Enligt bytes-utvärderingsmodellen utvärderas bytens storlek och avvisas ifall de är otillräckligt gynnsamma. (Hughes & Seed 1995). Det har visats att krabbor avvisar ofta både stora och små suboptimala musslor efter att ha manipulerat dem under en tid (Elner & Hughes 1978).

Den relativa stimuleringsmodellen skapades för att förklara de observationer då krabborna vägrade att ta emot en del musslor av den optimala storleken (Hughes & Seed 1995). Det antas att bibehållandet eller tillbakavisandet av ett byte som hålls med klorna beror på den relativa styrkan av berörings- eller luktstimulansen från bytet, och från föremål som samtidigt berörs av pereopoderna. Styrkan av klo och pereopod stimuleringen ökar då musslans och det berörda områdets storlek ökar (Jubb et al. 1983). Det antas också att simultana kontakter är additiva, vilket kan få flera små föremål att ha en kraftigare stimulans än ett stort föremål. Modellen passar endast för fall då krabbor rör sig över flera byten samtidigt, till exempel på ett rev av musslor (Hughes & Seed 1995).

Den mekaniska selektionsmodellen används för att förklara de observationer då krabbor har svårigheter att manipulera mindre byten och att söndra större byten (Hughes & Seed 1995). En sämre fingerfärdighet kan orsaka att mindre byten förloras i misstag (ap Rheinallt 1986) och den längre tid som krävs för att söndra större byten kan överskrida krabbans motivation att fortsätta, vilket kan leda till ett passivt urval av intermediära storlekar. Denna modell misslyckas i att förklara fall då små byten väljs (Hughes & Seed 1995).

Dessa 4 modeller är inte ömsesidigt uteslutande: risken för kloslitage kan ha inverkan på beslutsamheten med större byten, stimuli från flera möten kan distrahera en krabba från det byte den har, medan fingerfärdighet och styrka kan begränsa storleksspecifik hanteringseffektivitet (Hughes & Seed 1995).

1.3.3.3 Konkurrens, rumsliga och tidsmässiga skillnader i födobeteendet

Fältexperiment har visat att det kan uppstå ett negativt förhållande mellan densiteten av krabbor och födoaktiviteten (Ramsay et al. 1997; Clark et al. 1999). Aggressiv inomartskonkurrens, så som knuffningar och/eller strider, kan ske då föda är ihopklumpat (Tanner et al. 2011) och då krabbor stjälar föda från andra krabbor (kleptoparasitism) (Smallegange et al. 2006). Kannibalism kan ha en stor inverkan på yngre individer (Hines & Ruiz 1995) genom att orsaka densitetsberoende mortalitet (Moksnes 2004). Konkurrens om föda och predation mellan

krabbarter kan tvinga individer av en art att lämna sitt skydd och börja emigrera (McDonald et al. 2001).

Predationstrycket på krabbor kan också påverka dem så att födosöksaktiviteten är högst under natten då visuella predatorer är inaktiva (Ryer 1987). Det motsatta kan också hittas då vissa krabbor är aktiva under dagen. Novak (2004) visade att för att undvika nattaktiva humrar var krabbarter mer aktiva under dagen än under natten.

Dietera hos tropiska och subtropiska krabbarter är relativt enhetliga på grund av hög diversitet av och regelbunden tillgång till bytesarter. Det motsatta hittas hos tempererade krabbarter vars dieter varierar märkbart på grund av lägre diversitet och säsongsmässiga skillnader i tillgängligheten av bytesarter (Choy 1986). Tidsmässigt kan födobeteenden påverkas av säsongen (Poon et al. 2010), tidvattnet (Fratini et al. 2000), ömsningsstadiet (Freire 1996), ontogenetiska faktorer (Aarnio et al. 2015) och tiden på dygnet. Aagaard et al. (1995) visade till exempel att aktiviteten hos *C. maenas* vid grunda områden var mycket högre under sommarn och hösten jämfört med under vintern och våren, och att födosökandet skedde huvudsakligen under natten.

1.3.3.4 *Rhithropanopeus harrisi*

Som de flesta krabbarter är *R. harrisi* en omnivor (Hegele-Drywa & Normant 2009). I sin inhemska utsträckning konsumerar arten huvudsakligen dött växtmaterial, dock också kräftdjur (Odum & Heald 1972). Genom sin storleksselektiva predation av både små- och mellanstora byten kan *R. harrisi* förändra bytespopulationens storleksstruktur (Forsström et al. 2015).

Normant et al. (2004) indikerade att *R. harrisi* hanar är mer rörliga än honor, och är därmed bättre på att skaffa föda. Detta kan leda till snabbare tillväxt och bättre kondition hos hanar. Slamkrabbor har klor av olika storlekar (eng. heterochelous), av vilken den större har som roll att krossa och den mindre att skära (Milke & Kennedy 2001). Storleksskillnader i klorna har noterats mellan könen, och klorna hos hanar och honor kan utgöra 64,0 % respektive 28,0 % av kroppsvikten (Turoboyski 1973). Dock har inga märkbara skillnader mellan könen mekaniska förmåga i att kunna krossa eller skära byten noterats (Milke & Kennedy 2001).

R. harrisi har observerats kunna effektivt söndra skalen hos musslor och blötdjur av ungefär samma storlek inom några sekunder (Kotta et al. 2018). Olika metoder kan användas vid öppnandet av musslor. *R. harrisi* kan genast ta tag i och krossa bytet med båda klorna, samtidigt som den håller det i närheten av sin ryggsköld. Vissa individer kan också öppna musslans sifonända, tvinga skalens isär genom att sätta klorna in i skalets byssus- (trådar som musslan

använder sig för att fästa sig) öppning, eller genom att borra igenom umbon (Milke & Kennedy 2001).

Ontogenetiska växlingar i dieten har noterats. Större och mindre *R. harrisii* är sekundära (evertebrater) respektive primära (detritus, alger och makrofyter) konsumenter (Aarnio et al. 2015). Orsaken till skillnader i dieten kan vara ett försök i att undvika inomartskonkurrens för föda (Aarnio et al. 1996). Ätande *R. harrisii* brukar ofta visa aggressivt beteende mot individer av samma art, då de ibland till och med skadar varandra (Kidawa et al. 2004).

Födobeteenden hos larvstadier av *R. harrisii* har också undersökts. *R. harrisii*-larver har visats konsumera naupliarver endast delvis. Ofta konsumerades endast den gulerika bakdelen medan den främre delen med simningsbihanget avvisades. Detta antogs bero på att gule-materialet är viktigt för utvecklingen av krabblarverna (Cronin & Forward 1980).

R. harrisii, med sina fem larvstadier (Cronin 1982), visades i de tre första och det sista larvstadiet (megalopa) konsumera mer föda under dagen än under natten. Vid fjärde larvstadiet var konsumtionen under dag och natt mycket lika. Överlag visades larverna konsumera en märkbar andel föda under natten. Detta indikerade att visuell orientering till bytet inte var nödvändigt för att kunna äta. *R. harrisii*-larver rör sig närmare vattenytan där det finns mera föda troligtvis via orientering med hjälp av ljuset (fototaxis). Larverna kan sedan förflytta sig till andra delar av estuariet som har mera föda (Cronin & Forward 1980). Samtidigt kan utvecklingen av krabblarverna inom estuariet minska sannolikheten för *R. harrisii* att bli uppäten av juvenila fiskar, som föredrar krabblarver som transporteras ut från estuariet (Morgan 1990).

1.3.4 Juvenila *Platichthys flesus*

Juvenil *P. flesus* är en predator som konsumerar bottendjur. Meiofauna har visats sig vara föda av den optimala storleken för juvenila flundror vid de grunda områdena under sensommarn. De konsumerar meiofauna till en storlek på ca 4,5 cm, men *P. flesus* kan fortsätta konsumera meiofauna även under hösten, fastän makrofauna skulle vara mer passande för deras storlek (>45 mm). Detta antas bero på en god tillgänglighet av meiofauna byte, eller på grund av konkurrens av föda med större fisk. Dock, eftersom födan troligen inte är begränsat vid de grunda områdena under hösten, förväntas valet av byte bero på fiskarnas lärförmåga. Eftersom juvenila *P. flesus* är mer vana att fånga och äta meiofauna kan det ta längre tid att ändra konsumtionen till ett mer ovanligt byte, så som makrofauna. Denna växling av byte från meio-

till makrofauna kan ske under kommande vinter då det blir viktigt att maximera energitillgången (Aarnio et al. 1996).

Pleuronectidae använder sig av synen för att jaga efter föda i dagsljus (de Groot 1971), med ökad aktivitet vid gryning och skymning (Aarnio et al. 1996). På grund av detta är bytesbeteendet viktigt i valet av föda. Juvenila *P. flesus* på sandbotten utan växtlighet har visats vara icke-selektiv i sitt födoval av byten med skal. Aarnio & Mattila (2000) noterade att *P. flesus* (45–55 mm) konsumerade lika mycket av de svårnedsmälta *Hydrobia* sp. och ostrakoder som den mer lättnedsmälta *M. balthica*. En förklaring var att färgen och rörligheten hos *Hydrobia* sp. och ostrakoderna gjorde dem mer synliga för *P. flesus*. Det har indikerats att ökad grumlighet kan försämra födoeffektiviteten hos *P. flesus* (Moore & Moore 1976).

Förutom bytesbeteendet kan födoval hos juvenila *P. flesus* påverkas av tillgängligheten, kostvärdet, lukten och smaken av bytet (Aarnio et al. 1996). Kemiska ledtrådar har indikerats vara till användning hos Pleuronectidae vid letandet efter föda vid eller nära botten. En kemisk stimulus kan ensamt vara effektiv i både utlösandet och styrandet av födosöksbeteendet (de Groot 1971).

Filamentösa alger har också indikerats kunna leda till försämrad födoeffektivitet hos juvenil flundra då ökad habitatkomplexitet försämrar rörelsen av predatorn eller synligheten av bytet. Giftiga utsöndringar från alger kan möjligtvis också minska på konsumtionshastigheten (Aarnio & Mattila 2000). Nordström och Booth (2007) noterade att juvenila *P. flesus* konsumerade *B. pilosa* långsammare då drivande alger var närvarande.

Syrenivåer kan också påverka konsumtionen hos juvenila *P. flesus*. Tallqvist et al. (1999) noterade att antalet överlevande *B. pilosa* var signifikant högre vid lägre syrenivåer än i högre i predationsexperiment med juvenil *P. flesus*. Därmed antogs det att predationsaktiviteten hos *P. flesus* sjönk vid lägre syrenivåer. I samma experiment noterades att avbetande av *M. balthica* sifoner skedde i högre grad under lägre syrenivåer. Detta kunde ha berott på att *M. balthica* exponerade sifonerna mera i lägre syrenivåer.

Möjlig mellanartskonkurrens kan ske mellan plattfiskar. Det har visats finnas en signifikant överlapp i konsumtionen av makrofauna hos större juvenila *P. flesus* (≥ 40 mm) och mindre juvenila *Scophthalmus maximus* (< 30 mm), medan mindre juvenila *P. flesus*, som konsumerar meiofauna, anses inte konkurrera om föda med juvenila *S. maximus* som konsumerar makrofauna (Aarnio et al. 1996; Nissling et al. 2007).

2. Material och metoder

2.1 Födovalsbeteendet hos *Rhithropanopeus harrisi*

Födovalsbeteendet hos *R. harrisi* studerades i ett akvarieexperiment. Som bytesdjur användes *Macoma balthica* och *Bathyporeia pilosa*, och juvenil *P. flesus* användes för att undersöka hur de predatorer som hittas vid grunda sandbotten påverkar födobeteendet hos *R. harrisi*. Samtidigt undersöktes predatorernas påverkan på bytesdjursmängden.

2.1.1 Bytesdjur

Eftersom makrofauna arter i sandbottenhabitat består huvudsakligen av *M. balthica* och *B. pilosa* (Aarnio et al. 1991; Aarnio & Bonsdorff, 1992) användes de som bytesdjur i detta arbete. *B. pilosa* är en aktiv simmande euryhalin märkräffa som är en dominant art vid sandbotten. Vanligtvis hittas den nära botten där den konsumerar mikrobenthiska diatomeer och detritus. *M. balthica* är en brackvattens musselart med tunt skal som hittas vid mjuka eller blandade botten. Den är den vanligaste musselarten i Östersjön och hittas från litoralen till över 100 m djup (Mattila & Bonsdorff 1998). Bytesdjuren samlades från en grund sandstrand vid Hinderbengtsviken, Åland, genom att sälla (*B. pilosa*, 1 mm; *M. balthica*, 5 mm) sand som grävts upp med spade. Djuren sorterades (antal och längd) på Husö Biologiska Station och förvarades i havsvatten med syresättning tills experimentet startades.

2.1.2 Predatorer

Som predatorer användes *R. harrisi* och juvenila *P. flesus*. Av *R. harrisi* användes hanar av storleken 16–19 mm (ryggsköldsbredd) i experimenten eftersom individer av denna storlek har visats livnära sig på makrofauna (Aarnio et al. 2015). Individerna samlades in från Färjsundet med hjälp av mjärdar ifyllda med porösa stenar, ihåliga tegelstenshalvor, PVC- och gummirör, och krukskärvor. Mjärdarna placerades ut på 0,5–1 m djup för åtminstone ett dygn. Juvenila *P. flesus* (42–52 mm) fångades in från Hinderbengtsviken och Skeppsviken genom att använda yngelnot och skuffhåvar. *R. harrisi* och *P. flesus* förvarades skilt och lät svältas 48 h före experimentet påbörjades.

2.1.3 Akvarieexperiment

Experimentet bestod av fyra olika behandlingar: 1. kontroll (utan predatorer), 2. flundra, 3. slamkrabba, och 4. flundra+slamkrabba. Varje behandling genomfördes i fem replikat ($n = 5$) med nya predatorer (*P. flesus* och *R. harrisii*) och bytesdjur (*B. pilosa* och *M. balthica*) vid varje försök (tab. 1). I varje akvarium ($22 \times 30 \times 22$ cm, ca 11 liter) täcktes botten med ca 2,5 cm sållad lufttorkad sand (mycket låg organisk halt). Ett dygn före experimentet startades fylldes akvarierna med havsvatten och sanden fick stabilisera sig. Svart plast placerades runt akvarierna för att isolera dem från varandra (fig. 1).

Varje akvarium hade 50 st. *B. pilosa* och 12 st. *M. balthica*. Storleksfördelningen av *M. balthica* som användes var 10 st. <10 mm och 2 st. ≥ 10 mm. Bytesdjuren sattes i akvarierna ca 30 min före predatorerna sattes i. Experimentet påbörjades 9:00 då predatorerna sattes i och fick pågå i 24 h. Ett 12:12 h ljus- och mörkerschema användes under experimenttiden. Experimentet avslutades då predatorerna togs bort. Antal överlevande bytesdjur räknades, samt antal *M. balthica* per storleksklass bestämdes. Temperatur, pH och salthalt mättes i fem slumpmässigt valda akvarier efter experimentet. Efter experimentet avlivades och mättes längden på alla predatorer, och på bytesdjuren från 4 kontrollakvarier (tab. 2). Två akvarier uteslöts från analyserna då ena *R. harrisii* var död och den andra *R. harrisii* låg på rygg efter experimentet (fig. 2).

Eftersom varianserna var icke-homogena användes en icke-parametrisk variansanalys (Kruskall-Wallis Test med Dunn's *post-hoc* test) för att undersöka statistiska skillnader mellan kontroll-, slamkrabba-, och flundra-behandlingarna, och ett icke-parametriskt t-test (Mann-Whitney U Test) för att undersöka de statistiska skillnaderna i slamkrabba- och flundra+slamkrabba-behandlingarnas konsumtion av *M. balthica*. Analyserna gjordes i IBM SPSS Statistics 26.

Tabell 1 Uppställning av akvarieexperimentet. Varje behandling (kontroll; flundra; slamkrabba; och flundra+slamkrabba) upprepades fem gånger under 24 h där 10 st *P. flesus*, 10 st *R. harrisii*, 1000 st *B. pilosa* och 240 st (200 st <10 mm och 40 st \geq 10 mm) *M. balthica* användes.

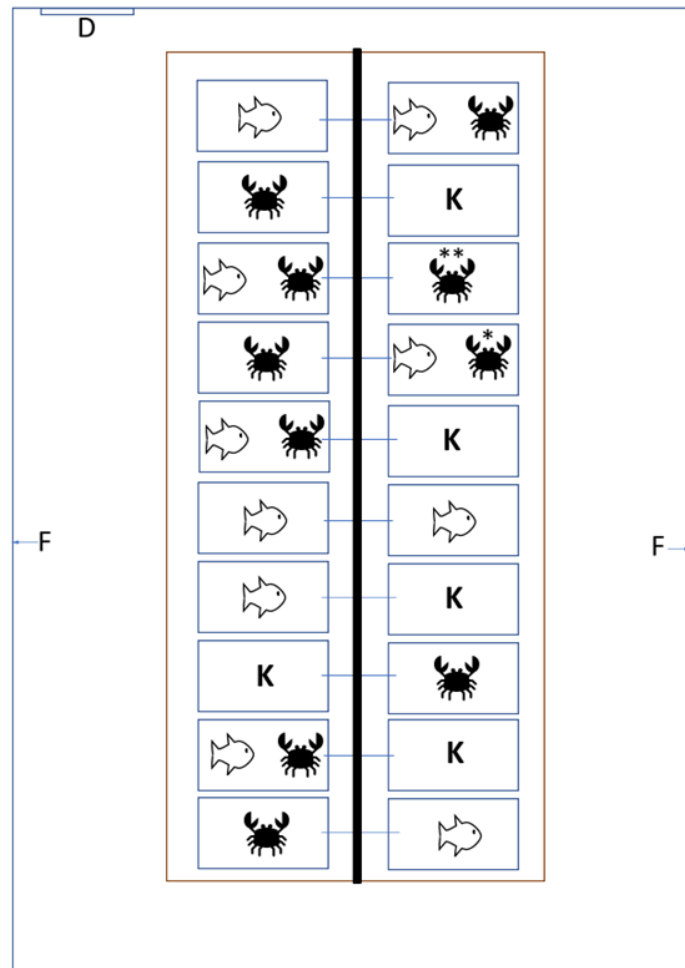
Behandling (x5)	Antal <i>P. flesus</i>	Antal <i>R. harrisii</i>	Antal <i>B. pilosa</i>	Antal <i>M. balthica</i>
kontroll	0	0	50	12
flundra	1	0	50	12
slamkrabba	0	1	50	12
flundra+slamkrabba	1	1	50	12
Totalt: 20 st	10 st	10 st	1000 st	240 st

Tabell 2 Medellängden (mm), antalet, och standardavvikelsen hos *B. pilosa*, *M. balthica* <10 mm och *M. balthica* \geq 10 mm från 4 kontrollakvarier, och *R. harrisii* och *P. flesus* från alla akvarier

Art	<i>B. pilosa</i>	<i>M. balthica</i> <10 mm	<i>M. balthica</i> \geq 10 mm	<i>R. harrisii</i>	<i>P. flesus</i>
Medellängd (mm)	3,9	7,7	11,3	18,2	45,8
Antal	181	40	8	10	10
Standardavvikelse	0,76	1,2	1,0	1,2	3,0



Figur 1 Akvarieexperimentet före det påbörjades.



Figur 2 Uppsättningen av akvarieexperimentet. Positionerna av akvarier valdes slumpmässigt via lottdragning. Vit fisk och svart krabba representerar juvenil *P. flesus* respektive *R. harrisii*, och *K* är kontrollakvarier (ingen *P. flesus* och *R. harrisii*). *F* står för fönster, som fanns längs med hela väggen, och *D* står för ingången och utgången i akvariehallen. Det långa svarta strecket, varifrån det sticker ut mindre streck till akvarierna, representerar syrekällan. Se figur 1 för en bild av experimentet från översta högra hörnet. *död *R. harrisii* efter experimentet. ***R. harrisii* låg på rygg efter experimentet

2.2 Abundans av *Rhithropanopeus harrisii* i två olika habitat

Abundansen av *R. harrisii* undersöktes i och utanför en *Zostera marina*-äng i Juvik, Lumparn. Detta gjordes för att studera ifall det finns skillnader i antalet, könsfördelningen eller storleken hos *R. harrisii*-individer som hittas bland eller utanför växtlighet på grunda sandbotten.

2.2.1 Undersökningsområdet

Lumparn (60°09'N 20°06'E) är en havsfjärd med en diameter på ungefär 10 km och en berggrund av rapakivgranit i sydöstra Åland (Svensson 1993). Med vikarna inräknade är den totala arean ca 16 000 ha och medeldjupet 12 m (Mustamäki & Mattila 2015). I Lumparna

bildar makrofytsamhällena artrika och strukturellt komplexa grunda strandhabitat ner till 3 meters djup (Mustamäki et al. 2015). Området utsätts fortsättningsvis för mänskorsakat tryck, däribland båttrafik, bebyggelse och avrinning från jordbruket. Juvik (fig. 3) användes som forskningsområde eftersom området har *Z. marina*-ängar och en mindre mängd ettåriga trådalger (Engström 2018).

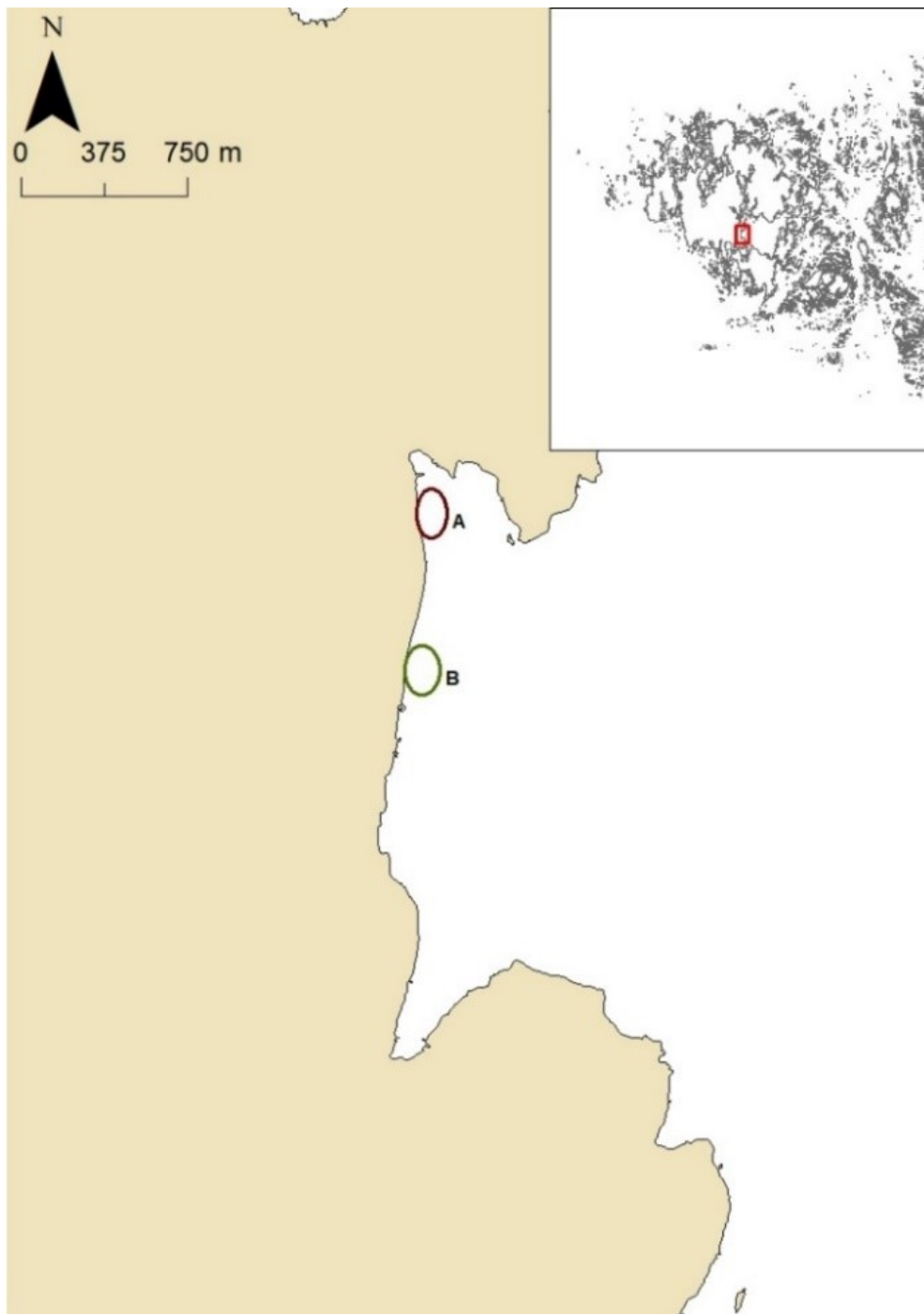


Figure 3 Forskningsområdet Juvik, Lumparn, där abundansen av *R. harrisii* vid olika habitat undersöktes. Fångstmjördarna placerades ungefärligen vid den röda (A, ingen *Z. marina*) och gröna (B, *Z. marina*) omringade området

2.2.2 Fångstmetod

I detta arbete jämfördes abundansen av *R. harrisii* i en *Z. marina*-äng och en närliggande sandbotten med föga växtlighet med hjälp av mjärddar (fig. 4A). Liknande metoder har använts av bland annat Roche (2009), Roche et al. (2009), Kam et al. (2011), Fowler et al. (2013) och Outinen et al. (2019).

Åtta mjärddar placerades ut i området på ca 3 m djup. Fyra mjärddar placerades inne bland *Z. marina*-ängen, och fyra mjärddar placerades ca 1 km ifrån på sandbotten med föga växtlighet. Under utplaceringen och insamlingen mättes vattentemperatur och salthalt med en YSI-sond. Efter 12 dygn (13–25.09) på förmiddagen lyftes mjärddarna upp, varefter krabborna räknades, mättes och könsbestämdes (se fig. 4B för ett exemplar av en hona). Skillnader i krabbornas antal, köns- (individer <4,4 mm exkluderades eftersom inga yttre skillnader mellan könen kan noteras då (Turoboyski 1973)) och storleksfördelning mellan habitat analyserades med hjälp av oberoende t-test i IBM SPSS Statistics 26.



Figur 4 A) Exempel på en ca. 9L mjärd fylld med krukskärvor, porösastentar och en halv ihålig tegelsten som användes för att fånga slamkrabbor. Varje mjärd fylldes ungefärligen på samma sätt. Linjalen är 30 cm. B) *R. harrisii* hona

3. Resultat

3.1 Födovalsbeteendet hos *Rhithropanopeus harrisii*

Efter experimentet var medeltemperaturen, pH och salthalten hos fem slumpmässigt valda akvarier 12,5 °C, respektive 6,1 och 4,7 psu. Det totala antalet överlevande bytesdjur (*M. balthica* och *B. pilosa*) var signifikant annorlunda ($H(2) = 7,8$, $P = 0,02$) mellan behandlingarna (kontroll, slamkrabba, och flundra) (tab. 3). Dunn's *post hoc*-jämförelse visade att skillnaden

uppstod mellan kontroll- och flundra-behandlingarna ($P = 0,025$, $r = 0,83$) (tab. 4 och fig. 5). Antalet överlevande *M. balthica* <10 mm var signifikant annorlunda ($H(2) = 12,6$, $P = 0,002$) mellan behandlingarna (tab. 3). Dunn's *post hoc*-jämförelse visade att skillnaden uppstod mellan slamkrabba- och kontroll- ($P = 0,005$, $r = 1,04$), och slamkrabba- och flundra-behandlingarna ($P = 0,005$, $r = -1,04$) (tab. 5 och fig. 6). Antalet överlevande *B. pilosa* ($H(2) = 5,8$, $P = 0,054$) och *M. balthica* ≥ 10 mm ($H(2) = 5,4$, $P = 0,067$) var icke-signifikant (tab. 3).

En signifikant skillnad noterades i antalet överlevande *M. balthica* <10 mm mellan slamkrabba- och flundra+slamkrabba-behandlingen ($U = 16,000$, $P = 0,029$, $r = 0,88$) (tab. 6). Ingen signifikant skillnad noterades i antalet överlevande *M. balthica* ≥ 10 mm mellan slamkrabba- och flundra+slamkrabba-behandlingen ($U = 5,000$, $P = 0,486$, $r = -0,34$) (tab. 7).

Tabell 3 Skillnader i antalet överlevande bytesdjur (*B. pilosa*, *M. balthica* <10 mm, och *M. balthica* ≥ 10 mm) mellan kontroll-, slamkrabba- och flundra-behandlingen. Områdena inrutade i rött indikerar signifikanta skillnader

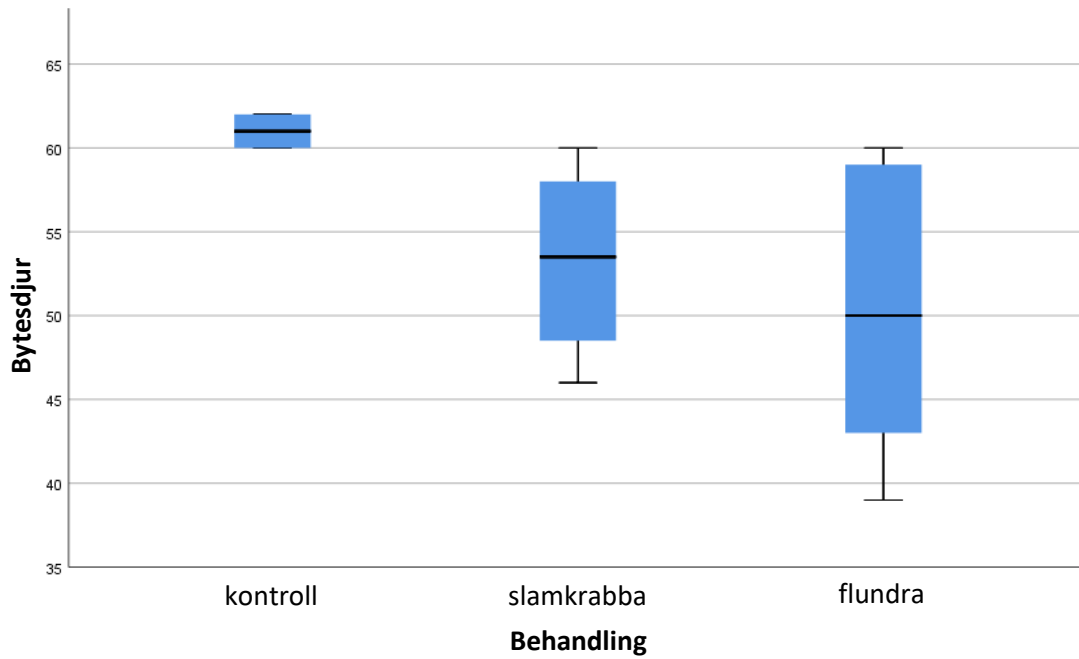
Byte	Total N	Test Statistik	df	Asym. Sig. (Dubbelzijdigt test)
<i>B. pilosa</i>	14	5,830	2	0,054
<i>M. balthica</i> <10 mm	14	12,595	2	0,002
<i>M. balthica</i> ≥ 10 mm	14	5,417	2	0,067
Bytesdjur	14	7,836	2	0,020

Tabell 4 Dunn's *post hoc*-jämförelse av antalet överlevande *B. pilosa* och *M. balthica* mellan kontroll-, flundra-, och slamkrabba-behandlingen. Området inrutat i rött indikerar signifikant skillnad

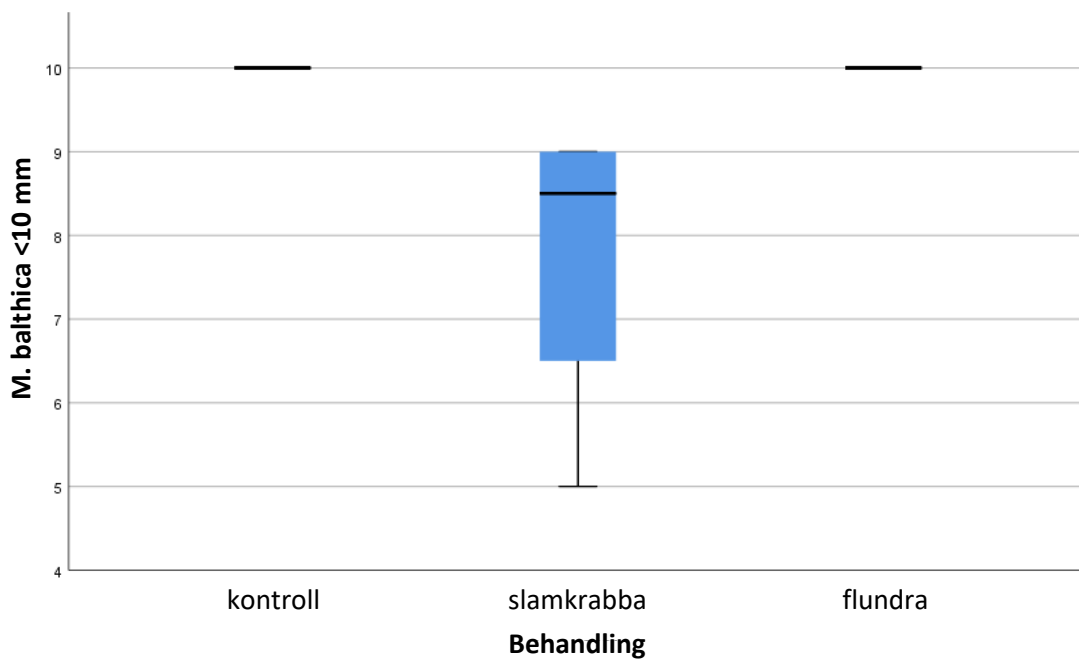
Behandling1-Behandling2	Test Statistik	Medelfel	Medel Test Statistik	Sig.	Just. Sig.
flundra-slamkrabba	1,175	2,772	0,424	0,672	1,000
flundra-kontroll	6,900	2,614	2,640	0,008	0,025
slamkrabba-kontroll	5,725	2,772	2,065	0,039	0,117

Tabell 5 Dunn's *post hoc*-jämförelse av antalet överlevande *M. balthica* <10 mm mellan kontroll-, flundra-, och slamkrabba-behandlingen. Områdena inrutade i rött indikerar signifikanta skillnader

Behandling1-Behandling2	Test Statistik	Medelfel	Medel Test Statistik	Sig.	Just. Sig.
slamkrabba-kontroll	7,000	2,236	3,130	0,002	0,005
slamkrabba-flundra	-7,000	2,236	-3,130	0,002	0,005
kontroll-flundra	0,000	2,109	0,000	1,000	1,000



Figur 5 Antalet överlevande bytesdjur i kontroll-, slamkrabba- och flundra-behandlingarna i slutet av akvarieexperimentet, med konfidensintervall av 95 %



Figur 6 Antalet överlevande *M. balthica* <10 mm i kontroll-, slamkrabba- och flundra-behandlingarna i slutet av akvarieexperimentet, med konfidensintervall av 95 %

Tabell 6 Skillnader i konsumtionen av *M. balthica* <10 mm mellan slamkrabba- och flundra+slamkrabba-behandlingen. Området inrutat i rött indikerar signifikant skillnad

Behandling1- Behandling2	Mann-Whitney U	Wilcoxon W	Test Statistik	Medelfel	Medel Test Statistik	Asym. Sig. (Dubbelsidigt test)	Exakt Sig. (Dubbelsidigt test)
slamkrabba- flundra+slamkrabba	16,000	26,000	16,000	3,229	2,477	0,013	0,029

Tabell 7 Skillnader i konsumtionen av *M. balthica* ≥10 mm mellan slamkrabba- och flundra+slamkrabba-behandlingen.

Behandling1- Behandling2	Mann-Whitney U	Wilcoxon W	Test Statistik	Medelfel	Medel Test Statistik	Asym. Sig. (Dubbelsidigt test)	Exakt Sig. (Dubbelsidigt test)
slamkrabba- flundra+slamkrabba	5,000	15,000	5,000	3,162	-0,949	0,343	0,486

3.2 Abundans av *Rhithropanopeus harrisii* i två olika habitat

Vid insamlingen av mjärdarna noterades att salthalten var ungefär det samma som då mjärdarna sattes ut (ca 5,8 psu), medan en minskning i temperaturen från 17,8 °C till 13,8 °C hade skett under den 12 d långa tiden. Ingen signifikant skillnad hittades i antalet *R. harrisii* mellan habitaterna med eller utan *Z. marina* (tab. 8). Allt som allt fångades 69 krabbor (37 utanför och 32 bland *Z. marina*), varav 50 var hanar (ca 72,5 %), 14 var honor (ca 20,3 %), och fem var juvenila (ca 7,2 %) (fig. 7A). Bland de 37 utanför *Z. marina*-ängen var 32 hanar (ca 86 %), en hona (ca 3 %) och fyra juveniler (ca 11 %) (fig. 7B). Av de 32 krabborna i *Z. marina*-ängen var 18 hanar (ca 56 %), 13 honor (ca 41 %) och en juvenil (ca 3 %) (fig. 7C). Skillnaden i könsfördelningen mellan de olika habitaterna (*Z. marina* vs. Utan *Z. marina*) var signifikant (df = 67, P <0,001), medan ingen signifikant skillnad hittades i storleken hos individerna mellan habitaterna (df = 67, P >0,05) (tab. 9).

Signifikant skillnad i storleken mellan könen i hela undersökningsområdet noterades (df = 62, P <0,02) (tab. 10). Ingen signifikant skillnad i storleken hos hanar mellan de olika habitaterna hittades (df = 48, P >0,05) (tab. 11). Medel-, maximi- och minimistorleken hos hanar var ca 14,2 mm respektive 19,8 mm och 7,7 mm. Medel-, maximi- och minimistorleken hos honor var 10,9 mm respektive 13,6 mm och 8,6 mm (fig. 8). Medelstorleken för alla *R. harrisii* var 12,6 mm (maximi 19,8 mm och minimi 1,2 mm) (fig. 8). Inga äggbärande honor hittades.

Tabell 8 Skillnader i antalet individer mellan habitatet med eller utan *Z. marina*.

		Levene`s Test				t-test		95% Konfidensintervall		
		F	Sig.	t	df	Sig. (Dubbelsidigt test)	Medelskillnad	Std. Medelfel	Undre	Övre
Individer	Variansen antas vara lika	1,023	0,315	-14,036	67	0,000	-34,500	2,458	-39,406	-29,594
	Variansen antas inte vara lika			-14,183	66,999	0,000	-34,500	2,432	-39,355	-29,645

Tabell 9 Skillnader i köns- och storleksfördelningen mellan habitatet med och utan *Z. marina*. Området inrutat i rött indikerar signifikant skillnad

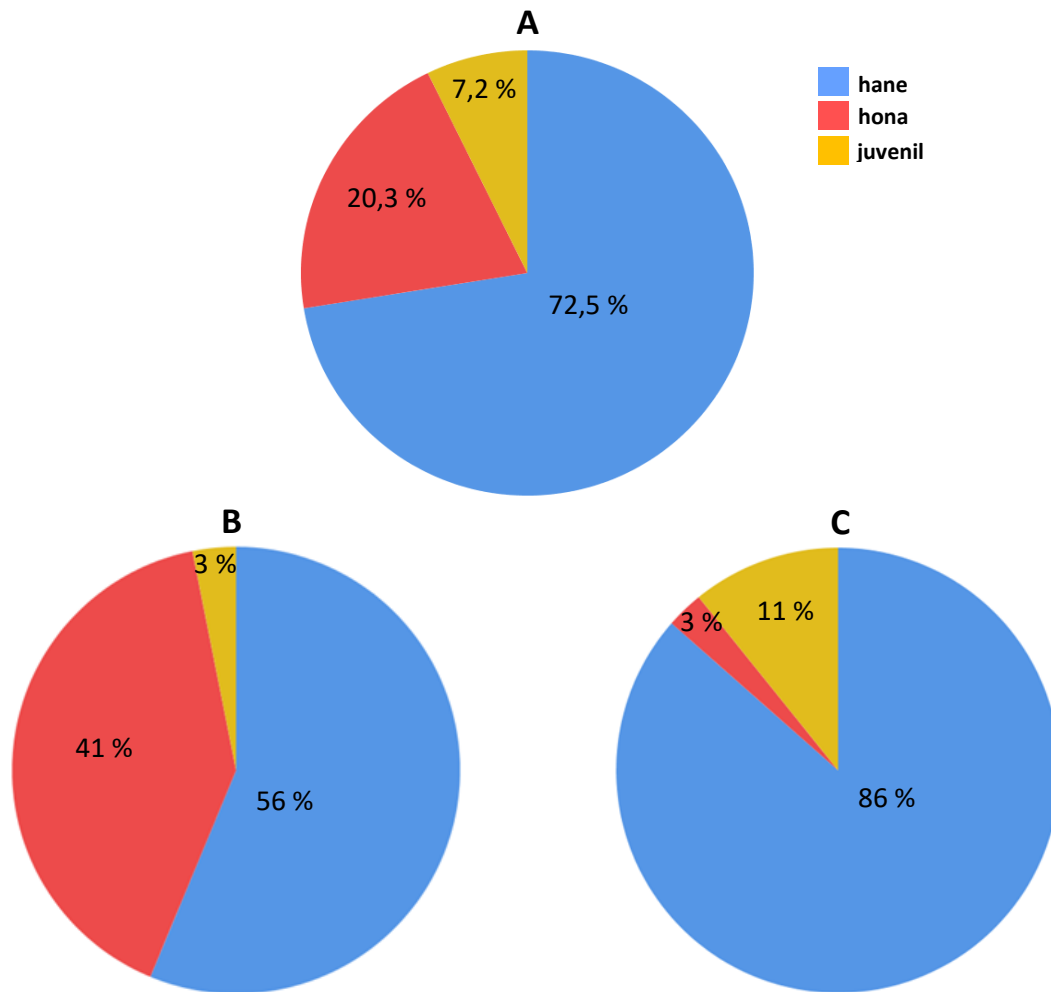
		Levene`s Test				t-test		95% Konfidensintervall		
		F	Sig.	t	df	Sig. (Dubbelsidigt test)	Medelskillnad	Std. Medelfel	Undre	Övre
Kön	Variansen antas vara lika	21,527	0,000	-15,559	67	0,000	-3,382	0,217	-3,816	-2,948
	Variansen antas inte vara lika			-14,690	37,605	0,000	-3,382	0,230	-3,848	-2,916
Storlek	Variansen antas vara lika	1,870	0,176	1,130	67	0,262	1,1032	0,9761	-0,8452	3,0516
	Variansen antas inte vara lika			1,161	63,532	0,250	1,1032	0,9498	-0,7945	3,0010

Tabell 10 Storleksskillnader mellan hanar och honor i hela undersökningsområdet. Området inrutat i rött indikerar signifikant skillnad

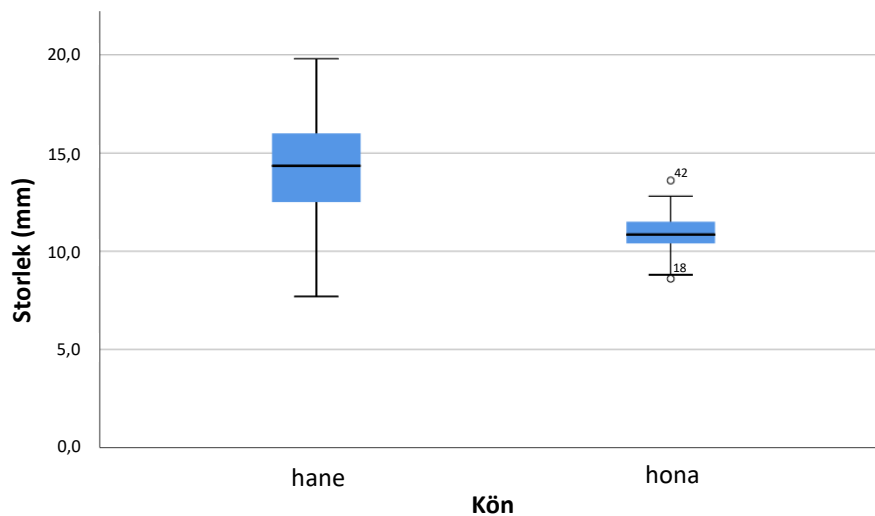
		Levene`s Test				t-test		95% Konfidensintervall		
		F	Sig.	t	df	Sig. (Dubbelsidigt test)	Medelskillnad	Std. Medelfel	Undre	Övre
Storlek	Variansen antas vara lika	5,659	0,020	4,114	62	0,000	3,2660	0,7939	1,6791	4,8529
	Variansen antas inte vara lika			5,944	45,375	0,000	3,2660	0,5495	2,1596	4,3724

Tabell 11 Storleksskillnader i hanar mellan habitat med och utan *Z. marina*

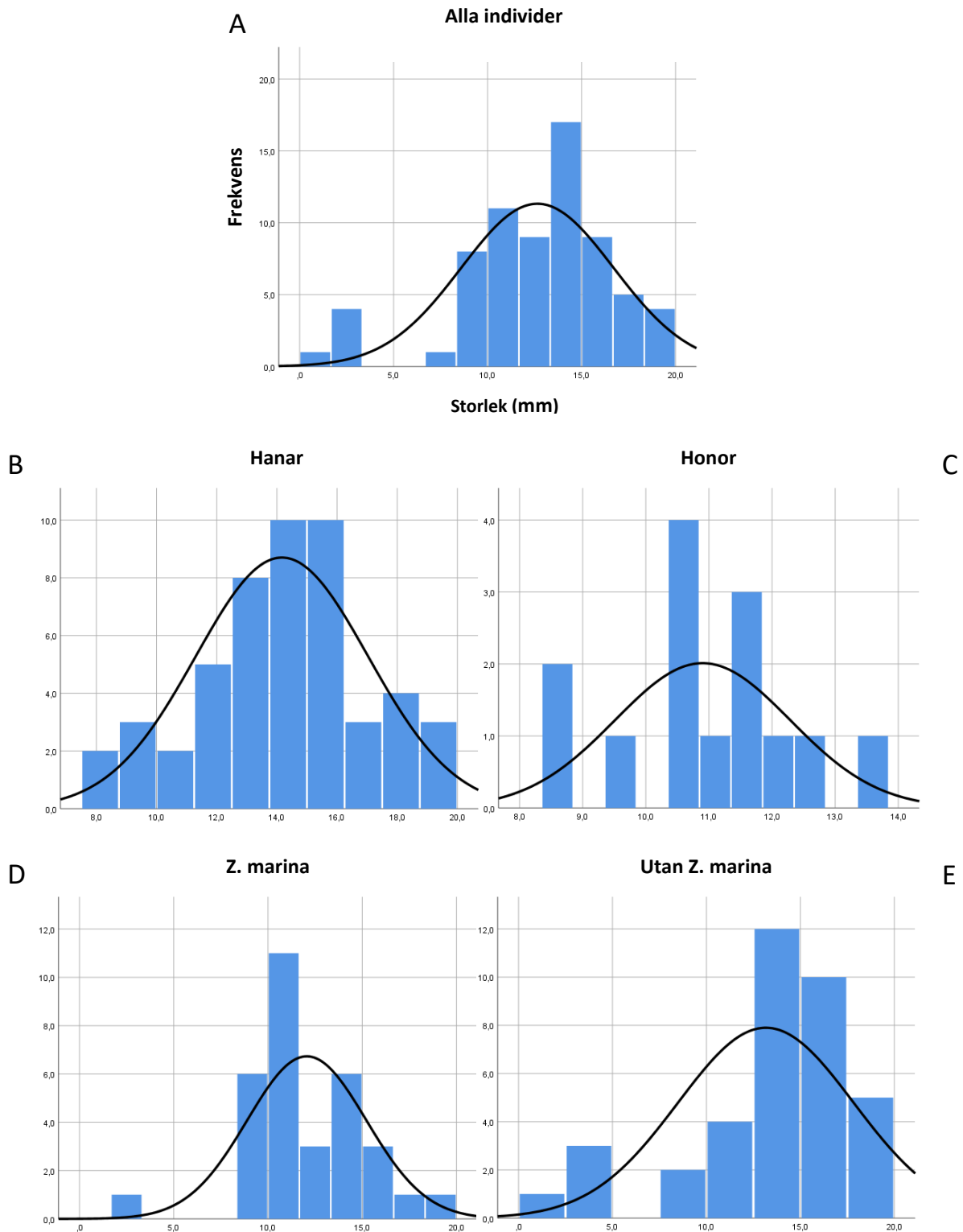
		Levene`s Test				t-test		95% Konfidensintervall		
		F	Sig.	t	df	Sig. (Dubbelsidigt test)	Medelskillnad	Std. Medelfel	Undre	Övre
Storlek	Variansen antas vara lika	1,443	0,236	1,663	48	0,103	1,3792	0,8294	-0,2885	3,0468
	Variansen antas inte vara lika			1,590	30,942	0,122	1,3792	0,8675	-0,3903	3,1486



Figur 7 Skillnader i könsfördelningen och mängden juvenila *R. harrisii* i hela Juvik området (A), i habitatet med (B) och utan Z. marina (C)



Figur 8 Simpel boxplot av storleksskillnaderna mellan *R. harrisii* hanar (vänster) och honor (höger) i hela undersökningsområdet. Undre och övre konfidensintervall (95 %) för hanarna var ca 13,4 och 15,0, medan det var för honorna ca 10,2 och 11,



Figur 9 Simpel Histogram med normal kurva av ryggsköldsbredden (mm) hos alla individer som fångades vid Juvik (A; N = 69; medelstorlek = ca 12,6 mm; Std. av. = ca 4,2), hos alla hanar (B; N = 50; medelstorlek = ca 14,2 mm; Std. av. = 2,9), hos alla honor (C; N = 14; medelstorlek = 10,9 mm; Std. av. = ca 1,4), hos alla individer bland Z. marina-ängen (D; N = 32; medelstorlek = ca 12,1 mm; Std. av. = 3,2), och hos alla individer utanför Z. marina-ängen (E; N = 37; medelstorlek = ca 13,2 mm; Std. av. = 4,7)

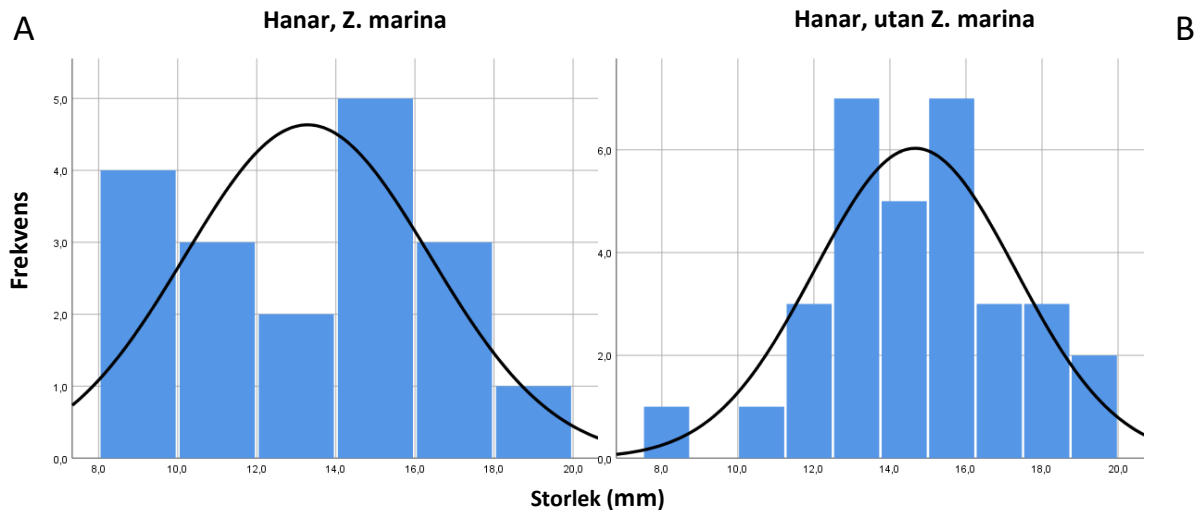


Figure 10 Simpel Histogram med normal kurva av ryggsköldsbredden (mm) hos *R. harrisii* hanar bland *Z. marina*-ängen (A; $N = 18$; medelstorlek = ca 13,3 mm; Std. av. = 3,1) och utanför *Z. marina*-ängen (B; $N = 32$; medelstorlek = ca 14,7 mm; Std. av. = 2,6)

4. Diskussion

4.1 Födovalsbeteendet hos *Rhithropanopeus harrisii*

Behandlingen med flundra hade en signifikant större effekt på överlevanden av totala antalet bytesdjur än i kontroll- och slamkrabba-behandlingen. Fastän slamkrabba-behandlingen inte visade någon signifikant skillnad i konsumtionen av bytesdjur så indikerar resultaten att slamkrabban konsumerade *Bathyporeia pilosa*. Detta är inte överraskande då slamkrabban har visats kunna fånga snabba arter, och i vissa fall till och med föredra rörliga över orörliga arter. Detta kan bero på att de rörliga bytena är naiva (hypotesen om naiva byte) (Puntila 2016) och att *R. harrisii* undviker skada klorna på arter med hårda skal (Forsström et al. 2015).

Mellanartsinteraktioner har visats kunna ha en effekt på födobeteendet hos *R. harrisii*. Nurkse et al. (2018) visade i ett akvarium experiment att *Neogobius melanostomus* minskade på den predationshastighet som *R. harrisii* hade på *M. balthica*. I samma experiment uppvisades inget aggressivt beteende mellan *R. harrisii* och *N. melanostomus*. I mitt experiment konsumerade ensamma *R. harrisii* märkbart mera *M. balthica*, speciellt av storleken <10 mm, jämfört med i närvaron av *P. flesus*.

Födobeteendet hos *P. flesus* kan orsaka störningar hos närliggande *M. balthica*, vilket kan få dom att dra in sina sifoner (de Vlas 1981). Detta kunde ha gjort *M. balthica* mindre synliga för

R. harrisii, vilket indikerar att juvenila *P. flesus* kan ha en negativ effekt på födosökandet hos *R. harrisii*. Själva närvaron av *P. flesus* kunde ha haft en inverkan då evertebrater har visats reagera på kemiska signaler från *P. flesus* (Schaum et al. 2013). Både juvenila *P. flesus* (Aarnio et al. 1996) och *R. harrisii* hanar (Zalota et al. 2016) har indikerats vara aktiva under morgonen. Därmed är det möjligt att båda arterna har största sannolikheten att störa varandras födosökande under morgonen.

R. harrisii konsumerade fler *M. balthica* ≥ 10 mm i närvaron av *P. flesus*, jämfört med behandlingen med endast *R. harrisii*, även om det inte var signifikant. Quinn et al. (2012) märkte att *Carcinus maenas* konsumerade större *Mytilus edulis* i närvaron av *Nucella lapillus*. Detta troddes bero på att krabban stal *M. edulis* från *N. lapillus*. Eftersom flundra-behandlingen inte visade någon minskning i antalet *M. balthica* kan det antas att *P. flesus* inte konsumerade hela *M. balthica* och att *R. harrisii* inte stal från *P. flesus* i behandlingen med båda predatorerna. Men juvenila *P. flesus* kunde ha visat intresse för de exponerade sifoner hos *M. balthica*, som används för att få tillgång till föda eller syre. Sifoner kan vara en viktig födokälla för *P. flesus* (de Vlas 1981). Genom avbetandet av sifoner kan *P. flesus* tvinga fram sitt byte från sedimentet (Tallqvist 2001) och göra dom mer tillgängliga för *R. harrisii* att konsumera.

Chakravarti & Cotton (2014) observerade att konkurrens hos *C. maenas* orsakade en minskning i mängden tid använt för att hantera och konsumera musslor. Kräftdjur brukar reagera på hot av predation genom att minska på sin aktivitet (Hazlett 2010). Förändringen i storlekspreferensen från *M. balthica* < 10 mm till *M. balthica* ≥ 10 mm, och därmed mer näring per skallängd, i behandlingen med både *R. harrisii* och *P. flesus* kan bero på att *R. harrisii* försökte minska på aktiviteten vid sökandet efter föda, och därmed minska på risken för konfrontation med andra arter som kan orsaka skador eller till och med mortalitet. Denna preferens för *M. balthica* ≥ 10 mm skulle indikera att födovallet hos *R. harrisii* går enligt den så kallade bytesutvärderingsmodellen (Hughes & Seed 1995) då *R. harrisii*, vid närvaron av möjliga hot, avvisar *M. balthica* < 10 mm.

De olfaktoriska sinnena har indikerats ha en roll vid födosökandet hos *R. harrisii*. Kidawa et al. (2004) visade att *R. harrisii* reagerade mer på högre än lägre koncentrationer av luktstimuli. Möjligtvis kunde de kemiska signalerna från *P. flesus* distrahera *R. harrisii* från att upptäcka de individuellt lägre koncentrationerna av luktstimuli från *M. balthica* < 10 mm, jämfört med de individuellt högre koncentrationerna av luktstimuli från *M. balthica* ≥ 10 mm, och därmed ha en mindre chans att konsumera *M. balthica* av den mindre storleken.

Mättnadsgraden hos *R. harrisii* kunde också ha påverkat födobeteendet. Mätta *R. harrisii* brukar visa lite till inget intresse för kemiska stimulin (Kidawa et al. 2004). Eftersom *R. harrisii* svältes två dygn före akvarieexperimentet påbörjades, och att det tar 9–12 h för födan att passera matsmältningssystemet (Torn 2020), kan det antas att *R. harrisii* inte var mätta. Enligt både bytesutvärderings- och relativa stimuleringsmodellen brukar selektiviteten av byte minska ju hungrigare krabban är (Jubb et al. 1983), vilket kan leda till ingen signifikant skillnad vid valet av de olika storlekens *M. balthica* då de har svultit för länge.

Med tanke på förhållandena i detta akvarieexperimentet skulle resultaten indikera att den förväntade födosöksstrategin (den optimala födosöksteorin) (Begon et al. 2006) för *R. harrisii* på grunda sandbotten är att konsumera *M. balthica* <10 mm. Denna födostrategi förändras i närvaron av predatorer, i det här fallet juvenila *P. flesus*, som får *R. harrisii* att konsumera *M. balthica* ≥10 mm. I enlighet med den optimala dietmodellen (Begon et al. 2006) ignorerar *R. harrisii* för det mesta olönsamma byten (*M. balthica* <10 mm), fastän de är fler än antalet *M. balthica* ≥10 mm. Dock är det viktigt att komma ihåg att diversiteten av makrofauna och antalet och storleksfördelningen av *M. balthica* i detta experiment inte nödvändigtvis stämmer med de naturligt förekommande samhällena.

Förlusten av större *M. balthica* kan ha olika effekter. En lägre densitet av vuxna *M. balthica* kan möjligtvis gynna filtrerande arter, arter vars larver hittas i vattenkolumnen och på sedimentytan, och stillasittande arter. Juvenila *M. balthica* kan gynnas då det finns ett mindre antal vuxna *M. balthica* närvarande som, via sin födoaktivitet, hindrar etableringen och rekryteringen av larver (Hines et al. 1989). En mindre mängd vuxna *M. balthica* kan leda till att andra musselätande arter, så som fåglar, minskar i antal (Philippart et al. 2003).

4.2 Abundansen av *Rhithropanopeus harrisii* i två olika habitat

4.2.1 Könsskillnader hos *Rhithropanopeus harrisii* i valet av habitat

Undersökningen i Lumparn visade en klar majoritet av hanar (72,5 %), dock noterades det signifikanta skillnader i antalet honor mellan botten med (41 %) eller utan (3 %) *Z. marina*. Skillnader som ofta observeras i könsförhållandena hos arter kan orsakas av begränsad näring, olika mortalitetsnivåer efter yngelvården, sekventiell hermafroditism, aktivitetskillnader mellan könen, emigration av ena könet, och könsspecifik användning av olika habitat (Wenner 1972). Skillnader i val av habitat mellan könen brukar oftast bero på det utbyte som sker mellan

näring och predationsrisk för att kunna maximera reproduktionsframgången (Vesakoski et al. 2008). Decapoders förflyttning till specifika habitat har associerats med flera selektiva fördelar (Hines et al. 1987).

Luppi et al. (2013) hittade fler äggbärande *Neohelice granulata* honor i skyddade saltvåtmarker jämfört med lermarker, och de var mer inaktiva än både hanar och icke-äggbärande honor. Äggbärande *Cancer magister* brukade samlas och gräva sig ned i slamsandshabitat medan hanar och icke-äggbärande honor använde sig av ett bredare urval av habitat (Stone & O'Clair 2001). Sant'Anna et al. (2014) observerade fler honor av sötvattensarten *Dilocarcinus pagei* bland sten och vegetation, och fler hanar på sand under reproduktionssäsongen.

Kön och storlek har visats ha liten effekt i *R. harrisii* val av habitat under in vitro förhållanden, men i naturen kan beteendet vara annorlunda (Riipinen et al. 2017). En studie i det finländska Skärgårdshavet fann inte några märkbara skillnader i könsförhållanden mellan plats och år, men en del fler hanar (59 %) hittades i Sankt Karins jämfört med Lapila (46,5 %) och Nådendal (44,1 %) (Fowler et al. 2013). Någorlunda jämna könsfördelningar har rapporterats i Azovska sjön (Zalota et al. 2016), medan i Gdanskbukten har andelen hanar varierat från ca 44 % (Hegele-Drywa et al. 2014) till 54 % (Turoboyski 1973). Mer skeva könsförhållanden har rapporterats i Chesapeake bukten (ca 57 % hanar) (Ryan 1956), Oder estuariet (ca 56 % hanar) (Czerniejewski 2009) och Panamakanalen (51–56 % hanar) (Roche & Torchin 2007; Roche 2009).

Könsfördelningar där hanar har varit klart dominerande, som i denna undersökning, har rapporterats. I Vistula lagunen har andelen hanar noterats vara runtomkring två gånger större än andelen honor (Normant et al. 2004). I Taganrog bukten var 82 % av individer som hittades hanar (Czerniejewski 2009) och en liknande andel har hittats vid den ryska delen av Vistula bukten. Fall där upp till 100 % har varit hanar har rapporterats i specifika miljöer i Holland (Zalota et al. 2016). Bacevičius & Gasiūnaitė (2008) hittade nästan endast hanar (ca 93 %), dock var det totala antalet *R. harrisii* lågt i den studien. Zalota et al. (2016) observerade via dyktransekter att andelen hanar var 78 % vid de grunda kustområdena av Taman bukten i det Azovska havet.

Normant et al. (2004) förklarade att skillnader i könsförhållanden kan bero på skillnader i rörelseförmågan mellan könen. *R. harrisii* honor har påvisats vara mindre rörliga än hanar, speciellt under reproduktionssäsongen. Detta beteende kan leda till att ett mindre antal honor och flera hanar fångas i fällor. Olika provtagningsmetoder kan också förklara skillnader. Tidigare forskning i Vistula lagunen, där det användes triangulärt dragnät, Ekman huggare, och

en kärnprovtagare, resulterade i en fångst där andelen honor och hanar var 19,3 % respektive 13,8 %, medan resten var juvenila (66,9 %).

Skillnaderna kan också bero på fångstperioden (Czerniejewski 2009). I norra Wisła floden har *R. harrisii* visats börja sin reproduktionssäsong i maj och avslutar den i slutet av augusti då vattentemperaturen sjunker under 19°C. En liten andel honor kan lägga ägg i slutet av september och tidig oktober. Migration till något specifikt habitat har inte noterats i norra Wisła floden (Turoboyski 1973), men under reproduktionssäsongen har könsfördelningen vid de grunda kustområdena i Taman bukten förklarats vara partisk för hanar eftersom honor emigrerar till djupare vatten efter äggkläckningen (Zalota et al. 2016). Forsström et al. (2018) noterade vid de grunda områdena i Skärgårdshavet fler honor under sommaren och ett mindre antal under hösten. Majoriteten av honor under sommaren antogs bero på att de föredrog grundare områden eftersom det varmare vattnet påskyndade utvecklingen av äggen, och att äggbärande honor undvek i de grunda områdena pelagiska predatorer. Minskningen av honor under hösten förklarades med möjlig habitat preferens och att en större del honor möjligtvis dog efter äggkläckningen.

Krabbors aktivitet är högre under natten jämfört med under dagen, då den oftast är som högst vid gryningen och skymningen (Miller 1990). Till exempel hanar och icke-äggbärande honor av arten *N. granulata* har visats föredra att äta under mörker (Bas et al. 2014). Runtomkring världen har decapoder också visat aktivitetsskillnader mellan könen. Under laboratorieförhållanden har hanar av arten *Ranina ranina* observerats spendera längre tid på sandytan än honor, som höll sig en längre tid nergrävd (Skinner & Hill 1986). Honor av sötvattenskrabban *Potamon fluviatile* visade högre aktivitetsnivåer än hanar under fältförhållanden. Detta skedde möjligen på grund av att de behövde annorlunda eller rikare diet under deras reproduktion (Gherardi et al. 1988).

Den tydliga dominansen av hanar i fällorna utanför *Z. marina*-ängen, i mitt arbete, kan förklaras med skillnader i aktiviteten mellan könen. Insamlingstidpunkten då *R. harrisii* har fångats har i de flesta fall inte noterats, men Zalota et al. (2016) observerade i Svarta havet att de flesta hanar gömde sig under dagen, men inte under morgonen, medan icke-äggbärande honor föredrog vara i rörelse under dagen och gömma sig under kvällen. Äggbärande honor var i överlag mer kryptiska under dagen. Eftersom krabborna i denna undersökning samlades in vid sen förmiddag kan det antas att hanarna gömde sig i mjärdarna medan honorna rörde sig på sandbottnet. Detta syns tydligast utanför *Z. marina*-ängen eftersom det fanns mindre tillgänglig skydd för *R. harrisii* och individerna drogs till den högre koncentrationen av skydd. Aktivitetsskillnaderna hos krabbor kan variera beroende på region (Stillman & Barnwell 2004)

och därmed kan *R. harrisii* i Östersjön möjligtvis uppvisa annorlunda aktivitetsskillnader jämfört med *R. harrisii* i Svarta havet. Flera honor bland växtligheten kan också förklaras av att de bor där. Zalota et al. (2016) hittade *R. harrisii* honor ofta i små hålor med inga klara ingångar under makrofytrötter.

4.2.2 Storleksskillnader hos *Rhithropanopeus harrisii*

Storleksskillnader mellan könen hos krabbor är ett vanligt fenomen. Enligt Wenner (1972) kan det bero på 5 olika orsaker: 1. Livslängd, 2. differentiell migration, 3. differentiell mortalitet : kön, 4. differentiell tillväxthastighet : kön, och 5. könsbyte. Ifall krabbhanar lever längre än honor, som dör efter reproduktionen, har de möjlighet att växa sig större. Skillnader kan uppstå ifall hanar eller honor av en viss storlek migrerar till eller bort från undersökningsområdet. Predation på krabbor kan ändra könsförhållandena ifall det existerar sexuell dimorfism eller skillnader i beteendet mellan könen. Tillväxthastigheten hos hanar kan öka snabbare jämfört med honor efter en viss storlek, och individer kan byta kön då de når en större storlek.

Signifikanta storleksskillnader mellan könen har noterats i Östersjön, däribland i Polen (Fowler et al. 2013) och norra Östersjön (Forsström et al. 2018) där hanar har observerats vara större än honor. I mitt arbete hittades endast en hona utanför *Z. marina*-ängen vilket gör jämförandet av honornas storlek mellan habitatet orealistiskt, dock i överlag var hanarna större än honorna i hela forskningsområdet. En förklaring till denna storleksskillnad skulle kunna vara aktivitetsskillnaden mellan honor av olika storlek. Zalota et al. (2016) noterade att mindre honor gömde sig under morgonen medan de större var ute och möjligtvis sökte efter föda. Eftersom mjärdarna i denna forskning samlades in vid sen förmiddag kunde det ha lett till att de större honorna inte fångades.

I denna undersökning stämde frekvensdistribution av *R. harrisii* storleken mer eller mindre med det som har observerats i Östersjön (Czerniejewski 2009) och annanstans i världen (Roche & Torchin 2007; Zalota et al. 2016). Maximistorleken (19,8 mm) som hittades i min studie var mindre än det som har hittats annanstans i Östersjön (Turoboyski 1973; Czerniejewski 2009; Forsström et al. 2018), men den var dock större än i sin inhemska utsträckning (Ryan 1956). *R. harrisii* kan nå en storlek på 20 mm under sitt tredje levnadsår (Turoboyski 1973), varvid man kan anta att arten etablerade sig vid Juvik/Lumparn för åtminstone 3 år sedan. Honor mindre än 8 mm hittades inte. Detta kan bero på att honor börjar reproducera först vid en storlek på 8 mm (Turoboyski 1973) och att dessa grunda områden kan vara potentiella reproduktionsområden. Fastän det inte fanns någon signifikant skillnad i storleken hos *R. harrisii* mellan de olika habitatet är histogrammen (fig. 9 och 10) mer skeva mot den större storleken utanför *Z. marina*-

ängen. Nurkse et al. (2015) observerade i ett akvarieexperiment att större *R. harrisii* tillbringade tid vid öppna sandhabitat då konkurrensen var måttlig, och då det inte fanns föda. Detta antogs bero på att de större individerna sökte efter föda medan de mindre gömde sig för att undvika inomartsaggression.

4.3 Människan och *Rhithropanopeus harrisii*

Via bioturbation kan *R. harrisii* omarbeta mjukbottnade sediment och orsaka signifikanta störningar i bottendjursamhällena (Lokko et al. 2018). Bioturbation av krabbor kan leda till frigörelsen av gifter av mänsklig härstamning, så som PAH (polycykliska aromatiska kolväten), till vattenmassan (Qin et al. 2010).

R. harrisii har visats kunna konsumera och passera vidare platspartiklar av varierande storlek som avföring, medan knutna fibrer kan ackumuleras i magen (Torn 2020). I Östersjön har *R. harrisii* hittats i magarna hos flera fiskarter, däribland *Myoxocephalus quadricornis* och den fritids- och kommersiellt viktiga *Perca fluviatilis* (Puntilla-Dodd et al. 2019). Mikroplaster kan möjligtvis överföras upp i trofinivåer då predatorer konsumerar byten (Nelms et al. 2018). Därmed är det möjligt att plastpartiklar konsumerade av *R. harrisii* kan hamna i till exempel oss människor eller andra toppredatorer.

Tillväxten hos juvenila *R. harrisii* har visats korrelera positivt med stigande temperatur då arten växer snabbare och till större storlek, och har därmed högre sannolikhet att överleva i varmare vatten (Forsström et al. 2018). Vattentemperatur har indikerats påverka födoaktiviteten hos *R. harrisii*. *R. harrisii* har visats konsumera fler *Gammarus* sp. då vattnet var varmare (20 °C), medan skillnaden i konsumtionen av *M. balthica* var icke-signifikant (Nurkse et al. 2018). Dock förväntas *M. balthica* lida och bli mer mottaglig för predation då temperaturen stiger (Freitas et al. 2007). Klimatförändringen och det varmare kustvattnet kan också leda till lägre abundans av bottenätande fisk vid de grundare områdena (<6 m), och högre abundans vid djupare vatten (6–20 m) (Snickars et al. 2015). Därmed kan det förväntas att *R. harrisii* kommer att, på grund av en avsaknad i predation, öka i abundans vid de grunda kustområdena.

Salthalten förväntas minska i Östersjön på grund av klimatförändringen, men långsammare än stigningen av temperaturen, vilket kan påverka larvutvecklingen hos *R. harrisii* i norra Östersjön negativt (Holopainen et al. 2016; Forsström et al. 2018). Klimatförändringen förväntas också leda till att mängden bottendjur minskar på grund av den lägre salthalten, och av den ökade predationen då bottenfiskar förflyttar sig till djupare vatten (Snickars et al. 2015). Dessa faktorer kan leda till att *R. harrisii* minskar i abundans i norra Östersjön.

Klimatförändringen kan påverka växtligheten negativt. Skottdensiteten hos *Z. marina* har visats minska under varma förhållanden, och eftersom det är en marin art så förväntas att den får det svårare då salthalten sjunker (Viitasalo 2012). Därmed kan det leda till att *R. harrisii* har ett mindre urval av habitat och skydd, vilket kan orsaka att mängden *R. harrisii* vid de grunda sandbotten habitaterna sjunker.

Meier et al. (2012) uppskattade att en 15–22 % ökning i avrinningsmängden kan ske i Östersjön år 2100. Förlust av *Z. marina* kan då ske på grund av ökad grumlighet i vattnet (Boström et al. 2014). Detta kan leda till att könsfördelningen hos *R. harrisii* längs med de sandbottnade kusterna bli mer skev mot hanar, då fler hanar hittades i detta arbete på botten utan *Z. marina*. Den ökade grumligheten kan dock gynna *R. harrisii* genom att minska risken för att den blir uppäten av vattenfåglar (Kotta & Ojaveer 2012; Kotta et al. 2018) och andra predatorer.

R. harrisii har visats kunna gynna alger genom att konsumera herbivoriska evertebrater, som normalt skulle konsumera algerna, vilket kan leda till att mer långlivade växter tar skada på grund av en ökad algpåväxt (Jormalainen et al. 2016). Därmed kan *R. harrisii* förstärka eutrofieringens effekter.

5. Konklusioner och framtid

Denna studie har visat att mer forskning behövs för att kunna förstå de komplicerade beteenden som den främmande arten *R. harrisii* kan ha i Östersjön. Vid undersökningar av födobeteenden är det viktigt att ha en förståelse hur förberedningen av experimenten, som längden på svältperioden för provdjuren, kan påverka resultaten. Mer information behövs om *R. harrisii* och dess interaktioner med organismer som hittas i olika miljöer. De fåtal forskningar som har undersökt mellanartsinteraktioner hos *R. harrisii* har huvudsakligen berört bottendjur, medan närvaron av andra arter är mindre känd. För att få en bättre förståelse av de möjliga interaktioner och händelser som kan ske under födosökandet måste direkta observationer implementeras, både under laboratorie- och naturliga förhållanden.

Resultaten i detta arbete visar att habitatdiversitet borde beaktas i framtida provtagningar eftersom det kan, till och med i en relativt liten rumslig skala, orsaka märkbara skillnader i populationsstrukturen hos *R. harrisii*, som i sin tur kan påverka ekosystemet och dess födovä. Också de möjliga aktivitetsskillnaderna, som kan uppstå inom arten i olika miljöer och regioner, behöver mer forskning då det kan förklara denna och andra undersökningars resultat. De mer eller mindre orörda grunda sandbotten bör också observeras under en längre tid, både före och efter introduktionen av *R. harrisii*, för att förstå hur arten påverkar och kommer att påverka

dessa värdefulla ekosystem. Effekterna kan vara speciellt förödande i de habitat vars situation har försämrats av mänskligaktiviteter både direkt, via till exempel eutrofiering och utsläpp av gifter, och indirekt, via till exempel klimatförändringen. Närvaron av *R. harrisii* kan både gynnas eller försämrats av klimatförändringen, och därmed behövs det mera forskning i detta område.

6. Etiska noteringar

I slutet av experimentet avlivades alla *R. harrisii* och juvenila *P. flesus* som användes via metoder som minimerade mängden stress. Detta gjordes eftersom *R. harrisii* är en främmande art och enligt Europaparlamentets och rådets förordning (2014) får främmande arter inte avsiktligt släppas ut i miljön. De juvenila *P. flesus* avlivades eftersom en längre transport tillbaka till sin naturliga miljö skulle orsaka onödig stress för fisken.

8. Referenser

- Aagaard, A., Warman, C. G., & Depledge, M. H. (1995). Tidal and seasonal changes in the temporal and spatial distribution of foraging *Carcinus maenas* in the weakly tidal littoral zone of Kerteminde Fjord, Denmark. *Marine Ecology Progress Series*, 122, 165-172.
- Aarnio, K., Sandberg, E., & Bonsdorff, E. (1991). Benthic predation on shallow-water macro-and meiofauna in the Baltic Sea: an experimental comparison between *Pomatoschistus minutus* (Pisces) and *Saduria entomon* (Crustacea). I *Annales Zoologici Fennici*. Finnish Zoological Publishing Board, formed by the Finnish Academy of Sciences, Societas Biologica Fennica Vanamo, Societas pro Fauna et Flora Fennica, and Societas Scientiarum Fennica, 41-48.
- Aarnio, K., & Bonsdorff, E. (1992). Colonization rates and community structure of benthic meiofauna in shallow Baltic archipelago waters. *Aqua Fennica*, 22(1), 71-80.
- Aarnio, K., & Bonsdorff, E. (1993). Seasonal variation in abundance and diet of the sand goby *Pomatoschistus minutus* (Pallas) in a northern Baltic archipelago. *Ophelia*, 37(1), 19-30.
- Aarnio, K., Bonsdorff, E., & Rosenback, N. (1996). Food and feeding habits of juvenile flounder *Platichthys flesus* (L.), and turbot *Scophthalmus maximus* L. in the åland archipelago, northern Baltic Sea. *Journal of Sea Research*, 36(3-4), 311-320.
- Aarnio, K., & Mattila, J. (2000). Predation by juvenile *Platichthys flesus* (L.) on shelled prey species in a bare sand and a drift algae habitat. I *Island, Ocean and Deep-Sea Biology*. Springer, Dordrecht, 347-355.
- Aarnio, K., Törnroos, A., Björklund, C., & Bonsdorff, E. (2015). Food web positioning of a recent coloniser: the North American Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea. *Aquatic Invasions*, 10(4), 399-413.
- Alcaraz, C., Vila-Gispert, A., & García-Berthou, E. (2005). Profiling invasive fish species: the importance of phylogeny and human use. *Diversity and Distributions*, 11(4), 289-298.
- Alhonen, P. (1972). The stages of the Baltic Sea as indicated by the diatom stratigraphy. I *Acta Botanica Fennica*. Societas pro Fauna et Flora Fennica, 12-14.
- Amiel, J. J., Tingley, R., & Shine, R. (2011). Smart moves: effects of relative brain size on establishment success of invasive amphibians and reptiles. *PLoS One*, 6(4), e18277.
- ap Rheinallt, T. (1986). Size selection by the crab *Liocarcinus puber* feeding on mussels *Mytilus edulis* and on shore crabs *Carcinus maenas*: the importance of mechanical factors. *Marine Ecology Progress Series* 29, 45-53.
- Ask, J., Rowe, O., Brugel, S., Strömberg, M., Byström, P., & Andersson, A. (2016). Importance of coastal primary production in the northern Baltic Sea. *Ambio*, 45(6), 635-648.
- AquaNIS. Information system on Aquatic Non-Indigenous and Cryptogenic Species. World Wide Web electronic publication. Version 2.36+. www.corpi.ku.lt/databases/aquanis. (02.01.2020)
- Bacevičius, E., & Gasiūnaitė, Z. R. (2008). Two crab species-Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis* Edw.) and mud crab (*Rhithropanopeus harrisi* (Gould) ssp. *tridentatus* (Maitland) in the Lithuanian coastal waters, Baltic Sea. *Transitional Waters Bulletin*, 2(2), 63-68.

- Barber, S. B. (1961). Chemoreception and thermoreception. *The Physiology of Crustacea*, 2, 109-131.
- Bas, C., Lancia, J. P., Luppi, T., Méndez-Casariego, A., Kittlein, M., & Spivak, E. (2014). Influence of tidal regime, diurnal phase, habitat and season on feeding of an intertidal crab. *Marine Ecology*, 35(3), 319-331.
- Begon, M., Townsend, C. R., & Harper, J. L. (2006). *Ecology from Individuals to Ecosystems (4th edition)*. Blackwell Publishing Ltd, 278-285.
- Bergström, S., & Carlsson, B. (1993). *Hydrology of the Baltic basin: Inflow of fresh water from rivers and land for the period 1950–1990*. SMHI.
- Bick, A., & Burckhardt, R. (1989). First record of *Marenzelleria viridis* (Polychaeta, Spionidae) in the Baltic Sea, with a key to the Spionidae of the Baltic Sea. *Mitteilungen aus dem Zoologischen Museum in Berlin*, 65(2), 237-247.
- Björk, M., Short, F., Mcleod, E., & Beer, S. (2008). Managing seagrasses for resilience to climate change, *IUCN*, 3, 6-55.
- Blank, M., Laine, A. O., Jürss, K., & Bastrop, R. (2008). Molecular identification key based on PCR/RFLP for three polychaete sibling species of the genus *Marenzelleria*, and the species' current distribution in the Baltic Sea. *Helgoland Marine Research*, 62(2), 129.
- Blomqvist, E. (1979). Inventering av makrofytvegetation och makrofauna samt sandens fördelning på två åländska sandbottenområden – Sandö sund, Vårdö och Degersand, Eckerö. *Husö Biologiska Station Forskningsrapport till Ålands Landskapsstyrelse, Ny Serie*, 1, 1-20.
- Bonsdorff, E. (1983). Recovery potential of macrozoobenthos from dredging in shallow brackish waters. I *Oceanologica Acta, Proceedings 17th European Marine Biology Symposium, Brest, France*, 27-32.
- Bonsdorff, E., & Blomqvist, E. M. (1993). Biotic couplings on shallow water soft bottoms—examples from the northern Baltic Sea. *Oceanography and Marine Biology an Annual Review* 31, 153-176.
- Bonsdorff, E., Norkko, A., & Sandberg, E. (1995). Structuring zoobenthos: the importance of predation, siphon cropping and physical disturbance. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 192(1), 125-144.
- Bonsdorff, E., & Pearson, T. H. (1999). Variation in the sublittoral macrozoobenthos of the Baltic Sea along environmental gradients: A functional-group approach. *Australian Journal of Ecology*, 24(4), 312-326.
- Bonsdorff, E. (2006). Zoobenthic diversity-gradients in the Baltic Sea: continuous post-glacial succession in a stressed ecosystem. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 330(1), 383-391.
- Bourdeau, P. E., & O'Connor, N. J. (2003). Predation by the nonindigenous Asian shore crab *Hemigrapsus sanguineus* on macroalgae and molluscs. *Northeastern Naturalist*, 10(3), 319-335.
- Boström, C., Baden, S., Bockelmann, A. C., Dromph, K., Fredriksen, S., Gustafsson, C., ... & Olsen, J. (2014). Distribution, structure and function of Nordic eelgrass (*Zostera marina*)

ecosystems: implications for coastal management and conservation. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 24(3), 410-434.

Callaway, R. M., & Ridenour, W. M. (2004). Novel weapons: invasive success and the evolution of increased competitive ability. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 2(8), 436-443.

Chakravarti, L. J., & Cotton, P. A. (2014). The effects of a competitor on the foraging behaviour of the shore crab *Carcinus maenas*. *PloS One*, 9(4).

Choy, S. C. (1986). Natural diet and feeding habits of the crabs *Liocarcinus puber* and *L. holsatus* (Decapoda, Brachyura, Portunidae). *Marine Ecology Progress Series*, 31(6), 87-99.

Clark, M. E., Wolcott, T. G., Wolcott, D. L., & Hines, A. H. (1999). Foraging and agonistic activity co-occur in free-ranging blue crabs (*Callinectes sapidus*): observation of animals by ultrasonic telemetry. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 233(1), 143-160.

Colautti, R. I., Ricciardi, A., Grigorovich, I. A., & MacIsaac, H. J. (2004). Is invasion success explained by the enemy release hypothesis?. *Ecology Letters*, 7(8), 721-733.

Cox, J. G., & Lima, S. L. (2006). Naiveté and an aquatic–terrestrial dichotomy in the effects of introduced predators. *Trends in Ecology & Evolution*, 21(12), 674-680.

Cronin, T. W. (1982). Estuarine retention of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 15(2), 207-220.

Cronin, T. W., & Forward Jr, R. B. (1980). The effects of starvation on phototaxis and swimming of larvae of the crab *Rhithropanopeus harrisi*. *The Biological Bulletin*, 158(3), 283-294.

Czerniejewski, P. (2009). Some aspects of population biology of the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the Odra estuary, Poland. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 38(4), 49-62.

Dahl, K., Josefson, A. B., Göke, C., Christensen, J. P. A., Hansen, J. L., Markager, S., ... & Krämer, I. (2013). Climate Change Impacts on Marine Biodiversity and Habitats in the Baltic Sea—and Possible Human Adaptations. *Coastline Reports*, 1, 1-34.

Danovaro, R., Gambi, C., & Mirto, S. (2002). Meiofaunal production and energy transfer efficiency in a seagrass *Posidonia oceanica* bed in the western Mediterranean. *Marine Ecology Progress Series*, 234, 95-104.

De Groot, S. J. (1971). On the interrelationships between morphology of the alimentary tract, food and feeding behaviour in flatfishes (Pisces: Pleuronectiformes). *Netherlands Journal of Sea Research*, 5(2), 121-196.

De Vlas, J. (1981). On cropping and being cropped: the regeneration of body parts by benthic organisms. I *Feeding and Survival Strategies of Estuarine Organisms*. Springer, Boston, MA, 173-177.

Dick, J. T., Armstrong, M., Clarke, H. C., Farnsworth, K. D., Hatcher, M. J., Ennis, M., ... & Dunn, A. M. (2010). Parasitism may enhance rather than reduce the predatory impact of an invader. *Biology Letters*, 6(5), 636-638.

- Do, V. T., de Montaudouin, X., Blanchet, H., & Lavesque, N. (2012). Seagrass burial by dredged sediments: Benthic community alteration, secondary production loss, biotic index reaction and recovery possibility. *Marine Pollution Bulletin*, 64(11), 2340-2350.
- du Preez, H. H. (1984). Molluscan predation by *Ovalipes punctatus* (De Haan)(Crustacea: Brachyura: Portunidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 84(1), 55-71.
- Duncan, R. P., Blackburn, T. M., & Sol, D. (2003). The ecology of bird introductions. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 34(1), 71-98.
- Elmgren, R. & Hill, C. (1997). Ecosystem function at low biodiversity—the Baltic example. *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*, 319-336.
- Elnor, R. W., & Hughes, R. N. (1978). Energy maximization in the diet of the shore crab, *Carcinus maenas*. *The Journal of Animal Ecology*, 103-116.
- Europaparlamentets och rådets direktiv 2008/56/EG av den 17 juni 2008 om upprättande av en ram för gemenskapens åtgärder på havsmiljöpolitikens område (Ramdirektiv om en marin strategi), *Europeiska Unionens Officiella Tidning*, 164, 36-37.
- Europaparlamentets och rådets förordning (EU) nr 1143/2014 av den 22 oktober 2014 om förebyggande och hantering av introduktion och spridning av invasiva främmande arter, *Europeiska Unionens Officiella Tidning*, 317, 35-55.
- Engström, L. (2018). Kartering och habitatklassificering av undervattensmiljön i Lumparn. *Husö Biologiska Station Forskningsrapport till Ålands Landskapsstyrelse*, Ny Serie, 152, 1-39.
- Evrard, V., Huettel, M., Cook, P. L., Soetaert, K., Heip, C. H., & Middelburg, J. J. (2012). Importance of phytodetritus and microphytobenthos for heterotrophs in a shallow subtidal sandy sediment. *Marine Ecology Progress Series*, 455, 13-31.
- Ezhova, E., Żmudziński, L. & Maciejewska, K. 2005. Long-term trends in the macrozoobenthos of the Vistula Lagoon, southeastern Baltic Sea. Species composition and biomass distribution. *Bulletin of the Sea Fisheries Institute*, 1 (164), 55-73.
- Forsström, T., Fowler, A. E., Manninen, I., & Vesakoski, O. (2015). An introduced species meets the local fauna: predatory behavior of the crab *Rhithropanopeus harrisii* in the Northern Baltic Sea. *Biological Invasions*, 17(9), 2729-2741.
- Forsström, T., Vesakoski, O., Riipinen, K., & Fowler, A. E. (2018). Post-invasion demography and persistence of a novel functional species in an estuarine system. *Biological Invasions*, 20(11), 3331-3345.
- Fowler, A. E., Forsström, T., von Numers, M., & Vesakoski, O. (2013). The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology. *Aquatic Invasions*, 8(1).
- Fratini, S., Cannicci, S., Abincha, L. M., & Vannini, M. (2000). Feeding, temporal, and spatial preferences of *Metopograpsus thukuhar* (Decapoda; Grapsidae): An opportunistic mangrove dweller. *Journal of Crustacean Biology*, 20(2), 326-333.
- Freire, J. (1996). Feeding ecology of *Liocarcinus depurator* (Decapoda: Portunidae) in the Ria de Arousa (Galicia, north-west Spain): effects of habitat, season and life history. *Marine Biology*, 126(2), 297-311.

- Freitas, V., Campos, J., Fonds, M., & Van der Veer, H. W. (2007). Potential impact of temperature change on epibenthic predator–bivalve prey interactions in temperate estuaries. *Journal of Thermal Biology*, 32(6), 328-340.
- Gagnon, K., & Boström, C. (2016). Habitat expansion of the Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea: potential consequences for the eelgrass food web. *BioInvasions Record*, 5(2).
- Gambi, M. C., Nowell, A. R., & Jumars, P. A. (1990). Flume observations on flow dynamics in *Zostera marina* (eelgrass) beds. *Marine Ecology Progress Series*, 61(1), 159-169.
- Gehrels, H., Knysh, K. M., Boudreau, M., Thériault, M. H., Courtenay, S. C., Cox, R., & Quijón, P. A. (2016). Hide and seek: habitat-mediated interactions between European green crabs and native mud crabs in Atlantic Canada. *Marine Biology*, 163(7), 152.
- Gheskiere, T., Vincx, M., Weslawski, J. M., Scapini, F., & Degraer, S. (2005). Meiofauna as descriptor of tourism-induced changes at sandy beaches. *Marine Environmental Research*, 60(2), 245-265.
- Gherardi, F., Messana, G., Ugolini, A., & Vannini, M. (1988). Studies on the locomotor activity of the freshwater crab, *Potamon fluviatile*. *Hydrobiologia*, 169(2), 241-250.
- Gurevitch, J., & Padilla, D. K. (2004). Are invasive species a major cause of extinctions?. *Trends in Ecology & Evolution*, 19(9), 470-474.
- Gjershaug, J. O., Rusch, G. M., Öberg, S., & Qvenild, M. (2008). Alien species and climate change in Norway. *NINA Rapport*, 468, 1-62.
- Gollasch, S., & Leppäkoski, E. (1999). *Initial risk assessment of alien species in Nordic coastal waters*. Nordic Council of Ministers, 11.
- Gould, A. A. (1841). Crustacea. I *Report on the invertebrata of Massachusetts: comprising the Mollusca, Crustacea, Annelida, and Radiata*. Folsom, Wells, and Thurston, printers. 321-341.
- Grahame, J., Vernberg, F. J., & Vernberg, W. B. (1983). Adaptive aspects of feeding mechanisms. *Environmental Adaptations*, 8, 65-107.
- Grosholz, E. D., & Ruiz, G. M. (1996). Predicting the impact of introduced marine species: lessons from the multiple invasions of the European green crab *Carcinus maenas*. *Biological Conservation*, 78(1-2), 59-66.
- Grosholz, E. D., & Wells, E. H. (2016). 12 Evolutionary Novelty and the Behaviour of Introduced Predators. I *Biological Invasions and Animal Behaviour*. Cambridge University Press, 199-217.
- Grzelak, K., & Kuklinski, P. (2010). Benthic assemblages associated with rocks in a brackish environment of the southern Baltic Sea. *Journal of the Marine Biological Association of the United Kingdom*, 90(1), 115-124.
- Gullström, M., Bodin, M., Nilsson, P. G., & Öhman, M. C. (2008). Seagrass structural complexity and landscape configuration as determinants of tropical fish assemblage composition. *Marine Ecology Progress Series*, 363, 241-255.
- Hamilton, P. V. (1976). Predation on *Littorina irrorata* (Mollusca: Gastropoda) by *Callinectes sapidus* (Crustacea: Portunidae). *Bulletin of Marine Science*, 26(3), 403-409.

- Hazlett, B. A. (2010). Chemical cues and reducing the risk of predation. I *Chemical communication in crustaceans*. Springer, New York, NY, 355-370
- Hegele-Drywa, J., & Normant, M. (2009). Feeding ecology of the American crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea, Decapoda) in the coastal waters of the Baltic Sea. *Oceanologia*, 51(3), 361-375.
- Hegele-Drywa, J., Normant, M., Szwarc, B., & Podłuska, A. (2014). Population structure, morphometry and individual condition of the non-native crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841), a recent coloniser of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 56(4), 805-824.
- Heger, T., Pahl, A. T., Botta-Dukát, Z., Gherardi, F., Hoppe, C., Hoste, I., ... & Kollmann, J. (2013). Conceptual frameworks and methods for advancing invasion ecology. *Ambio*, 42(5), 527-540.
- Hines, A. H., Lipcius, R. N., & Haddon, A. M. (1987). Population dynamics and habitat partitioning by size, sex, and molt stage of blue crabs *Callinectes sapidus* in a subestuary of central Chesapeake Bay. *Marine Ecology Progress Series*, 36(1), 55-64.
- Hines, A. H., Posey, M. H., & Haddon, P. J. (1989). Effects of adult suspension- and deposit-feeding bivalves on recruitment of estuarine infauna. *Veliger*, 32(2), 109-119.
- Hines, A. H., & Ruiz, G. M. (1995). Temporal variation in juvenile blue crab mortality: nearshore shallows and cannibalism in Chesapeake Bay. *Bulletin of Marine Science*, 57(3), 884-901.
- Holopainen, R., Lehtiniemi, M., Meier, H. M., Albertsson, J., Gorokhova, E., Kotta, J., & Viitasalo, M. (2016). Impacts of changing climate on the non-indigenous invertebrates in the northern Baltic Sea by end of the twenty-first century. *Biological Invasions*, 18(10), 3015-3032.
- Hughes, R. N. (1989). Foraging behaviour of a tropical crab: *Ozius verreauxii*. *Proceedings of the Royal Society of London. B. Biological Sciences*, 237(1287), 201-212.
- Hughes, R. N., & Seed, R. (1995). Behavioural mechanisms of prey selection in crabs. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 193(1-2), 225-238.
- Iseda, M., Otani, M., & Kimura, T. (2007). First record of an introduced crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Brachyura: Panopeidae) in Japan. *Japanese Journal of Benthology*, 62, 39-44.
- Janas, U., & Kendzierska, H. (2014). Benthic non-indigenous species among indigenous species and their habitat preferences in Puck Bay (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 56(3), 603-628.
- Jormalainen, V., Gagnon, K., Sjöroos, J., & Rothäusler, E. (2016). The invasive mud crab enforces a major shift in a rocky littoral invertebrate community of the Baltic Sea. *Biological Invasions*, 18(5), 1409-1419.
- Juanes, F. (1992). Why do decapod crustaceans prefer small-sized molluscan prey?. *Marine Ecology-Progress Series*, 87, 239-239.
- Jubb, C. A., Hughes, R. N., & Ap Rheinallt, T. (1983). Behavioural mechanisms of size-selection by crabs, *Carcinus maenas* (L.) feeding on mussels, *Mytilus edulis* L. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 66(1), 81-87.

- Jänes, H., Kotta, J., & Herkül, K. (2015). High fecundity and predation pressure of the invasive *Gammarus tigrinus* cause decline of indigenous gammarids. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 165, 185-189.
- Kaiser, M. J., Hughes, R. N., & Gibson, R. N. (1993). Factors affecting diet selection in the shore crab, *Carcinus maenus* (L.). *Animal Behaviour*, 45(1), 83-92.
- Kam, Y., Schlöder, C., Roche, D. G., & Torchin, M. E. (2011). The Iraqi crab, *Elamenopsis kempfi* in the Panama Canal: distribution, abundance and interactions with the exotic North American crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *Aquatic Invasions*, 6(3), 339-345.
- Karatayev, A. Y., Burlakova, L. E., Padilla, D. K., Mastitsky, S. E., & Olenin, S. (2009). Invaders are not a random selection of species. *Biological Invasions*, 11(9).
- Kautsky, L., & Kautsky, N. (2000). The baltic sea, including bothnian sea and bothnian bay. *Seas at the Millennium: an Environmental Evaluation*, 1, 121-133.
- Kidawa, A., Markowska, M., & Rakusa-Suszczewski, S. (2004). Chemosensory behaviour in the mud crab, *Rhithropanopeus harrisi tridentatus* from Martwa Wisla estuary (Gdansk Bay, Baltic Sea). *Crustaceana*, 897-908.
- Koch, E. W. (2001). Beyond light: physical, geological, and geochemical parameters as possible submersed aquatic vegetation habitat requirements. *Estuaries*, 24(1), 1-17.
- Kont, A., Jaagus, J., & Aunap, R. (2003). Climate change scenarios and the effect of sea-level rise for Estonia. *Global and Planetary Change*, 36(1-2), 1-15.
- Kotta, J., & Ojaveer, H. (2012). Rapid establishment of the alien crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in the Gulf of Riga. *Estonian Journal of Ecology*, 61(4), 293.
- Kotta, J., Wernberg, T., Jänes, H., Kotta, I., Nurkse, K., Pärnoja, M., & Orav-Kotta, H. (2018). Novel crab predator causes marine ecosystem regime shift. *Scientific Reports*, 8(1), 4956.
- Kruk-Dowgiałło, L., & Szaniawska, A. (2008). Gulf of Gdańsk and Puck Bay. I *Ecology of Baltic Coastal Waters*, Springer, 139-165.
- Leppäkoski, E., & Olenin, S. (2000). Non-native species and rates of spread: lessons from the brackish Baltic Sea. *Biological Invasions*, 2(2), 151-163.
- Lokko, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H., Nurkse, K., & Pärnoja, M. (2018). Introduction of a functionally novel consumer to a low diversity system: effects of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi* on meiobenthos. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 201, 132-139.
- Luppi, T., Bas, C., Casariego, A. M., Albano, M., Lancia, J., Kittlein, M., ... & Iribarne, O. (2013). The influence of habitat, season and tidal regime in the activity of the intertidal crab *Neohelice* (= *Chasmagnathus*) *granulata*. *Helgoland Marine Research*, 67(1), 1.
- Mack, R. N., Simberloff, D., Mark Lonsdale, W., Evans, H., Clout, M., & Bazzaz, F. A. (2000). Biotic invasions: causes, epidemiology, global consequences, and control. *Ecological Applications*, 10(3), 689-710.
- Martinsson, J., & Nissling, A. (2011). Nursery area utilization by turbot (*Psetta maxima*) and flounder (*Platichthys flesus*) at Gotland, central Baltic Sea. *Boreal Environment Research*, 16(1), 60-70.

- Mattila, J., & Bonsdorff, E. (1998). Predation by juvenile flounder (*Platichthys flesus* L.): a test of prey vulnerability, predator preference, switching behaviour and functional response. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 227(2), 221-236.
- McDonald, P. S., Jensen, G. C., & Armstrong, D. A. (2001). The competitive and predatory impacts of the nonindigenous crab *Carcinus maenas* (L.) on early benthic phase Dungeness crab *Cancer magister* Dana. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 258(1), 39-54.
- McLachlan, A., & Defeo, O. (2017). *The ecology of sandy shores*. Academic Press, 70-72.
- Meier, H. E. M., Hordoir, R., Andersson, H. C., Dieterich, C., Eilola, K., Gustafsson, B. G., ... & Schimanke, S. (2012). Modeling the combined impact of changing climate and changing nutrient loads on the Baltic Sea environment in an ensemble of transient simulations for 1961–2099. *Climate Dynamics*, 39(9-10), 2421-2441.
- Milke, L. M., & Kennedy, V. S. (2001). Mud crabs (Xanthidae) in Chesapeake Bay: claw characteristics and predation on epifaunal bivalves. *Invertebrate Biology*, 120(1), 67-77.
- Miller, R. J. (1990). Effectiveness of crab and lobster traps. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 47(6), 1228-1251.
- Moksnes, P. O. (2004). Self-regulating mechanisms in cannibalistic populations of juvenile shore crabs *Carcinus maenas*. *Ecology*, 85(5), 1343-1354.
- Momigliano, P., Denys, G. P., Jokinen, H., & Merilä, J. (2018). *Platichthys solemdali* sp. nov. (Actinopterygii, Pleuronectiformes): a new flounder species from the Baltic Sea. *Frontiers in Marine Science*, 5, 225.
- Morgan, S. G. (1990). Impact of planktivorous fishes on dispersal, hatching, and morphology of estuarine crab larvae. *Ecology*, 71(5), 1639-1652.
- Moore, J. W., & Moore, I. A. (1976). The basis of food selection in some estuarine fishes. Eels, *Anguilla anguilla* (L.), whiting, *Merlangius merlangus* (L.), sprat, *Sprattus sprattus* (L.) and stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Journal of Fish Biology*, 9(5), 375-390.
- Moore, J. (2002). Parasites and the behavior of animals. *Oxford University Press on Demand*, 135-136.
- Moss, B., Kosten, S., Meerhoff, M., Battarbee, R. W., Jeppesen, E., Mazzeo, N., ... & Paerl, H. (2011). Allied attack: climate change and eutrophication. *Inland Waters*, 1(2), 101-105.
- Mustamäki, N., & Mattila, J. (2015). Structural changes in three coastal fish assemblages in the northern Baltic Sea archipelago. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 164, 408-417.
- Mustamäki, N., Jokinen, H., Scheinin, M., Bonsdorff, E., & Mattila, J. (2015). Seasonal small-scale variation in distribution among depth zones in a coastal Baltic Sea fish assemblage. *ICES Journal of Marine Science*, 72(8), 2374-2384.
- Möller, T., Kotta, J., & Martin, G. (2014). Spatiotemporal variability in the eelgrass *Zostera marina* L. in the north-eastern Baltic Sea: canopy structure and associated macrophyte and invertebrate communities. *Estonian Journal of Ecology*, 63(2).
- Niemivuo-Lahti, J. (2012). Kansallinen vieraslajistrategia. *Maa- ja metsätalousministeriö, Helsinki*. 11-102. (på finska).

- Nissling, A., Jacobsson, M., & Hallberg, N. (2007). Feeding ecology of juvenile turbot *Scophthalmus maximus* and flounder *Pleuronectes flesus* at Gotland, Central Baltic Sea. *Journal of Fish Biology*, 70(6), 1877-1897.
- Nelms, S. E., Galloway, T. S., Godley, B. J., Jarvis, D. S., & Lindeque, P. K. (2018). Investigating microplastic trophic transfer in marine top predators. *Environmental Pollution*, 238, 999-1007.
- Nordström, M., & Booth, D. M. (2007). Drift algae reduce foraging efficiency of juvenile flatfish. *Journal of Sea Research*, 58(4), 335-341.
- Normant, M., Miernik, J., & Szaniawska, A. (2004). Remarks on the morphology and the life cycle of *Rhithropanopeus harrisi* ssp *tridentatus* (maitland) from the dead Vistula River. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 33(4), 93-102.
- Novak, M. (2004). Diurnal activity in a group of Gulf of Maine decapods. *Crustaceana*, 77(5), 603-620.
- Nurkse, K., Kotta, J., Orav-Kotta, H., Pärnoja, M., & Kuprijanov, I. (2015). Laboratory analysis of the habitat occupancy of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in an invaded ecosystem: the north-eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 154, 152-157.
- Nurkse, K., Kotta, J., Rätsep, M., Kotta, I., & Kreitsberg, R. (2018). Experimental evaluation of the effects of the novel predators, round goby and mud crab on benthic invertebrates in the Gulf of Riga, Baltic Sea. *Journal of The Marine Biological Association of The United Kingdom*, 98(1), 25-31.
- Odum, W. E., & Heald, E. J. (1972). Trophic analyses of an estuarine mangrove community. *Bulletin of Marine Science*, 22(3), 671-738.
- Ojaveer, H., Jaanus, A., MacKenzie, B. R., Martin, G., Olenin, S., Radziejewska, T., ... & Zaiko, A. (2010). Status of biodiversity in the Baltic Sea. *PLoS One*, 5(9), e12467.
- Olafsson, E. B. (1989). Contrasting influences of suspension-feeding and deposit-feeding populations of *Macoma balthica* on infaunal recruitment. *Marine Ecology Progress Series. Oldendorf*, 55(2), 171-179.
- Olenin, S., & Leppäkoski, E. (1999). Non-native animals in the Baltic Sea: alteration of benthic habitats in coastal inlets and lagoons. *Hydrobiologia*, 393, 233-243.
- Orr, K. K., Wilding, T. A., Horstmeyer, L., Weigl, S., & Heymans, J. J. (2014). Detached macroalgae: its importance to inshore sandy beach fauna. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 150, 125-135.
- Outinen, O., Forsström, T., Yli-Rosti, J., Vesakoski, O., & Lehtiniemi, M. (2019). Monitoring of sessile and mobile epifauna—Considerations for non-indigenous species. *Marine Pollution Bulletin*, 141, 332-342.
- Paine, R. T. (1966). Food web complexity and species diversity. *The American Naturalist*, 100(910), 65-75.
- Pearson, W. H., Sugarman, P. C., Woodruff, D. L., & Olla, B. L. (1979). Thresholds for detection and feeding behavior in the Dungeness crab, *Cancer magister* (Dana). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 39(1), 65-78.

- Petersen, C. (2006). Range expansion in the northeast Pacific by an estuary mud crab—a molecular study. *Biological Invasions*, 8(4), 565-576.
- Philippart, C. J., van Aken, H. M., Beukema, J. J., Bos, O. G., Cadée, G. C., & Dekker, R. (2003). Climate-related changes in recruitment of the bivalve *Macoma balthica*. *Limnology and Oceanography*, 48(6), 2171-2185.
- Pinkster, S., Smit, H., & Jong, N. B. D. (1977). The introduction of the alien amphipod *Gammarus tigrinus* Sexton, 1939, in the Netherlands and its competition with indigenous species. *Crustaceana. Supplement*, 91-105.
- Poon, D. Y., Chan, B. K., & Williams, G. A. (2010). Spatial and temporal variation in diets of the crabs *Metopograpsus frontalis* (Grapsidae) and *Perisesarma bidens* (Sesarmidae): implications for mangrove food webs. *Hydrobiologia*, 638(1), 29-40.
- Powilleit, M., Kleine, J., & Leuchs, H. (2006). Impacts of experimental dredged material disposal on a shallow, sublittoral macrofauna community in Mecklenburg Bay (western Baltic Sea). *Marine Pollution Bulletin*, 52(4), 386-396.
- <https://punainenkirja.laji.fi/> (10.08.2019)
- Puntila, R. (2016). Trophic interactions and impacts of non-indigenous species in Baltic Sea coastal ecosystems. *University of Helsinki, Helsinki*.
- Puntila-Dodd, R., Loisa, O., Riipinen, K., & Fowler, A. E. (2019). A taste for aliens: contribution of a novel prey item to native fishes' diet. *Biological Invasions*, 21(9), 2907-2917.
- Qin, X., Sun, H., Wang, C., Yu, Y., & Sun, T. (2010). Impacts of crab bioturbation on the fate of polycyclic aromatic hydrocarbons in sediment from the Beitang estuary of Tianjin, China. *Environmental Toxicology and Chemistry*, 29(6), 1248-1255.
- Quinn, B. K., Boudreau, M. R., & Hamilton, D. J. (2012). Inter-and intraspecific interactions among green crabs (*Carcinus maenas*) and whelks (*Nucella lapillus*) foraging on blue mussels (*Mytilus edulis*). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 412, 117-125.
- Radziejewska, T., Kotta, J., & Kotwicki, L. (2017). Sandy coasts. I *Biological Oceanography of the Baltic Sea, Springer, Dordrecht*, 457-482
- Ramsay, K., Kaiser, M. J., & Hughes, R. N. (1997). A field study of intraspecific competition for food in hermit crabs (*Pagurus bernhardus*). *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 44(2), 213-220.
- Ricciardi, A., Hoopes, M. F., Marchetti, M. P., & Lockwood, J. L. (2013). Progress toward understanding the ecological impacts of non-native species. *Ecological Monographs*, 83(3), 263-282
- Riipinen, K., Mikkola, S., Ahola, M. K., Aalto, M. M., Olkinuora, A., & Vesakoski, O. (2017). Habitat selection of the mud crab *Rhithropanopeus harrisii* in its newly invaded range. *Aquatic Invasions*.
- Roche, D. (2009). Discovery, distribution, and eradication potential of the introduced mud crab, *Rhithropanopeus harrisii*, in the Panama Canal (Doctoral dissertation, McGill University).

- Roche, D. G., & Torchin, M. E. (2007). Established population of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi* (Gould 1841)(Crustacea: Brachyura: Xanthidae) in the Panama Canal. *Aquatic Invasions*.
- Roche, D. G., Torchin, M. E., Leung, B., & Binning, S. A. (2009). Localized invasion of the North American Harris mud crab, *Rhithropanopeus harrisi*, in the Panama Canal: implications for eradication and spread. *Biological Invasions*, 11(4), 983-993.
- Rodrigues, M. A., & D'Incao, F. (2015). Abundance and biometric relations of the invader crab *Rhithropanopeus harrisi* on the Patos Lagoon estuary, Rio Grande do Sul, Brazil. *Boletim do Museu de Biologia Mello Leitão*, 37(2), 219-232.
- Roudez, R. J., Glover, T., & Weis, J. S. (2008). Learning in an invasive and a native predatory crab. *Biological Invasions*, 10(8), 1191-1196.
- Rumohr, H., Bonsdorff, E., & Pearson, T. H. (1996). Zoobenthic succession in Baltic sedimentary habitats. *Archive of Fishery and Marine Research*, 44, 179-214.
- Ryan, E. P. (1956). Observations on the life histories and the distribution of the Xanthidae (mud crabs) of Chesapeake Bay. *American Midland Naturalist*, 56(1), 138-162.
- Ryer, C. H. (1987). Temporal patterns of feeding by blue crabs (*Callinectes sapidus*) in a tidal-marsh creek and adjacent seagrass meadow in the lower Chesapeake Bay. *Estuaries*, 10(2), 136-140.
- Salmon, M. (1971). Signal characteristics and acoustic detection by the fiddler crabs, *Uca rapax* and *Uca pugilator*. *Physiological Zoology*, 44(4), 210-224.
- Sant'Anna, B. S., Andrade, D. R., Watanabe, T. T., & Hattori, G. Y. (2014). Behavioral repertoire and substrate choice of the freshwater crab *Dilocarcinus pagei* Stimpson, 1861 (Decapoda, Trichodactylidae). *Global Diversity, Behavior and Environmental Threats*, 57-73.
- Sargent, L. W., Baldrige, A. K., Vega-Ross, M., Towle, K. M., & Lodge, D. M. (2014). A trematode parasite alters growth, feeding behavior, and demographic success of invasive rusty crayfish (*Orconectes rusticus*). *Oecologia*, 175(3), 947-958.
- Schagerström, E. (2015). On the endemic *Fucus radicans* in the Baltic Sea. *Doctoral dissertation, Department of Ecology, Environment and Plant Sciences, Stockholm University*.
- Schagerström, E., & Kautsky, L. (2016). Despite marine traits, the endemic *Fucus radicans* (Phaeophyceae) is restricted to the brackish Baltic Sea. *European Journal of Phycology*, 51(4), 378-386.
- Schaum, C. E., Batty, R., & Last, K. S. (2013). Smelling danger—alarm cue responses in the polychaete *Nereis (Hediste) diversicolor* (Müller, 1776) to potential fish predation. *PloS One*, 8(10).
- Short, F. T., Koch, E. W., Creed, J. C., Magalhaes, K. M., Fernandez, E., & Gaeckle, J. L. (2006). SeagrassNet monitoring across the Americas: case studies of seagrass decline. *Marine Ecology*, 27(4), 277-289.
- Sih, A., Bolnick, D. I., Luttbeg, B., Orrock, J. L., Peacor, S. D., Pintor, L. M., ... & Vonesh, J. R. (2010). Predator–prey naïveté, antipredator behavior, and the ecology of predator invasions. *Oikos*, 119(4), 610-621.

- Skinner, D. G., & Hill, B. J. (1986). Catch rate and emergence of male and female spanner crabs (*Ranina ranina*) in Australia. *Marine Biology*, 91(4), 461-465.
- Skov, H. (2011). Waterbird populations and pressures in the Baltic Sea. *Nordic Council of Ministers*, 550, 38-59.
- Smallegange, I. M., Van Der Meer, J., & Kurvers, R. H. (2006). Disentangling interference competition from exploitative competition in a crab–bivalve system using a novel experimental approach. *Oikos*, 113(1), 157-167.
- Snickars, M., Weigel, B., & Bonsdorff, E. (2015). Impact of eutrophication and climate change on fish and zoobenthos in coastal waters of the Baltic Sea. *Marine Biology*, 162(1), 141-151.
- Sol, D., & Lefebvre, L. (2000). Behavioural flexibility predicts invasion success in birds introduced to New Zealand. *Oikos*, 90(3), 599-605.
- Sol, D., Bacher, S., Reader, S. M., & Lefebvre, L. (2008). Brain size predicts the success of mammal species introduced into novel environments. *The American Naturalist*, 172(S1), S63-S71.
- Sol, D., Griffin, A. S., Bartomeus, I., & Boyce, H. (2011). Exploring or avoiding novel food resources? The novelty conflict in an invasive bird. *PLoS One*, 6(5), e19535.
- Sonntag, N., Garthe, S., & Adler, S. (2009). A freshwater species wintering in a brackish environment: Habitat selection and diet of Slavonian grebes in the southern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science*, 84(2), 186-194.
- Stillman, J. H., & Barnwell, F. H. (2004). Relationship of daily and circatidal activity rhythms of the fiddler crab, *Uca princeps*, to the harmonic structure of semidiurnal and mixed tides. *Marine Biology*, 144(3), 473-482.
- Stone, R. P., & O'Clair, C. E. (2001). Seasonal movements and distribution of Dungeness crabs *Cancer magister* in a glacial southeastern Alaska estuary. *Marine Ecology Progress Series*, 214, 167-176.
- Svensson, N. B. (1993). Lumparn Bay: A meteorite impact crater in the Åland Archipelago, Southwest Finland. *Meteoritics*, 28.
- Tallqvist, M., Sandberg-Kilpi, E., & Bonsdorff, E. (1999). Juvenile flounder, *Platichthys flesus* (L.), under hypoxia: effects on tolerance, ventilation rate and predation efficiency. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 242(1), 75-93.
- Tallqvist, M. (2001). Burrowing behaviour of the Baltic clam *Macoma balthica*: effects of sediment type, hypoxia and predator presence. *Marine Ecology Progress Series*, 212, 183-191.
- Tanner, C. J., Salati, G. D., & Jackson, A. L. (2011). Feeding and non-feeding aggression can be induced in invasive shore crabs by altering food distribution. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 65(2), 249-256.
- Torn, K. (2020). Microplastics uptake and accumulation in the digestive system of the mud crab *Rhithropanopeus harrisi*. *Proceedings of the Estonian Academy of Sciences*, 69(1), 35-42.
- Turoboyski, K. (1973). Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology*, 23(4), 303-313.

- Vaitkus, G. (1999). Spatial dynamics of wintering seabird populations in the Baltic proper: a review of factors and adaptations. *Acta Zoologica Lituanica*, 9(1), 126-141.
- Viitasalo, M. (2012). Impact of climate change on biology of the Baltic Sea. I *From the Earth's Core to Outer Space*. Springer, Berlin, Heidelberg. 171-184
- Vesakoski, O., Merilaita, S., & Jormalainen, V. (2008). Reckless males, rational females: dynamic trade-off between food and shelter in the marine isopod *Idotea balthica*. *Behavioural Processes*, 79(3), 175-181.
- Voipio, A. (Ed.). (1981). *The Baltic Sea*. Elsevier, 30, 232-234.
- Wale, M. A., Simpson, S. D., & Radford, A. N. (2013). Noise negatively affects foraging and antipredator behaviour in shore crabs. *Animal Behaviour*, 86(1), 111-118.
- Wenner, A. M. (1972). Sex ratio as a function of size in marine Crustacea. *The American Naturalist*, 106(949), 321-350.
- Wolff, W. J. (2005). Non-indigenous marine and estuarine species in The Netherlands. *Nationaal Natuurhistorisch Museum*. 71.
- Wright, T. F., Eberhard, J. R., Hobson, E. A., Avery, M. L., & Russello, M. A. (2010). Behavioral flexibility and species invasions: the adaptive flexibility hypothesis. *Ethology Ecology & Evolution*, 22(4), 393-404.
- Zaiko, A., & Olenin, S. (2004). Impact of invasive benthic crustaceans on the resuspension of bottom sediments: an experimental study approach. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 33(3), 99-110.
- Zaiko, A., Olenin, S., Daunys, D., & Nalepa, T. (2007). Vulnerability of benthic habitats to the aquatic invasive species. *Biological Invasions*, 9(6), 703-714.
- Zalota, A. K., Spiridonov, V. A., & Kolyuchkina, G. A. (2016). In situ observations and census of invasive mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Crustacea: Decapoda: Panopeidae) applied in the Black Sea and the Sea of Azov. *Arthropoda Selecta*, 25(1), 39-62.