



Temperaturberoende beteendevariation hos  
slamkrabban *Rhithropanopeus harrisii* och dess  
konsekvenser för artens invasionspotential

Carolina Clayhills  
Pro gradu-avhandling  
Miljö- och marinbiologi  
Fakulteten för naturvetenskaper och teknik  
Åbo Akademi  
Handledare: Kai Lindström & Markus Öst  
Maj 2023

## Abstrakt

Personlighet innebär att en individs beteenden är konsekventa över tid och sammanhang. Eftersom personlighet påverkar furagering, reproduktion, undvikande av predatorer och andra beteenden som är relevanta angående djurs dispersionsframgång, kan selektion för vissa personlighetstyper ske mellan disperserande och icke-disperserande individer. Därför hittas ofta skillnader i personlighet mellan kärn- och randpopulationer. Skillnaderna mellan populationstyperna är kontextberoende och selektionen sker cykliskt vilket ökar dispersionsframgången. Temperatur har en kraftig effekt på växelvarma djurs beteende och därmed kan klimatförändringen påverka främmande arters invasionsförmåga. I denna avhandling studerades ifall den invasiva slamkrabban (*Rhithropanopeus harrisi*) uppvisar personlighet och ifall det finns skillnader i beteende mellan kärn- och randpopulationer och huruvida deras beteende påverkas av temperatur. Slamkrabbor samlades in från fyra populationer i sydvästra Finland, av vilka två var kärnpopulationer och två var randpopulationer. Personlighetsdragen djärvhet, aktivitet, utforskningsbenägenhet och socialitet studerades i akvarieexperiment i två olika temperaturbehandlingar, 15 °C respektive 25 °C och filmades med videokamera. Krabbornas storlek mättes i början och slutet av studien. Personlighetsdragen visade sig vara konsekventa, alltså uppvisar slamkrabban personlighet. Krabborna i den varma temperaturen hade en högre tillväxt än krabborna i den kalla. En tydlig skillnad i tillväxten fanns mellan populationstyperna i den kalla temperaturen då randpopulationerna hade en uppenbart större tillväxt än kärnpopulationerna. Den ökade temperaturen ökade också krabbornas aktivitet och utforskningsbenägenhet och effekten påverkades av krabbornas storlek då större krabbor var mer aktiva och utforskningsbenägna än små krabbor. Gällande aktivitet spelade också populationstypen en roll då speciellt stora krabborna ur randpopulationerna var mer aktiva än krabborna av motsvarande storlek ur kärnpopulationerna. Större krabbor var också djärvare än små krabbor. Att skillnaderna mellan populationstyperna inte var uppenbara kan bero på att arten ännu är i ett tidigt stadium av invasionen. Dock pekar resultaten på att selektion för specifika fenotypiska egenskaper sker mellan kärn- och randpopulationerna, vilket betyder att skillnaderna kan öka med tiden. Studiens huvudresultat tyder på att ett varmare klimat kan accelerera slamkrabbans invasionspotential.

**Nyckelord:** främmande art, slamkrabba, invasiv, personlighet, beteende, dispersion, randpopulation, kärnpopulation, djärvhet, aktivitet, utforskningsbenägenhet, socialitet

## Abstract

Personality implicates that an individual's behaviours are consistent over time and context. Because personality affects foraging, reproduction, predator avoidance and other behaviours that are relevant for an animal's dispersal success, selection for specific personality traits can occur between dispersing and non-dispersing individuals. Therefore, differences in personality are often found between core and edge populations. The differences between these population types are context dependent and the selection happens cyclically which increases the dispersal success. Temperature has a substantial effect on ectothermic animals' behaviour and therefore climate change can influence the invasion success of alien species. In this thesis I studied whether the invasive mudcrab (*Rhithropanopeus harrisi*) exhibits personality, if there are differences in personality between core and edge populations and whether their behaviours were affected by temperature. Mudcrabs were collected from four populations in the southwest of Finland, out of which two were core populations and two were edge populations. The personality traits boldness, activity, exploration, and sociability were studied in aquarium experiments and filmed. The crabs were measured for their size in the beginning and in the end of the study. The personality traits proved to be consistent, thus the mud crab exhibits personality. The crabs in the warm temperature had higher growth rate than the crabs in the cold. An obvious difference in the growth rate was found between the population types in the cold treatment where the crabs from the edge populations grew substantially more than the crabs from the core. An increased temperature also increased the crabs' activity and exploratory behaviour, and the effect was influenced by their size as larger crabs were more active and exploratory than smaller crabs. Regarding activity, the population type also played a role, since especially larger crabs from the edge populations were more active than crabs of corresponding size from the core populations. Larger crabs were also more bold than small crabs. That the differences between the population types were not apparent may be due to the mudcrab still being in an early stage of the invasion. However, the results indicate that selection for specific phenotypic attributes is happening between core and edge populations, which means that the differences might grow larger with time. The main findings from this thesis suggest that warmer climates can accelerate the invasion potential of the mud crab.

**Keywords:** alien species, mud crab, invasive, personality, behaviour, dispersal, edge and core population, boldness, activity, exploration, sociability

# Innehållsförteckning

<b>1. Introduktion .....</b>	<b>4</b>
1.1 Dispersion av främmande arter .....	4
1.2 Vad är personlighet? .....	5
1.3 Personlighetsberoende dispersion .....	7
1.4 Temperatures inverkan på beteende.....	10
1.5 Slamkrabban <i>Rhithropanopeus harrisi</i> .....	13
1.6 Målsättningar & frågeställningar .....	15
<b>2. Material och metoder .....</b>	<b>16</b>
2.1 Insamling, förvaring & transport av krabbor .....	16
2.2 Experimentförhållanden.....	20
2.3 Beteendexperiment.....	24
2.4 Statistiska analyser.....	28
<b>3. Resultat .....</b>	<b>34</b>
3.1 Temperatur .....	34
3.2 Morfologiska mätningar.....	34
3.3 Beteendetest .....	37
<b>4. Diskussion .....</b>	<b>42</b>
4.1 En temperaturökning sporrar slamkrabbans tillväxt .....	42
4.2 Slamkrabban uppvisar personlighet och flexibilitet .....	44
4.3 Djärvhet.....	45
4.4 Aktivitet .....	46
4.5 Utforskningsbenägenhet .....	48
4.6 Socialitet .....	48
4.7 Studiens begränsningar och utvecklingsförslag.....	49
<b>5. Slutsatser.....</b>	<b>51</b>
<b>6. Tillkännagivanden .....</b>	<b>54</b>
<b>7. Litteraturförteckning .....</b>	<b>55</b>
<b>8. Bilagor.....</b>	<b>63</b>

# 1. Introduktion

## 1.1 Dispersion av främmande arter

Dispersion är en fundamental komponent inom ekologi eftersom den påverkar arters populationsdynamik, genflöde, adaptation och evolution (Cote et al., 2010a). Mot bakgrunden av globala miljöförändringar som klimatförändring, habitatförstörelse och habitatfragmentering är dispersionsbeteende dessutom en viktig mekanism som tillåter arter att reagera på förändringar i sin omgivning och förflytta sig till gynnsammare miljöer (Cote et al., 2010a). Utöver en naturlig dispersion där arter själva söker sig till nya områden sker också dispersion på grund av mänsklig aktivitet. Arter introduceras till nya områden av människan både medvetet till exempel i ekonomiskt syfte som för pälsnäring och omedvetet t.ex. via kontaminerad fiskeutrustning (Jord- och skogsbruksministeriet, 2012), då arter genom människans aktivitet överkommer sina naturliga barriärer för dispersion som exempelvis bergskedjor eller hav (Walther et al., 2009). Dessa arter kallas för *främmande arter*, till skillnad från *invaderande arter*, alltså arter som expanderat sitt naturliga levnadsområde på egen hand. Ytterligare talar man om *invasiva främmande arter*, eller i korthet bara *invasiva arter*, när den av människan introducerade främmande arten etablerat sig och orsakar skada i sitt nya levnadsområde (Walther et al., 2009; Jord- och skogsbruksministeriet, 2012). Det är ofta frågan om att den invasiva arten hotar den lokala floran och faunan genom att minska på den biologiska mångfalden eller ekosystemets funktioner, men det kan också gälla negativa effekter på socioekonomiska faktorer eller så kan arten vara skadlig för människans hälsa (Walther et al., 2009). Främmande och invasiva arter är ett växande problem i den moderna, globaliserade världen (Meyerson & Mooney, 2007; Walther et al., 2009), eftersom bland annat internationell handel har skapat ett flertal vektorer genom vilka främmande arter förflyttas till nya områden (Meyerson & Mooney, 2007). Dispersion sker också allt oftare på grund av klimatförändringen (Hellman et al., 2008) eftersom arters levnadsområden blir mindre gynnsamma att leva i. Samtidigt ökar klimatförändringen främmande arters framgång i att etablera sig i nya ekosystem, då till exempel klimatet kan bli mera gynnsamt för arten, eller när en möjlig lucka skapas i ekosystemet åt nykomlingen på grund av att en konkurrerande ursprungsart lider av förändringarna (Walther et al., 2009).

Dispersion kan delas in i fyra separata stadier: *avfärd* (eng. departure), *förflyttning* (eng. transience) och *kolonisering* (eng. settlement) (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010a) samt efter koloniseringen vidare *spridning* (eng. spread) i den nya livsmiljön (Chapple et al., 2012). De fyra stadierna ställer olika krav på organismerna. De individer som inleder dispersionen besitter egenskaper som minimerar kostnaderna för dispersion och maximerar chanserna för lyckad invasion (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010a). Däremot kan dessa egenskaper under invasionsprocessen förvandlas till nackdelar, vilket betyder att individer med motsatta drag börjar gynnas under koloniseringsstadiet (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010a). Till exempel kan individer under förflyttning gynnas mera av egenskaper som ger dem bättre rörlighet än egenskaper som ger dem god social integrationsförmåga, medan situationen kan vara det motsatta i koloniseringsstadiet då arten etablerat sig i sin nya miljö (Cote et al., 2010a).

Under de senaste årtiondena har man forskat mera kring sambandet mellan personlighet och dispersion och forskningen tyder på att olika arter innehar specifika personlighetsdrag som driver individerna till dispersion eller ger dem bättre förutsättningar för att klara sig i sina nya miljöer (Cote et al., 2010a). Denna studie kommer att fokusera på personlighetens roll i spridningsfasen efter en lyckad etablering av en främmande art och hur temperaturen ytterligare kan påverka dess dispersionsbeteende och därmed vidare spridning.

## 1.2 Vad är personlighet?

För att kunna diskutera personlighetens roll i spridningen av främmande arter bör man först definiera de viktiga begreppen inom beteendekologin. De tre huvudbegreppen är *beteende*, *personlighetsdrag* och *personlighet i allmänhet* eftersom vart och ett av dessa hänvisar till olika nivåer av forskning av personlighet (Kaiser & Müller, 2021). Med *beteende* syftas det till de handlingar som ett djur uppvisar och som kan mätas eller observeras i empiriska studier, till exempel att ta kontakt med ett okänt objekt eller röra sig bort från ljus (Kaiser & Müller, 2021). *Personlighetsdrag* är i sin tur en samling beteenden som representerar olika sinnelag som djärvhet eller aktivitet (Kaiser & Müller, 2021). Eftersom personlighetsdragen utgör ett kontinuum talar man om *personlighetsaxlar* (Gosling, 2001; Kaiser & Müller, 2021). Exempelvis utgör personlighetsdragen skygghet och djärvhet (eng. shyness & boldness) en personlighetsaxel och en individ kan uppvisa beteenden som ligger någonstans på personlighetsaxelns skala.

Inom personlighetsforskning används fem huvudkategorier för de allmänt identifierade personlighetsdragen. De fem kategorierna är:

1. skygghet–djärvhet (eng. shyness–boldness), där reaktioner på riskfyllda, men för djuret inte nya (eng. novel) situationer mäts
2. utforskningsbenägenhet–undvikande (eng. exploration–avoidance), som hänvisar till hur individen reagerar på nya situationer som kan vara, men inte nödvändigtvis är, associerade med risk
3. aktivitet (eng. activity) där graden av aktivitet mäts i icke-riskfyllda eller nya situationer (ofta i form av rörlighet)
4. aggressivitet (eng. aggressiveness) som hänvisar till agonistiskt beteende mot artfränder
5. socialitet (eng. sociability) som hänvisar till reaktioner (förutom aggressivitet) orsakade av närvaron eller frånvaron av artfränder (Réale et al., 2007).

Med *personlighet i allmänhet*, eller bara *personlighet*, hänvisas till en individs kombinationer av alla dess personlighetsdrag (Kaiser & Müller, 2021) mätt på minst två olika personlighetsaxlar (Cote et al., 2010; Kaiser & Müller, 2021). Den allmänt accepterade definitionen av personlighet inom ekologi är följande: skillnader i beteende mellan individer som är konsekventa över tid och sammanhang (Gosling, 2001; Réale et al., 2007; Stamps & Groothuis, 2010). Med sammanhang syftas här till all yttre stimuli som en individ är utsatt för då den uppvisar ett specifikt beteende. Till detta stimulus räknas allting från miljöfaktorer som ljusstyrka, temperatur och substrat till närvaron av artfränder, predatorer, potentiell föda eller närvaron av annan biota och allting annat inom räckhåll för att påverka en individs beteende. Att beteendet ska vara konsekvent över tid innebär att individen ska uppvisa liknande beteende i motsvarande situation under ett separat tillfälle (Stamps & Groothuis, 2010). Sammanfattningsvis betyder personlighet att en individ har tendens att uppvisa likadant beteende i likadana situationer, vilket innebär att beteendena inte är slumpmässiga. Personlighet och därmed beteenden, är trots det inte heller statiska genom tid och sammanhang, eftersom individer uppvisar intraindividuell variationer i beteende på grund av till exempel habituering, acklimatisering, sensorisk utmattning (eng. sensory fatigue) och livserfarenhet (Stamps et al., 2012) vilket bör tas i beaktande då man studerar personlighet. Denna intraindividuell variation i beteende är alltså en form av beteendemässig plasticitet

och ger möjligheten för individen att uppvisa flexibelt beteende och ge den större möjlighet att anpassa sig till varierande omständigheter (Wong & Candolin, 2015).

### 1.3 Personlighetsberoende dispersion

För att främmande arter ska lyckas kolonisera och etablera sig i en ny miljö bör de överkomma både biotiska och abiotiska barriärer för att kunna överleva och föröka sig. Morfologiska, fysiologiska och beteendemässiga egenskaper påverkar hur individer reagerar på dessa barriärer och hurdana beslut de tar angående dispersion. Detta betyder att varje individ besitter egenskaper som antingen kan vara till fördel eller nackdel för dispersionen. På så vis hittas det ofta skillnader i de fenotypiska egenskaperna hos disperserande och icke-disperserande individer (Rehage et al., 2016). Ett välkänt exempel är agapaddan (*Rhinella marina*) som introducerades till Australien under 1930-talet. Agapaddor i äldre, etablerade populationer har kortare ben, medan yngre populationer vid randen av artens expansionsområde har betydligt längre ben, som möjliggör bättre rörelseförmåga över längre sträckor och därmed ökad dispersion (Phillips et al., 2006). Skillnader i fenotypiska egenskaper som detta kan alltså hittas mellan kärnpopulationer där arten ursprungligen introducerats och mellan randpopulationer vid fronten av artens utbredningsområde. Förutom att de två populationstyperna kan ha olika fenotypiska egenskaper, karaktäriseras de också av att kärnpopulationer ofta har hög populationstäthet och stabil populationsdynamik, medan randpopulationer har en låg populationstäthet och ofta också låg genetisk diversitet (Narimanov et al., 2022).

Eftersom personlighetstyper är kopplade till furageringsmetod, reproduktion, undvikande av predatorer och många andra beteenden som är relevanta angående dispersionsframgång (Rehage et al., 2016), kan skillnaderna mellan dessa fenotypiska egenskaper mellan kärn- och randpopulationer alltså vara frågan om individernas personlighetstyper (Myles-Gonzales et al., 2015). Till exempel uppvisar den svartmunnade smörbulden (*Neogobius melanostomus*) en högre grad av risktagningsbenägenhet i yngre populationer vid expansionsfronten i jämförelse med tidigare etablerade kärnpopulationer i Stora sjöarna i Nordamerika där den förekommer invasivt (Myles-Gonzales et al., 2015). Personlighetsdrag som ofta associeras med hög dispersionsförmåga är djärvhet, aggressivitet, aktivitet, socialitet och utforskningsbenägenhet (Holway & Suarez, 1999; Cote et al., 2010a).



Djärva, aktiva och utforskningsbenägna individer kan möjligtvis vara bättre på att ta sig till och klara sig i en obekant miljö, som de inte har någon tidigare erfarenhet av då de träffar på nya habitat, nya predatorer, nya födokällor och nya former av konkurrens (Rehage et al., 2016). Till exempel uppvisar gråsparvar (*Passer domesticus*) i en yngre, expanderande population högre djärvhet när det gäller nya sorters föda, i jämförelse med en äldre väletablerad population enligt en studie av Martin och Fitzgerald (2005).

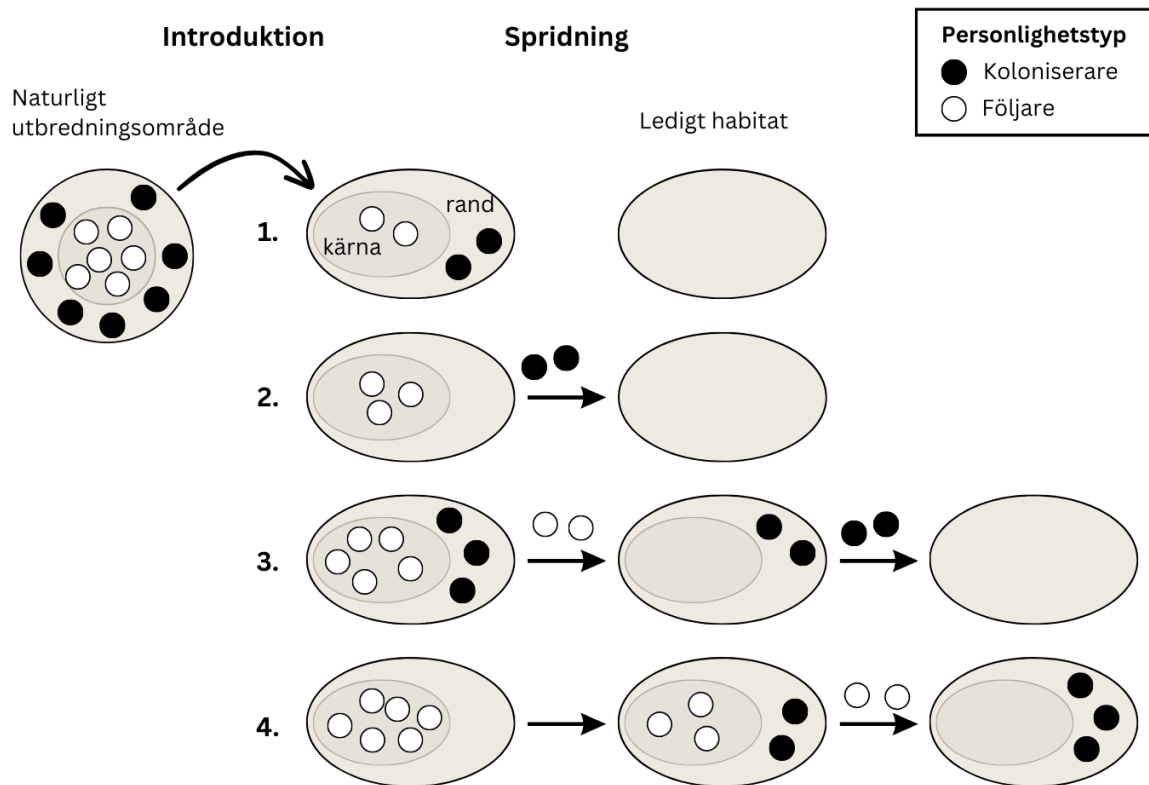
Aggressivitet kan vara en fördel när det gäller konkurrens i situationer med begränsade resurser, eftersom aggressivitet ökar sannolikheten att lyckas förvärva tillräckliga resurser för tillväxt, överlevnad och fortplantning (Rehage et al., 2016). Detta har observerats bland annat hos västsialian (*Sialia mexicana*) där disperserande individer vid fronten av artens utbredningsområde är både större och aggressivare och på så vis lyckas utkonkurrera den mindre aggressiva bergsialian (*Sialia currucoides*) i de nyligen invaderade områdena. Västsialia-populationerna uppvisar också en tydlig skala av aggressivitet, då kärnpopulationer har en låg aggressivitet medan aggressiviteten gradvis ökar för populationer närmare expansionsfronten. Personlighetsdragen hos västsialian har också visat sig vara kraftigt ärftliga och selektionen sker successivt enligt populationstätheten på grund av naturligt urval (Duckworth & Badyaev 2007).

Socialitet är ofta relaterad till populationstäthet då till exempel asociala individer söker sig bort från områden med hög populationstäthet och därmed disperserar och utvidgar artens expansionsområde. Detta har studerats till exempel hos moskitfisk ( *Gambusia affinis* ) där asociala individer disperserar längre sträckor än sociala individer (Cote et al., 2010b).

Det är inte alltid så att individer som är djärvare, aggressivare eller mer utforskningsbenägna är bättre disperserare, eftersom det finns flera fall som visar det motsatta (Sih et al., 2012; Rehage et al., 2016). Exempelvis kan aggressiva individer tränga ut mindre aggressiva individer ur kärnpopulationen genom konkurrens och då tvingas mindre aggressiva individer att dispersera. Detta har observerats hos den i Kroatien invasiva signalkräftan (*Pacifastacus leniusculus*) då individer vid expansionsfronten uppvisar mindre aggressivitet än individerna i kärnpopulationer (Hudina et al., 2015). Djärva individer tar också lätt onödiga risker och därmed kan mortaliteten bland djärva individer vara betydligt högre än hos skygga individer (Sih et al., 2012). I sådana fall kan mindre djärva, alltså skyggare individer, i längden klara

sig bättre i riskfyllda nya miljöer, alltså också på lång sikt vara mer framgångsrika med att dispersera och etablera sig i en ny miljö.

Personlighetsdragen som gynnas i antingen kärn- eller randpopulationer är alltså beroende av kontexten och den kan variera mellan olika arter och situationer. Det centrala är att selektion för specifika fenotypiska egenskaper ökar sannolikheten för dispersion och lyckad invasion (Rehage et al., 2016). Detta sker genom en process som repeterar dispersion, kolonisering av nya habitat, populationstillväxt och igen dispersion i form av spridning (figur 1). Detta betyder att selektionen för egenskaper som gör individer till goda disperserare sker cykliskt och kan således öka takten av spridning och anpassning till nya förhållanden (Sih et al., 2012; Chapple & Wong, 2016; Rehage et al., 2016). Ett bra exempel på cyklisk personlighetsberoende dispersion och dess kontext är redan tidigare nämnda socialitet och populationstäthet. Områden med etablerade populationer har oftast betydligt högre populationstäthet än ett nyligen invaderat område (Rehage et al., 2016). På basis av antagandet att asociala individer föredrar habitat med lägre populationstäthet, söker sig dessa individer bort från populationstäta områden och expanderar således artens utbredningsområde. Asociala individer är dock kanske inte lika bra på att bygga upp en hög populationstäthet, vilket är nödvändigt för en lyckad etablering och därmed vidare spridning. I kontrast till detta frodas sociala individer i populationstäta sammanhang och är duktiga på att öka populationstillväxten. De är dock nödvändigtvis inte bra på att sprida sig och klara sig i nya habitat med ett lägre antal sociala interaktioner. Detta innebär att sociala individer söker sig till områden dit asociala individer tidigare disperserat, vilket med tiden kommer att öka populationstätheten och sedan uppmuntra asociala individer till en ny omgång av dispersion (Sih et al., 2012; Rehage et al., 2016). Detta innebär såklart att en enda personlighetstyp inte räcker till för en lyckad etablering och vidare spridning utan att en framgångsrik främmande art anses vara beroende av att arten eller populationen i fråga representeras av individer som uppvisar olika sorters personlighetsdrag (Sih et al., 2012; Chapple & Wong, 2016; Rehage et al., 2016). Variationen i personlighetstyper ger inte bara möjlighet att anpassa sig för potentiell vidare spridning, utan också ett bredare spelrum för anpassning till de möjligtvis varierande omständigheterna i den nya levnadsmiljön (Rehage et al., 2016).



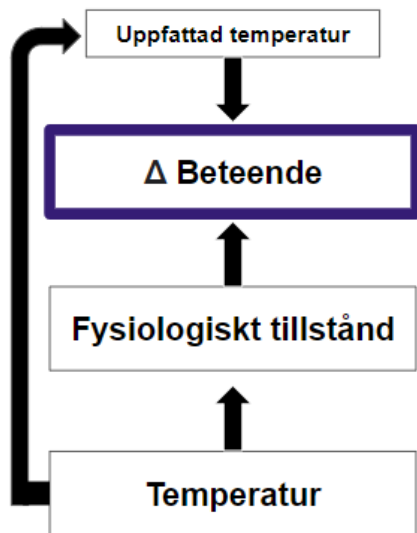
Figur 1. Konceptuell figur av invasionen av en främmande art på basis av två personlighetstyper, från ursprunglig introduktion till successiv spridning av lediga habitat (enligt stegen 1–4). De svarta cirklarna representerar koloniserare, alltså individer som besitter personlighetsdrag som starkt associeras med dispersion (t.ex. djärva eller aggressiva) vilket gör dem goda på att inta nya habitat. Koloniserarna lever ofta vid randen av populationens utbredningsområde. De vita cirklarna representerar följare som lever i kärnan av populationens utbredningsområde och besitter motsatta personlighetsdrag. Då populationen växer, ansluter sig följarna med tiden till de habitat som koloniserarna redan intagit (Modifierat efter Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010 & Rehage et al., 2016).

## 1.4 Temperaturens inverkan på beteende

Temperaturen påverkar organismer på många biologiska nivåer. På molekylär nivå förhöjer en ökad temperatur den möjliga mängden kinetisk energi tillgänglig för en organisms fysiologiska processer. Detta betyder bland annat försnabbad proteinveckning, ökade enzymfunktioner och på cellnivå till exempel högre grad av fluiditet i cellmembranen, vilket tillåter snabbare transport av material mellan cellerna (Abram et al., 2016). En ökad temperatur försnabbar alltså flera biokemiska reaktioner, vilket i sin tur betyder försnabbad ämnesomsättning och lättare tillgänglig energi för motoriska funktioner (Clarke & Fraser,

2004; Abram et al., 2016). Eftersom en ökad ämnesomsättningshastighet orsakar ett högre behov av näring, betyder det att organismer i högre temperaturer ofta maximerar de beteenden som associeras med att inta näring (Briffa et al., 2013). Ett konkret exempel på detta är att djur tillbringar mer tid med att furagera än att gömma sig (Briffa et al., 2013; Biro et al., 2010). Högre temperaturer gör också djur snabbare på att uppta aktiviteter efter att de avbrutits på grund av en störning som ett predationshot. Detta har visats bland annat i studier av eremitkrabban (*Pagurus bernhardus*) (Briffa et al., 2013). Man kan alltså säga att temperaturens direkta inverkan på en organisms fysiologiska tillstånd påverkar en organisms beteende (Abram et al., 2016) (figur 2). Eftersom individer uppvisar naturligt olika basala ämnesomsättningshastigheter, är ämnesomsättningshastigheten också en av de mekanismer som producerar personlighetsskillnader hos djur (Stamps, 2007). Individens fysiologiska mekanismer påverkas också olika av temperatur, vilket betyder att det finns en naturlig variation i effekterna temperatur har på djurs beteende (Briffa et al., 2013).

Djur kan också göra förändringar i sitt beteende på basis av temperaturen de själva uppfattar i sin omgivning. Detta innebär att djur får information om det termiska tillståndet i deras omgivning via olika sensorer, som sedan behandlas i centrala nervsystemet (figur 2). Den tillgängliga informationen möjliggör att djur gör olika sorts beteendemässiga beslut (Abram et al., 2016). Detta kan exempelvis vara att röra sig bort från ett varmt område till ett svalare område, som motsvarar djurets prefererade temperatur (Brown et al., 2004; Lagerspetz & Vainio, 2005; Abram et al., 2016). Ett annat exempel är orientering i rum med hjälp av termal information (eng. thermal orientation). Exempelvis blodätande insekter som myggor använder sig av temperatur för att identifiera och mäta avståndet till potentiella värdar (Abram et al. 2016). Den uppfattade temperaturen kan också initiera specifika beteenden som ett djur vanligtvis inte uppvisar, exempelvis börjar asiatiska bålgetingar (*Vespa orientalis*) under heta sommareftermiddagar spendera några minuter vid ingången av boet under in- och utflygning med att rytmiskt fläkta med sina vingar, då temperaturen överstiger boets optimala temperatur på 29 °C. Ju högre temperaturen är, desto fler individer uppvisar fäktning under längre stunder. Detta är en mekanism för att sänka temperaturen och öka luftflödet i boet när temperaturen inte är optimal (Riabinin et al., 2003). Temperaturens effekt på ett djurs beteende är alltså inte bara genom påverkning av dess fysiologiska tillstånd, utan det finns flertal studier som bevisar att djur också själva kan påverka sitt beteende genom den termala information de tar in från sin omgivning (Abram et al., 2016).



Figur 2. Schematisk bild som beskriver hur temperatur genom två huvudmekanismer påverkar förändringar i ett djurs beteende. Temperatur förändrar ett djurs fysiologiska tillstånd, t.ex. förändring i ämnesomsättningshastighet vilket i sin tur orsakar förändring i ett djurs beteende. Temperatur uppfattas också av djurets centrala nervsystem vilket kan påverka hur ett djur reagerar på den uppfattade temperaturen. Exempelvis kan djuret välja att röra sig bort från ett område som inte motsvarar djurets prefererade temperatur (Förenklad version efter Abram et al., 2016).

Eftersom växelvarma organismers kroppstemperatur är beroende av temperaturen i deras miljö (Lagerspetz & Vainio) har temperaturen en speciellt kraftig effekt på växelvarma djurs ämnesomsättning och därmed också deras beteende (Clarke & Frazer, 2004; Briffa et al., 2013). Detta har studerats hos ett flertal olika arter, till exempel uppvisar krabban *Portunus trituberculatus* en högre grad agonistiska beteenden i högre temperatur under akvarieexperiment (Su et al., 2019) och likaså sumpkräftan (*Procambarus clarkii*) då djärvhet och aggressivitet har mätts i olika temperaturer (Zhao & Feng, 2015). Redan små skillnader i temperaturer orsakar förändring i beteende hos växelvarma djur (Biro et al., 2010).

Man känner ännu dåligt till huruvida olika personligheter hos växelvarma djur påverkas på olika sätt av temperatur (Briffa et al., 2013) eller huruvida populationer under olika stadier av invasionsprocessen reagerar olika på temperaturförändringar (Zhao & Feng, 2015). Eftersom främmande arters invasionsframgång kan påverkas av stigande temperaturer som klimatförändringen orsakar (Hellman et al., 2008) är det av yttersta vikt att bättre förstå hur temperaturökning påverkar deras beteende (Zhao & Feng, 2015).

## 1.5 Slamkrabban *Rhithropanopeus harrisi*

Slamkrabban, eller den vitfingrade brackvattenskrabban som den också kallas, är en främmande art i Östersjön. Slamkrabban är ett ca 1–25 mm stort kräftdjur (Fowler et al., 2013). Den är brun till olivgrön i färgen (Jensen, 2010) och den kännetecknas av stora saxar med ljusa ändor, som också oftast är sinsemellan av olika storlek och form (Jensen, 2010). Slamkrabborna är oftast högerhänta (Czerniejewski, 2009; Jensen, 2010) och hanarna har generellt större saxar än honorna i proportion till kroppsstorleken (Czerniejewski, 2009).

Slamkrabbans ursprung är den nordamerikanska östkusten (Fowler et al., 2013) därifrån den framgångsrikt spridit sig till ett flertal länder, hav och sötvattensreservoarer på fyra olika kontinenter (Hegele-Drywa & Normant, 2014a). Till Europa har den möjligtvis kommit redan på 1800-talet men det var inte förrän 1950-talet som den identifierades som en främmande art (Fowler et al., 2013). I Östersjön har den påträffats första gången under 1950-talet och i de finländska vattnen första gången år 2009 utanför Nådendal (Fowler et al., 2013). Därifrån har den spridit sig vidare längs med den sydvästra kusten (Forsström, 2017), men det är oklart om de nuvarande populationerna härstammar från en enda invasion eller om flera separata invasioner ligger bakom de olika populationerna (Fowler et al., 2013).

Slamkrabban klassificeras av Finlands nationella strategi för invasiva arter som en främmande art som är lokalt skadlig och bör övervakas (Jord- och skogsbruksministeriet, 2012). Ännu vet man inte så mycket om hurdan inverkan den har i sin nya miljö, men eftersom de nordliga delarna av Östersjön saknar naturligt förekommande krabbarter är det möjligt att slamkrabban kan ha en kraftig negativ effekt, speciellt på de bentiska arter den livnär sig på (Jormalainen et al., 2016). I sitt naturliga habitat lever krabban ofta i ostronrev eller motsvarande habitat med såväl levande som död vegetation som försörjer krabban med både skydd och föda (Fowler et al., 2013). Vid den finska kusten hittas slamkrabban i en myriad av olika habitat: den kan hittas inuti döda vasstrån (*Phragmites australis*), under stenar längs med strandkanten, i brungalgsbältet (*Fucus* sp.), nergrävd i lera, i blåmusselbäddar (*Mytilus edulis*) osv. (Fowler et al., 2013). Slamkrabban tolererar saliniteter mellan 0,5 och 20,4 psu och enligt vad forskning har visat temperaturer mellan 4 och 35 °C (Fowler et al., 2013; Aarnio et al., 2015) med ett termalt optimum på 20 °C (Hegele-Drywa & Normant, 2014a). För reproduktion krävs temperaturer över 14 °C, ofta över 20 °C och slamkrabborna söker sig därför till grundare, varmare vatten under reproduktionstiden (Fowler et al., 2013; Hegele-Drywa & Normant, 2014b). Temperaturen har en kraftig

inverkan på flera av slamkrabbans fysiologiska mekanismer, till exempel orsakar en temperaturökning på bara 5 °C (från 15 °C till 20 °C) en signifikant ökning i krabbans rörelseaktivitet, assimilering av födoämnen, metaboli och skalbyte (Hegele-Drywa & Normant 2014a).

Slamkrabban är en allätare och dess födoval varierar enligt livsstadium (Aarnio et al., 2015). Yngre krabbor är filterätare medan äldre, större krabbor är predatorer och äter bland annat polycheter, mollusker och detritus (Aarnio et al., 2015). Den hittas på djup mellan 0 och 20 m i litorala områden, men enstaka individer har i Östersjön hittats på t.o.m. 37 m djup (Hegele-Drywa & Normant, 2014 b). Slamkrabban är alltså både opportunistisk och tålig såväl gällande abiotiska faktorer som habitat och föda, vilket gör att den invasivt har varit så framgångsrik. I de finska vattnen har slamkrabban hittats i såväl abborrars (*Perca fluviatilis*), hornsimpors (*Myoxocephalus quadricornis*), mörtars (*Rutilus rutilus*) och gösars (*Sander lucioperca*) maginnehåll (Fowler et al., 2013). Fågelarter som storskarven (*Phalacrocorax carbo*) och knippan (*Bucephala clangula*) har också visat tendenser att predera på slamkrabban (Forsström et al., 2015) såväl som fiskmåsen (*Larus canus*) (M. von Numers, pers. komm, 2021). Detta tyder på att top-down regulering möjligtvis sker (Fowler et al., 2013; Forsström et al., 2015), eftersom denna nykomling fungerar som föda åt lokala fisk- och fågelarter. Dock har flera studier påvisat att slamkrabban också har negativa effekter i sin nya miljö, t.ex. då den genom predation minskar mängden växtätande evertebrater i Fucusbältet och därmed ger trådalger möjlighet att frodas (Jormalainen et al., 2016). Detta förorsakar i sin tur minskad tillväxt och till sist död av Fucus, som är en viktig nyckelart i Östersjön (Jormalainen et al., 2016).

Slamkrabban valdes som art för denna studie, eftersom den fyller flera krav. Den är en etablerad främmande art i Östersjön och den kan potentiellt ha en kraftig inverkan på det redan känsliga lokala ekosystemet. Slamkrabban är växelvarm och tidigare studier visar tydliga skillnader i dess aktivitet och metabolism i olika temperaturer och därför kan klimatförändringen potentiellt ha konsekvenser för artens invasionsframgång. Dock har den inte studerats för hur temperaturen inverkar på dess beteende. Dessutom har denna art framgångsrikt disperserat världen över och därmed kan ytterligare kunskap om dess dispersionsmönster vara inte bara insiktsfullt utan också värdefullt för att potentiellt förutspå eller till och med försöka begränsa dess spridning.

## 1.6 Målsättningar & frågeställningar

I denna studie undersöktes slamkrabbans personlighet och personlighetsvariation i fyra olika populationer i två olika dispersionsstadier, samt hur temperatur påverkar slamkrabbans personlighet i de två olika dispersionsstadierna. Den överskådliga målsättningen för studien är att få insikt om kräftdjurs beteende påverkas av ökad temperatur och därmed potentiellt kan orsaka högre grad av dispersion och således öka mängden invasioner i samband med klimatförändringen. För att kunna få insikt gällande detta tema fokuserar studien specifikt på att svara på följande frågor:

1. Uppvisar slamkrabban personlighet?
2. Finns det en skillnad i beteende mellan kärn- och randpopulationer?
3. Påverkar temperaturen krabbornas beteende?
4. Påverkas krabbor i kärn- och randpopulationer olika av en höjd temperatur?



## 2. Material och metoder

### 2.1 Insamling, förvaring & transport av krabbor

För att välja populationer av olika åldrar användes kartdatabasen från nätsidan Veraslaji.fi med medborgarobservationer. Fyra potentiella insamlingsområden valdes ut på basis av artens utbredning längs med den sydvästra finländska kusten och de slutliga lokalerna specificerades med hjälp av en veckas provfiske. Särkkä i Nådendal och Saaronniemi udde i Åbo valdes ut för att representera etablerade kärnpopulationer eftersom de ligger i närheten av de områden där slamkrabban först påträffats i Finland (Fowler et al., 2017). Dessa lokaler har hög populationstäthet av slamkrabba och högt antal observationer och därmed kan vi anta att de är äldre väletablerade populationer. Två populationer i närheten av randen av artens expansionsområde valdes för att representera randpopulationer i spridningsstadiet, nämligen Lyökki i Nystad och Hundhålet på Kimitoön (figur 3). Dessa valdes eftersom de enligt kartdatabasen på vieraslaji.fi var vid kanten av det observerade utbredningsområdet då inga eller väldigt få observationer fanns i närheten. Den tidigaste av de tre närmaste bekräftade observationerna i närheten av lokalen Lyökki var från 2015 (ca 0,5 km ifrån). Den tidigaste av de tre närmaste bekräftade observationerna i närheten av Hundhålet var också från sommaren 2015 (ca 1,5 km ifrån). Insamlingen skedde under juli och augusti månad 2021. Insamlingen av krabborna för de tre lokalerna Saaronniemi, Särkkä och Lyökki skedde i samarbete med två andra pro gradu-projekt och de insamlade krabborna delades mellan projekten.

#### 2.1.1 Insamlingslokaler

##### 1. Saaronniemi udde, Åbo (position: 60°25'34.1"N 22°05'17.9"E)

Lokalen Saaronniemi udde var belägen i änden av ön Runsala i Åbo.

Bottensedimentet var en blandning av lera och gyttja och det växte rikligt med vass längs med stranden. Trots att lokalen annars var relativt skyddad av klippkanter och vegetation, var den utsatt för relativt stora vågor från den högt trafikerade fartygsleden som gick strax utanför. Tjugo fällor placerades i och utanför vassen, i en linje på ca 10 m från stranden utåt. Insamlingen skedde mellan 16.7-03.08.2021 och ytterligare ett separat insamlingstillfälle mellan 19. och 20.8.2021

**2. Särkkä, Nådendal (position: 60°27'41.3"N 21°55'33.6"E)**

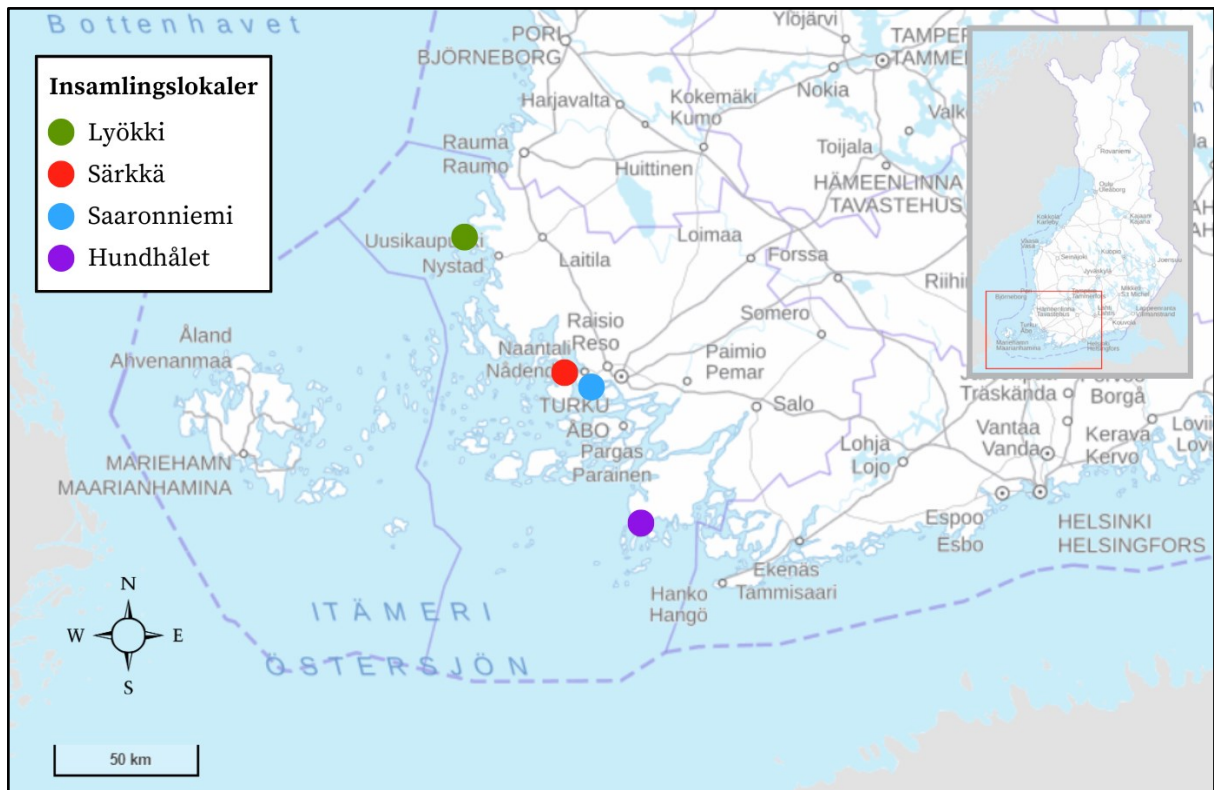
Lokalen Särkkä i Nådendal var belägen på det sydvästra hörnet av ön Särkkä. Fällor placerades i vassbälten som fanns på bägge sidor om Särkänsalmi bro. Tio stycken fällor placerades på norra sidan om bron, i ett litet vassbälte där det var relativt djupt, medan tio stycken fällor placerades i ett större vassbälte på södra sidan om bron, där vattnet var relativt lågt (20-40 cm). Insamlingen skedde mellan 16. och 24.7.2021

**3. Lyökki, Nystad (position: 60°51'36.4"N 21°11'14.9"E)**

Lokalen Lyökki var en vik på den yttre sidan om en stor vågbrytare vid en småbåtshamn i den yttre skärgården i Nystad. Längs med vågbrytaren fanns det stora stenar och stenkross, men väldigt lite vegetation, bottensedimentet bestod av lera. I den innersta delen av viken växte det längs med stranden vass (*Phragmites australis*) och längre ut från stranden enstaka blåstång (*Fucus vesiculosus*) fästa på stenar. Lokalen var relativt exponerad för vindar och stora vågor. Tjugo fällor placerades längs med strandlinjen, både längs vågbrytaren och i och utanför vassen. Insamlingen skedde mellan den 13.7 och den 2.8.2021.

**4. Hundhålet, Kimitoön (position: 59°59'53.1"N 22°27'07.9"E)**

Lokalen Hundhålet bestod av en liten klippa som formade en udde i Laxviken, straxt intill bron Hundhålet i Kimitoöns innerskärgård. Längs med klippranden växte det rikligt med blåstång (*Fucus vesiculosus*), i ett ca 1 m brett och 5-6 m långt bälte. Själva bottensedimentet bestod huvudsakligen av lera. Det var rikligt med båttrafik straxt intill. Tio fällor placerades längs med klippranden både i och utanför *Fucus* bältet. Infångningen skedde mellan 20. och 25.7.2021.



Figur 3. Karta över sydvästra Finlands kust med de fyra insamlingslokalerna utmarkerat. (Kartbottnet hämtat från paikkatietoikkuna.fi).

### 2.1.2 Insamlingsmetod & förvaring

För insamlingen användes 70 stycken för syftet specialgjorda fällor (figur 4). Fällorna bestod av korgar av plast, huvudsakligen var det förvaringskorgar av storleken 35 cm x 25 cm x 15 cm, men också enstaka i lite varierande form eller storlek. Fällorna hade hål på sidorna för krabborna att klättra in genom och en lucka av höns- eller plastnät för tömning. Fällorna innehöll krukskärvor, rörbitar, stenar, grankvistar med mera för att erbjuda lockande gömställen. I en del av fällorna placerades fryst sej eller bitar av färsk fisk som lockbete. Fällorna fördes ut dagtid och vittjades med tre till fem dagars mellanrum och mängden fångade krabbor räknades. Insamlade krabbor förvarades i plastkär (38,5 x 59 x 30 cm eller lite större) innehållande ca 30 till 40 liter bräckt vatten. Vattnet hämtades från insamlingslokalerna och späddes vid behov ut med saltat kran- eller regnvatten motsvarande ca 6 promilles salthalt. Plastkärnen förseddes med akvariepump, stenar, krukskärvor, tegelbitar och blåstång med mera, för att erbjuda gömställen. Krabborna matades med tabletter för akvariefisk samt fryst fisk och vattenbyten gjordes regelbundet.



Figur 4. Exempel på de fällor som användes för att fånga slamkrabbor.

### 2.1.3 Insamlade krabbor

Totalt fångades 475 krabbor från alla fyra lokaler, 143 stycken från Saaronniemi udde, 154 stycken från Särkkä, 102 stycken från Lyökki och 47 stycken från Hundhålet (tabell 1). Ett naturligt bortfall på 91 individer skedde under förvaringen. 384 krabbor könsbestämdes och sållades för att välja ut passliga individer för studien. Av dessa krabbor valdes 244 vuxna hanar för att utesluta könlig variation i beteende. Dessutom valdes endast större krabbor för att försäkra att krabborna primärt äter fast föda och för att vara av en lätt hanterbar storlek. För experimenten valdes i första hand visuellt sunda och skadefria krabbor, men p.g.a. dödsfall under de första veckorna måste enstaka individer ersättas med defekta krabbor som till exempel saknade ett benpar.

Tabell 1. Översikt över mängden krabbor som samlades in för studien

Lokal	Totalt	Mängd vid sållning	Honor	Hanar	Transporteras till Husö
Särkkä	154	137	43	94	78
Saaronniemi	143	106	28	78	73
Lyökki	102	94	22	72	54
Hundhålet	76	47	2	45	39

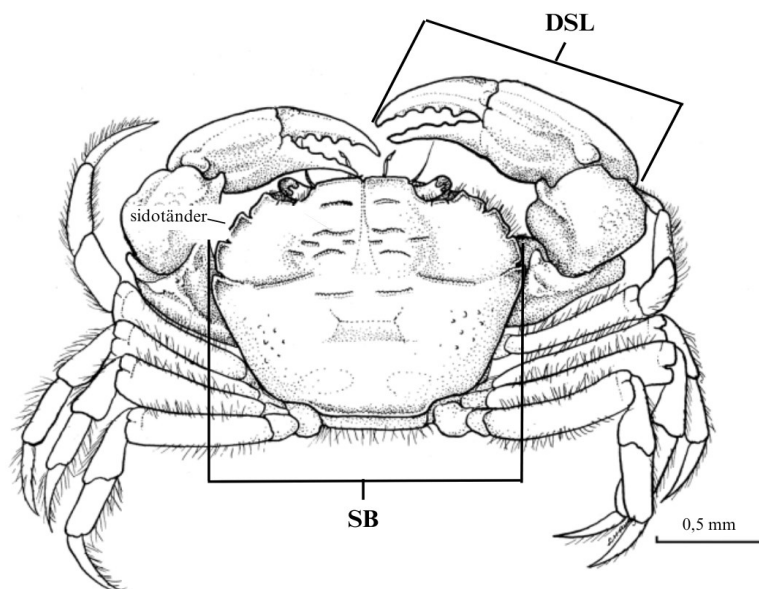
#### **2.1.4 Transport till Husö Biologiska Station & förvaringsakvarium före experimenten**

Krabborna packades enskilt in i fuktat hushållspapper och placerades i plastkärl för transport. Krabborna var packade i ca 9 timmar. Vid Husö Biologiska Station avlägsnades krabborna ur transportpackningen och förvarades i plastkärl med färskt vatten från Husöfjärden under en natt. Nästa dag flyttades de över i ett flertal små glas akvarier à 14 l (längd 30 cm, bredd 22 cm, höjd 22 cm) med färskt vatten från Husöfjärden. Akvarierna var försedda med bl.a. krukskärvor, stenar och konstgjorda växter som erbjöd gömställen åt krabborna. Varje akvarium hade en syresten för att försäkra syretillgång. Krabborna förvarades i dessa akvarier för aklimatisering tills de processerades och experimentkrabbor utvaldes som sedan flyttades över till själva experimentakvarierna. Överlopps krabbor sparades som reserv individer och de förvarades fortsättningsvis i dessa 14 liters akvarier under hela experimentets gång. Reservkrabbornas akvarier rengjordes med några dagars mellanrum och då utfördes också delvisa vattenutbyten. Reservkrabborna matades med fryst fisk och diverse tabletter för akvariefisk.

## **2.2 Experimentförhållanden**

### **2.2.1 Krabbor som användes i studien**

80 krabbor (20 per population) valdes ut för studien efter 3 dagars aklimatisering till de nya vattenförhållandena. Krabbornas vikt mättes med 0,1 g noggrannhet samt ryggsköldens bredd och dominant saxens längd mättes med skjutmått med 0,5 mm noggrannhet (figur 5). Krabborna gavs färgkoder enligt population och individuella identifieringskoder och placerades enskilt i förvaringsrör. Förvaringsrören var gjorda av täckdikesrör i vit PVC (längd 10 cm, Ø 8 cm) förslutna med myggnät i bägge ändor, en ända fastsluten med buntband och andra med gummiband för att möjliggöra öppning och stängning (figur 6). Varje rör förseddes med ett kort med krabbans identifieringskod synligt ovanpå röret.



Figur 5. Sköldbredd (SB) mättes på ryggsköldens bredaste ställe, vid det tredje paret av sköldens sidotänder. Den dominant saxens längd (DSL) mättes från yttersta ändan av det rörliga fingret (dactylus) till ändan av det fasta fingret (propodus) på den större av krabbans två saxar (Modifierad efter Hiebert, 2015).

### 2.2.2 Förvaring i temperaturreglerade vattenbad

För experimenten användes två vattenbad som var reglerade för två olika temperaturer: 15 °C respektive 25 °C. Vattenbadet var plastkar av storleken 100 cm x 100 x 60 cm med vatten till 50 centimeters höjd (utflödeshållets höjd) och rymde cirka 500 l vatten. Vattenbadets sidor var isolerade med 3 cm tjocka styroxxskivor och presenning samt lock av styroxxskivor som lades på till natten och under kalla dagar (figur 6). Vattenbadet hade ett konstant genomflöde av färskt sandfiltrerat vatten från Husöfjärden på cirka 500 l i dygnet per vattenbad. I bägge vattenbadet placerades 4 stycken förvaringslådor av plast (38 cm x 51 cm x 30 cm) som var försedda med ett hål (Ø 2 cm) i bägge kortsidorna för genomströmning av vatten. I förvaringslådorna placerades en tegelsten för att lådan inte skulle flyta. 10 förvaringsrör med experimentkrabbor placerades i varje förvaringslåda alltså 40 stycken krabbor i det varma vattenbadet och 40 stycken krabbor i det kalla vattenbadet, så att 10 individer från varje population fanns i bägge vattenbadet. Förvaringsrören placerades annars slumpmässigt för att minska inverkan av rumsliga skillnader under experimentet och positionerna varierande inom förvaringslådorna under studiens gång. I varje förvaringslåda fanns en syresättningssten och var sitt vattenbad var kopplad till en syresättare (Tetra Whisper 1000, Mouse Airpump 600). Under två veckors tid aklimatiserades krabborna till de temperaturreglerade vattenbadet, då temperaturen ökades/sänktes till önskade temperaturer och nödvändig



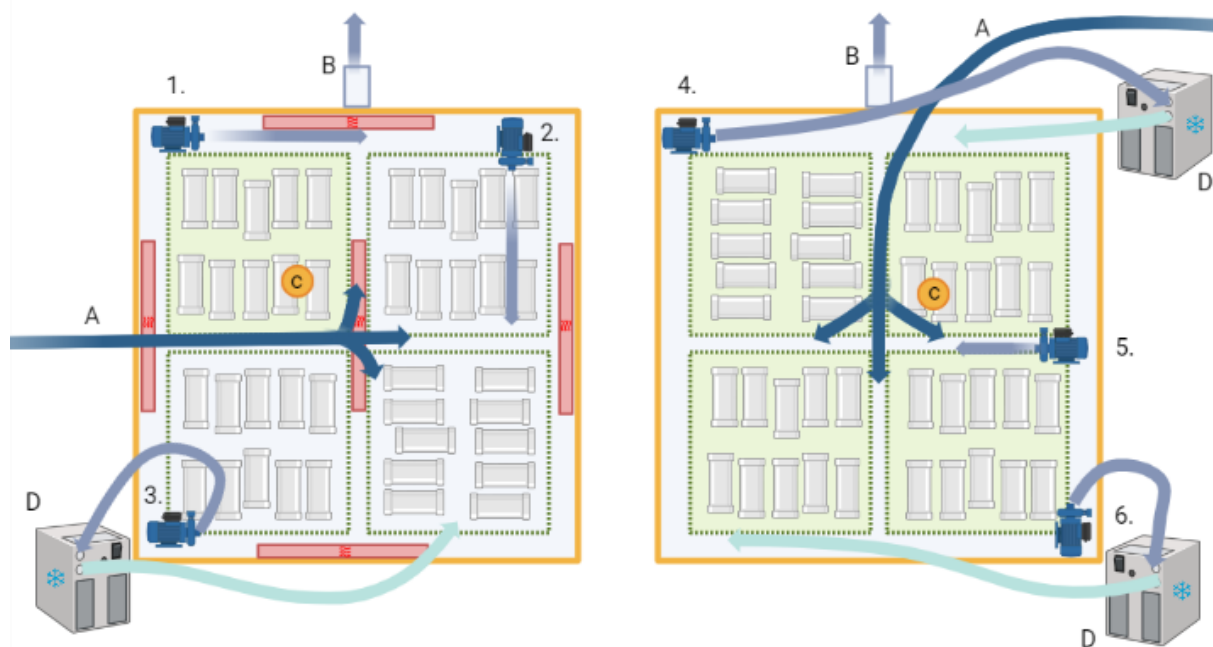
apparatur installerades för att hålla temperaturerna stadiga. Under acklimatiseringsperioden dog 16 individer och dessa byttes ut mot nya från reservpopulationerna. Inga krabbor ersattes efter att själva beteendeeexperimenten påbörjades (en krabba dog under experimenten). Behandlingstemperaturerna var  $\sim 25\text{ }^{\circ}\text{C}$  för det varma vattenbadet och  $\sim 15\text{ }^{\circ}\text{C}$  i det kalla vattenbadet. Dessa temperaturer valdes eftersom de ligger innanför slamkrabbans toleransgräns (Fowler et al., 2013; Aarnio et al., 2015), men också motsvarar naturligt förekommande temperaturer i Östersjön under sommarmånaderna (Siegel & Gerth, 2018).



*Figur 6. Uppe till vänster: de två isolerade vattenbaden. Nere till vänster: Överblick av det kalla vattenbadet, förvaringslådorna och förvaringsrören. Till höger: Förvaringsrör för krabba.*

I det kalla vattenbadet uppehölls temperaturen av två vattenpumpar (Juwel Ecoflow 1000 samt Eheim CompactOn 2000) som konstant pumpade vatten till två kylare (Aqua Medic TK 2000) samt en pump som uppehöll rörelse inom vattenbadet för att jämna ut temperaturskillnader (Juwel Ecoflow 500). I det varma vattenbadet uppehölls temperaturen av 3 stycken värmare (Eheim Jäger 300 W) samt en vattenpump (Eheim CompactON 2000) kopplad till kylare (Aqua Medic TK 2000) och två pumpar för att uppehålla rörelse i vattnet och jämna ut temperaturskillnader (Eheim compactON 600, Eheim CompactON 1000). Ytterligare 2 stycken Eheim Jäger 300 W värmare tillades i början av september. En Hobo logger placerades i bägge vattenbad för att mäta temperaturen varje timme. Upplägget för apparaturen kan ses på figur 7. Temperaturen och syremängden mättes också manuellt varje

dag ur varje förvaringslåda med en optisk syremätare (YSI ProODO) för att försäkra jämna förhållanden mellan förvaringslådorna. Studien utfördes utomhus under tak och de rådande naturförhållandena varierade kraftigt (början av augusti till slutet av september) under experimenten i såväl temperatur, mängd solljus, väder och vind. Detta orsakade fördröjning i stabiliserandet av temperaturerna och också naturlig variation då experimenten var i gång. Under de sista veckorna av experimenten lades trasmattor över vattenbaden till natten för att ytterligare isolera vattenbaden och hålla de önskade temperaturerna stabila.



Figur 7. Schematisk bild över apparaturupplägget för de temperaturreglerade vattenbaden. Vattenbaden representeras av de gula fyrkanterna och samlingslådorna av de gröna sträckade fyrkanterna. Krabbornas förvaringsrör representeras av de vita rören i förvaringslådorna. Till vänster det varma vattenbadet och till höger det kalla vattenbadet. De röda rektanglarna i det varma vattenbadet representerar värmarna. A) Röret med färskt vatten från Husöfjärden, B) hålet där överflödsvatten rinner ut C) Hobo-logger D) Kylare kopplade till pumpar, den mörkare pilen representerar vatten in i kylaren, den ljusare pilen kallt vatten ut ur kylaren. Pumparna är numrerade 1. Eheim CompactOn 1000, 2. Eheim CompactOn 600, 3. Eheim CompactOn 2000, 4. Juwel Ecoflow 1000, 5. Juwel Ecoflow 500, 6. Eheim Compacton 2000. Pilarna från de fristående pumparna (1., 2. och 5.) visar riktningen av vattenflödet. Bilden är riktgivande och skapad med BioRender.com.

### 2.2.3 Skötselrutiner

Krabborna matades var tredje dag med fryst fisk (sej eller alaska pollock) skuret i ca 0,5 cm x 0,3 cm bitar samt tabletter för akvariefisk (Dennerle Pleco meny) gjorda på växter och



insekter för att tillförse dem med mångsidig föda. Krabborna gavs ca 1/2 tablett per man motsvarande ~0,25 g. Utöver det hade krabborna möjlighet att filtrera näring ur det genomströmmande havsvattnet. Mängden mat hölls mångsidig och stor nog för att motsvara ad libitum förhållanden och på så vis försäkra en relativt jämn hungernivå under experimenten. Var tredje dag, i samband med matningen, putsades förvaringsrören i ett ämbar med havsvatten för att avlägsna matrester och avföring samt putsa myggnäten från ackumulerat slam. Var nionde dag rengjordes förvaringsakvarierna och vattenbaden i samband med matningen. Krabbornas kondition granskades visuellt varje dag för att få en överblick om deras födointag och mående, samt skalbyten. Skötselrutinerna planerades och utfördes på bästa vis för att minimera hanteringen och därmed mängden stress krabborna utsattes för. Sysslorna utfördes alltid efter experimenten.

## 2.3 Beteendeeperiment

### 2.3.1 Översikt

Eftersom djärvhet, utforskningsbenägenhet, aktivitet och socialitet är personlighetsdrag som kraftigt associeras med dispersionsförmåga (Holway & Suarez, 1999; Cote et al., 2010a) valdes dessa personlighetsdrag att studeras under beteendeeperimenten. För att mäta djärvhet valdes att utföra ett experiment där man mäter hur lång tid det tar för krabban att lämna sitt gömställe efter en störning (eng. latency to emerge test). Det är en allmänt använd metod i beteendeforskning för att mäta djärvhet, trots att det är värt att beakta att det finns diskussioner och kritik för att den inte längre anses vara optimal (Carter et al., 2012; Beckman & Biro, 2013). Aktivitet mättes som den tid som krabban uppvisade någon form av rörlighet, alltså hur lång stund den var aktiv under experimentet. Utforskningsbenägenhet valdes att mäta som mängd utforskat akvarium (%) eftersom de vanligt förekommande sätten att mäta beteenden på personlighetsaxeln för utforskningsbenägenhet-undvikande är att sätta djuret i en obekant miljö eller utsätta den för ett obekant objekt eller hot (Carter et al., 2012). Djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet mättes under ett och samma experiment då mätningarna för de tre personlighetsdragen hade egna tydliga definitioner i enlighet med Cote et al. (2005). Eftersom experiment för socialitet bör kunna mäta en individs reaktion till närvaron eller frånvaron av artfränder (Réale et al., 2007) valdes socialitet att studeras i ett akvarium med artfränder bakom en mellanvägg och mäta om krabban väljer att spendera tid i

närheten av artfränderna eller längre bort från dem.

Varje individ studerades för varje personlighetsdrag två gånger för att kunna analysera om krabborna uppvisade konsekventa beteenden över tid och för att ytterligare kunna ta deras inomindividuella skillnader i beteende i beaktande. Max ett test utfördes per dag per krabba för att upplevd stress från ett experiment inte skulle påverka utkomsten ur ett annat. Krabbor som bytt skal gavs 24h tid att hårdna innan de utsattes för ett experiment. Experimenten utfördes i slumpmässig ordning mellan klockan 08.00-21.00 i naturligt varierande ljusförhållanden. Dock utfördes samma experiment på samma individ aldrig inom ett tre timmars tidsintervall så att inverkan av mängden solljus eller krabbans levnads rytm skulle vara slumpmässig och effekten av dem därmed minimeras.

Beteendexperimenten utfördes i specifika experimentakvarium som stod i temperaturkontrollerade, grunda vattenbad (63 x 131 x 12 cm). Det varma experimentvattenbadet värmdes med en Eheim Jäger 300 värmare och vattnet cirkulerades med en Juwel Ecoflow 600 pump för socialitetsexperimentet. För experimentet för djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet byttes den ena värmaren i vattenbadet ut mot två Eheim Jäger 75 värmare som placerades i experimentakvarierna. Experimentakvariernas kalla vattenbad kylades av en Teco Tank Chiller 2000 till vilken vattnet pumpades med en Eheim CompactOn 1000 pump. Som bottensubstrat i alla experimentakvarium användes ett ca 1 cm tjockt lager sållad och tvättad sand av kornstorleken ca 1 mm. Bottensubstratet möjliggjorde normal rörelse för krabban. Experimenten utfördes mellan 26.08-18.09.2021.

### **2.3.2 Beteendexperiment: djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet**

Djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet mättes under samma beteendexperiment som utfördes i två stycken 49 l akvarium á 40 cm x 35 cm x 35 cm. I bägge akvarierna placerades rekvisita att utforska: en kakelbit, två glasburkar samt både kort och långt konstgjort gräs (av grönt presentband) enligt figur 8. I en av glasburkarna placerades en bit av en räkstjärt som lockbete. Innan experimenten byttes 17 l vatten ur bägge experimentakvarierna och ersattes med vatten ur respektive vattenbad (det varma vattenbadet under varma experiment, det kalla vattenbadet under kalla experiment). Temperaturen mättes med YSI ProODO för att säkerställa rätt temperatur. Sanden slätades ut för hand och möjliga rekvisita som flyttats på placerades på sina rätta ställen innan en ny individ placerades i akvariet.

Själva experimentet utfördes så att ena änden på krabbans förvaringsrör öppnades och röret

med krabban i fördes ner i akvariet och placerades vid ena kanten av akvariet, vilket tillät krabban att komma ut ur röret och röra sig fritt i akvariet. Hanteringen innan placeringen kunde ses som en störning. Experimentet filmades uppifrån med GoPro-kamera i 30 minuter (tidtagningen började från den sekund då handen som placerade röret avlägsnade sig ur vattnet), med resolutionen 1080 och timelapse med en bild med 0,5 sekunders mellanrum.

Djärvhet mättes som den tid (sekunder) det tog för krabban att lämna sitt gömställe (förvaringsröret) och som kriterium för att lämna gömstället räknades att minst en av krabbans fötter rörde vid sanden utanför. Krabbor som inte lämnade röret gavs maximal tiden 1800 sekunder.

Aktiviteten mättes som den tid (sekunder) då krabban uppvisade rörelse under experimentet. Tiden började från den sekund som krabban kom ut ur röret (en fot i sanden). All rörelse räknades, såväl aktiv förflyttning som då krabban grävde, åt eller stod stilla men rörde på sina lemmar. Aktiviteten kunde inte räknas under den stund då en individ exempelvis gömde sig bakom röret och inte var synlig om inte det var uppenbart att krabban var aktiv då till exempel röret flyttade på sig eller rörelsen var synlig genom spegelbilden i akvariets vägg. Individer som inte lämnade sitt förvaringsrör fick aktivitet 0.

Djärvhet och aktivitet mättes med event recorder programmet CowLog (Pastell, 2016) och uppspelningen av filmerna gjordes med medieprogrammet VLC Media Player.

Utforskningsbenägenhet mättes som procent utforskat akvarium. Detta gjordes genom att placera en plastfilm på datorns skärm, med en schablon av ett rutfält som delade in akvariets botten i 10 x 12 kvadratiske rutor (120 rutor) och rita av krabbans rörelsemönster på schablonen då videon spelades upp (VLC Media Player). Mängden rutor krabban rörde sig i räknades och omvandlades till procent för att beskriva hur stor andel av akvariet krabban utforskade. Krabbor som inte lämnade röret gavs utforskningsbenägenhet 0.

### **2.3.3 Beteendexperiment: socialitet**

Socialitet mättes som den tid som krabban valde att spendera i närheten av för krabban okända artfränder. Testet utfördes i två akvarier på 24,3 l (30 cm x 45 cm x 18 cm) som delats in i tre fack, som bestod av två mindre fack (30 x 10 cm) i båda ändarna av akvariet och ett större fack på mitten (30 x 25 cm) (figur 8). Mellanväggarna mellan facken var gjorda

av trälistor och myggnät, med en kant av plast ovanom för att förhindra klättring. Myggnätet tillät vattenflöde mellan facken och gav experimentkrabban både visuell och kemisk kontakt genom mellanväggen. Bägge mindre facken hade en 5 x 5 cm bit av konstgjort sjögräs (grönt presentband) för att erbjuda lockande skydd. Innan experimenten byttes 10 l vatten ut från bägge experimentakvarierna och ersattes med vatten ur det vattenbad som representerade samma temperaturförhållanden. Temperaturen i experimentakvarierna mättes med YSI ProODO för att säkerställa rätt temperatur. Sanden i akvariet slätades ut för hand mellan experimenten. Experimentet utfördes så att fyra artfränder placerades i det ena lilla (10 cm) facket, medan det andra lilla facket inte innehöll artfränder. I vilket fack artfränderna placerades varierades så att de möjliga rumsliga effekterna skulle minimeras. Artfränderna gavs minst 20 minuter innan experimentets början att akklimatisera sig till experimentakvariet. Artfränderna bestod av en pool av sexton individer av jämn storlek (medelvikt 2,6 g ( $\pm 0,14$  SE), medelbredd: 18,2 mm ( $\pm 0,34$  SE), dominanta saxens medellängd: 16 mm ( $\pm 0,42$  SE) och vilka fyra individer som användes under experimenten valdes slumpmässigt varje dag. Artfränderna var fångade på Åland och var därmed okända för alla krabbor som studerades. Detta gjordes för att undvika individuell eller populationsmässig inverkan på experimentresultaten. När experimentet började placerades krabban på sanden i mitten av akvariet och tilläts röra sig fritt i 20 minuter. Experimentet filmades med GoPro-kamera i 20 minuter med resolutionen 1080 och timelapse med en bild med 0,5 sekunders mellanrum. Tidtagningen räknades från den sekund handen som placerade krabban hade kommit ut ur akvariet och när krabban stod stabilt och upprätt på sanden. Under videoanalysen markerades på en plastfilm på skärmen ett mätområde som var 3 cm brett och parallellt med den mellanvägg till det fack som innehöll artfränder. Socialitet mättes som den totala tiden experimentkrabban spenderade i det markerade området. Analysen utfördes med programmet CowLog (Pastell, 2016) och uppspelningen med medieprogrammet VLC Media Player.



Figur 8. Schematiska bilder av experimentakvarierna. Till vänster akvariet i vilket mätningar gjordes för djärighet, utforskningsbenägenhet och aktivitet. Till höger akvariet som användes för mätning av socialitet. Bilderna är skapade med BioRender.com.

### 2.3.4 Efter experimenten

Efter experimenten mättes alla krabbor på nytt för vikt, bägge saxarnas längd och tjocklek, sköldens bredd och längd. Eftersom krabban är en potentiellt skadlig invasiv art kunde inga fångade krabbor släppas tillbaka ut i naturen. De krabbor som användes i experimenten packades enskilt i minigrippåse och avlivades genom frysning för att kunna förvaras för potentiella framtida studier. Resterande krabbor som fångades eller användes i studien avlivades mekaniskt genom att krossa krabbans nervcentrum vilket anses vara ett etiskt sätt att avliva krabbor (RSPCA Australia, 2016).

## 2.4 Statistiska analyser

Allt data undersöktes före analyserna huruvida de uppfyllde kraven för parametriska test genom att testa för homogena varianser med Levenes test och residualernas normalfördelning med Shapiro–Wilks test. Alla statistiska analyser utfördes med SPSS (IBM SPSS Statistics version 29.0.0), förutom repeterbarhetsanalysen som utfördes i R med rtpR-paketet (Stoffel et al., 2017).

### 2.4.1. Temperaturbehandlingarna

För att försäkra att de två temperaturbehandlingarna skilde sig från varandra utfördes ett tvåsidigt t-test för att jämföra vattentemperaturerna mellan de två förvaringsvattenbaderna, eftersom datat inte uppfyllde kravet för homogena varianser tolkades det resultat som var

korrigerat för att inte uppfylla kravet för homogena varianser. Ett tvåsidigt t-test utfördes också för att jämföra temperaturerna mellan experimentakvarierna och för den användes ett sammansatt data för alla fyra experimentakvarium för de varma temperaturerna och ett sammansatt data för alla fyra experimentakvarium för de kalla temperaturerna.

#### **2.4.2 Morfologiska mätningar**

För att undersöka om de olika populationerna uppvisade skillnader i morfologi jämfördes krabbornas vikt, sköldens bredd och den dominanta saxens längd med en envägs variansanalys (ANOVA). För denna analys användes de morfologiska mätningar som tagits i början av studien eftersom det motsvarar deras naturliga storlekar då de inte ännu påverkats av temperaturbehandlingarna eller andra omständigheter de utsatts för under studien.

Eftersom data för vikt uppfyllde kraven för homogena varianser enligt Levenes test ( $P > 0,05$ ) utfördes en ANOVA med ett Tukey post hoc-test för att se mellan vilka populationer det fanns en möjlig skillnad. Data för såväl sköldens bredd samt den dominanta saxens längd uppfyllde inte kraven för homogena varianser enligt Levenes test ( $P < 0,05$ ) och därmed utfördes ett Welch ANOVA samt ett Games–Howell post hoc test för att undersöka om det fanns signifikanta skillnader för dessa mätningar mellan populationerna.

Analyser utfördes också för att jämföra om det fanns en skillnad mellan kärn- och randpopulationerna och mellan de två temperaturbehandlingarna för vikt, sköldens bredd och den dominanta saxens längd. Data för dessa analyser uppfyllde kraven för homogena varianser (Levenes test  $P < 0,05$ ) och därmed användes en envägs variansanalys (ANOVA).

#### **2.4.3 Tillväxt**

För att undersöka ifall krabborna vuxit under experimenten och ifall tillväxten var olika mellan de två populationstyperna eller temperaturbehandlingarna utfördes en variansanalys för upprepade mätningar (RM ANOVA) som jämförde vikten före och vikten efter experimenten. Eftersom krabbor växer genom att ömsa sitt skal (Hartnoll, 2001) användes endast data från de individer som genomgått skalbyte under studiens gång. Datat för analysen uppfyllde kravet för jämlika kovarians matriser (Boxs test  $P > 0,05$ ). Resultaten tolkades enligt uppfyllda krav för sfäricitet (Mauchlys test för sfäricitet  $P > 0,5$ ).

#### **2.4.4 Repeterbarhetsanalys**

För att svara på frågan om slamkrabban uppvisar konsekventa beteenden, alltså personlighet,

analyserades om krabborna uppvisade konsekvent beteende under två mätningar för samma beteende, för alla fyra beteenden: aktivitet, djärvhet, utforskningsbenägenhet och socialitet. Detta gjordes med en generaliserad linjär blandmodell (GLMM) där repeterbarheten (R) kalkylerades som variansen inom gruppens medelvärde (varians inom gruppen  $V_G$ ) dividerat med summan av variansen inom gruppen ( $V_G$ ) och residualernas varians ( $V_R$ ) för hela data, alltså:  $R = V_G / (V_G + V_R)$ . I detta fall då repeterbarheten studerades på individnivå, användes en individ som en grupp. Krabbor som saknade ett resultat för något personlighetsdrag användes inte i analysen. För tolkningen av resultaten användes Martin & Batesons (1986) skala för repeterbarhet ( $r < 0,2$  väldigt låg repeterbarhet,  $r = 0,2 < 0,4$  låg repeterbarhet,  $r = 0,4 < 0,7$  måttlig repeterbarhet,  $r = 0,7 < 0,9$  hög repeterbarhet,  $r > 0,9$  väldigt hög repeterbarhet).

#### **2.4.5 Beteendeanalyser**

De fyra personlighetsdrag som studerades: djärvhet, aktivitet, utforskningsbenägenhet och socialitet analyserades för att undersöka om det fanns en skillnad i beteende mellan kärn- och randpopulationer och huruvida temperaturbehandlingarna påverkade krabbornas beteenden. Krabbans vikt (före experimenten) togs också i beaktande i beteendeanalyserna, eftersom krabbans storlek kan ha en effekt på dess beteende. I analyserna undersöktes dessa förklarande variabler enskilt och som interaktioner mellan varandra.

För beteendeanalyserna användes för varje krabba ett medeltal av de två mätningarna som gjorts för ett beteende. På så vis togs också den inom individuella variationen i beaktande i analyserna. Dock utelämnades alla höger- eller vänstercensurerade resultat och därmed uteslöts de individer som saknade bägge resultaten för ett beteende ur analysen (nio stycken för djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet). Dessutom saknades en krabbas resultat för alla mätningar eftersom den dog i början av studien.

Eftersom data för djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet inte uppfyllde kraven för variansanalys valdes det att utföra generaliserade linjära modeller för analyserna av dessa beteenden. För att kunna utföra den bästa möjliga analysen utfördes först ett informationsteoretiskt modellval med Akaikes informationskriterium som korrigerats för liten sampelstorlek (AICc). Med hjälp av AICc kunde de olika modellerna jämföras för att hitta den mest parsimoniska modellen, det vill säga den modell som på bästa vis kan förklara data på minst komplexa sätt. En modell som uppvisar låga AICc värden är mer passande för datat och identifieras genom att stegvis förenkla modellen och jämföra skillnaden av AICc

( $\Delta AICc$ ) mellan modellerna. Ju större  $\Delta AICc$  är desto mindre sannolikt är modellen den bästa möjliga för datat. En skillnad mellan 0-2  $AICc$  fungerar som gränsvärden eftersom modellen ännu beskriver en substantiell del av variationen i data jämfört med den bästa modellen, medan 4-7  $\Delta AICc$  beskriver betydligt mindre del av variationen i data jämfört med den bästa modellen och  $> 10 \Delta AICc$  betyder att modellen inte längre beskriver datat på ett väsentligt sätt jämfört med den bästa modellen (Burnham & Anderson, 2002). Enligt denna metod valdes den mest parsimoniska modellen för analysen för varje beteende enligt redovisningen i följande stycken.

#### 2.4.5.1 Djärvhet

För analysen användes en generaliserad linjär modell (GLZ) och analysen utfördes med en gamma felfördelning med en loglänk-funktion, Satterthwaite approximation av frihetsgrader, samt robust estimering för att minimera effekter för antaganden som möjligen inte uppfyllts. För att hitta den mest parsimoniska modellen för att analysera djärvhet evaluerades stegvis olika modeller med hjälp av  $AICc$ .

Tio modeller evaluerades med djärvhet som responsvariabel. Som förklarande variabler fungerade populationstyp, temperatur och vikt, enskilt och som interaktioner mellan varandra.

Modell 1: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*populationstyp + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 2: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 3: Temperatur + populationstyp + vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 4: Populationstyp + vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 5: Vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 6: Populationstyp

Modell 7: Populationstyp\*vikt före

Modell 8: Temperatur

Modell 9: Vikt före

Modell 10: Populationstyp + vikt före



Här har enskilda effektvariabler betecknats med +, medan interaktionen mellan två variabler betecknats med \*, t.ex. betecknas interaktionen mellan vikt och temperatur vikt\*temperatur. Resultaten för jämförelserna av modellerna hittas som bilaga (1). Den slutliga modellen som valdes var modell 10: populationstyp + vikt före.

#### 2.4.5.2 Aktivitet

Analysen utfördes med en generaliserad linjär modell (GLZ) med en linjär fördelning, Satterthwaite approximation av frihetsgrader, samt robust estimering för att minimera effekter för antaganden som möjligen inte uppfyllts. För att hitta den mest parsimoniska modellen för att analysera aktivitet evaluerades stegvis olika modeller med hjälp av AICc.

Sju modeller evaluerades med aktivitet som responsvariabel. Som förklarande variabler fungerade populationstyp, temperatur och vikt, enskilt och som interaktioner mellan varandra.

Modell 1: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*populationstyp + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 2: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 3: Temperatur + vikt före + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 4: Temperatur + vikt före + temperatur\*vikt före

Modell 5: Temperatur + vikt före

Modell 6: Temperatur

Modell 7: Vikt före

Resultaten för jämförelserna av modellerna hittas som bilaga (2). Den slutliga modellen som valdes var modell 1: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*populationstyp + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

#### 2.4.5.3 Utforskningsbenägenhet

Utforskningsbenägenhet analyserades med en generaliserad linjär modell (GLZ) med en linjär fördelning, Satterthwaite approximation av frihetsgrader, samt robust estimering för att minimera effekter för antaganden som möjligen inte uppfyllts. För att hitta den mest

parsimoniska modellen för att analysera aktivitet evaluerades stegvis olika modeller med hjälp av AICc.

Sju modeller evaluerades med utforskningsbenägenhet som responsvariabel. Som förklarande variabler fungerade populationstyp, temperatur och vikt, enskilt och som interaktioner mellan varandra.

Modell 1: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*populationstyp + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 2: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 3: Temperatur + populationstyp + vikt före + populationstyp\*vikt före

Modell 4: Temperatur + populationstyp + vikt före

Modell 5: Temperatur + vikt före

Modell 6: Temperatur

Modell 7: Vikt före

Resultaten för jämförelserna av modellerna hittas som bilaga (3). Den slutliga modellen som valdes var modell 1: Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur\*populationstyp + temperatur\*vikt före + populationstyp\*vikt före

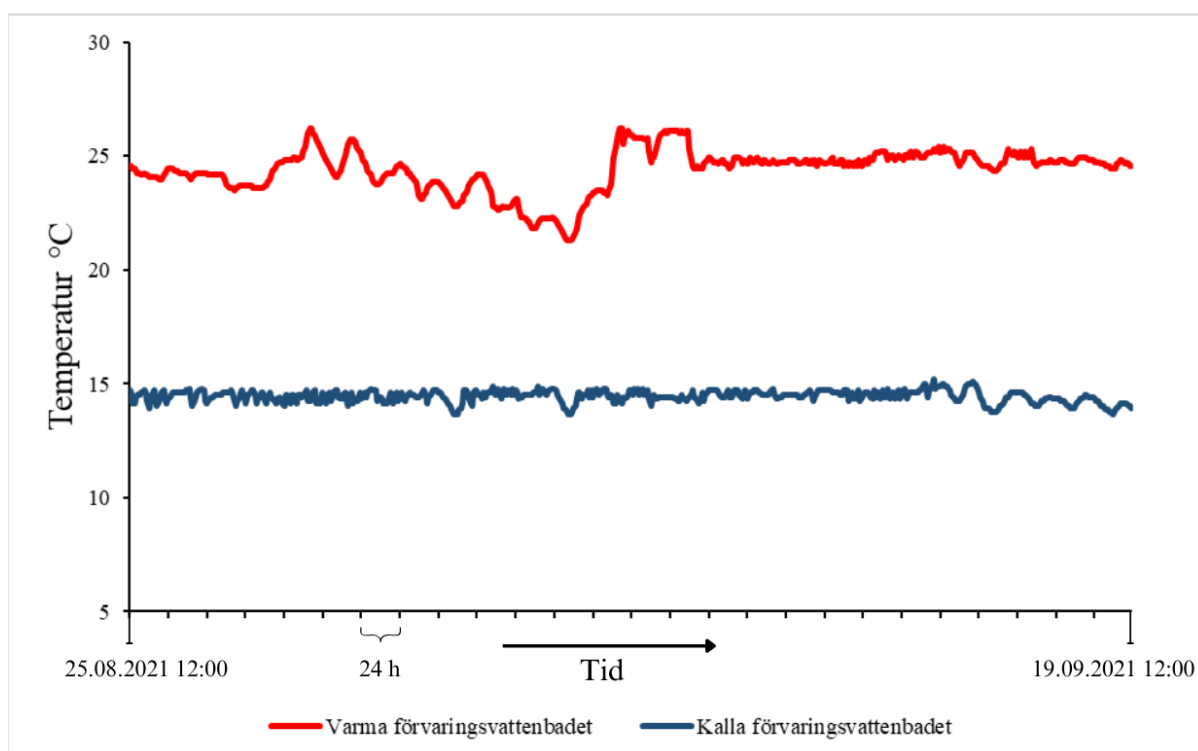
#### **2.4.5.4 Socialitet**

Datat för socialitet uppfyllde kraven för normalfördelning och homogena varianser och därmed analyserades datat med en variansanalys för att jämföra om det fanns skillnader i socialitet mellan temperaturbehandlingarna eller populationstyperna eller interaktionerna mellan dessa. Vikt användes som kovariat.

## 3. Resultat

### 3.1 Temperatur

Det varma förvaringsvattenbadet hade en medeltemperatur på 24,4 °C ( $\pm 0,04$  SE) och det kalla förvaringsvattenbadet en medeltemperatur på 14,4 °C ( $\pm 0,01$  SE) (figur 9). Dessa två behandlingstemperaturer skilde sig signifikant från varandra ( $t_{718,9} = 372,19 = P < 0,001$ ). De varma experimentakvarierna hade en medeltemperatur på 24,0 °C ( $\pm 0,20$  SE) och de kalla experimentakvarierna en medeltemperatur på 14,4 °C ( $\pm 0,17$  SE) och de skilde sig också signifikant från varandra ( $t_{56} = 36,53 = P < 0,001$ ).



Figur 9. Temperaturen i förvaringsvattenbaden under beteendeeexperimentens gång, mätt med HOBO-logger med en timmes mellanrum. Skalan på x-axeln representerar tid i 24h intervaller, mätt från och med 25.08.2021 klockan 12:00 till 19.09.2021 klockan 12:00.

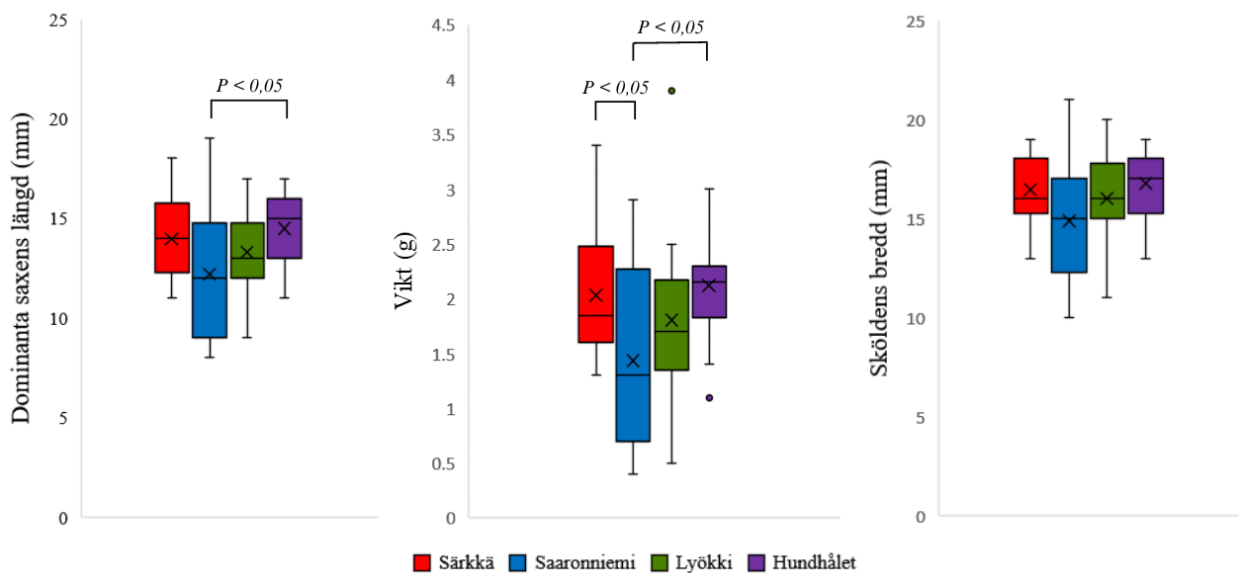
### 3.2 Morfologiska mätningar

#### 3.2.1 Storlek

Krabborna från Särkkä och Hundhålet var de största i storlek enligt vikt, medan Saaronniemi var de minsta (ANOVA  $F_{3,7} = 4,244$ ,  $P = 0,008$ , Tukey HSD post hoc test för båda  $P < 0,05$ ).

Lyökki skilde sig inte åt från de tre andra populationerna ( $P > 0,05$ ). Krabborna från Hundhålet hade de längsta dominanta saxarna, medan krabborna från Saaronniemi hade de minsta (Welch ANOVA  $F_{3,41} = 2,935$ ,  $P = 0,044$ , Games–Howell post hoc test  $P = 0,047$ , 95% CI = [-4,58, -0,02]). Den dominanta saxens längd på krabborna från Lyökki och Saaronniemi skilde sig inte från varandra eller de andra populationerna ( $P > 0,05$ ). Inga skillnader hittades mellan populationerna gällande sköldens bredd (Welch ANOVA  $F_{3,41} = 1,98$ ,  $P = 0,133$ ) (figur 10).

Då populationerna parades ihop enligt kärn- och randpopulationer hittades inga skillnader i vikt (ANOVA  $F_{1,78} = 2,177$ ,  $P = 0,144$ ), sköldens bredd ( $F_{1,78} = 1,905$ ,  $P = 0,171$ ) eller den dominanta saxens längd ( $F_{1,78} = 2,267$ ,  $P = 0,136$ ) mellan populationstyperna. Likaså då krabborna delades in enligt temperaturbehandlingarna. Inga skillnader för varken vikt (ANOVA  $F_{1,76} = 0,301$ ,  $P = 0,585$ ), sköldens bredd ( $F_{1,76} = 0,74$ ,  $P = 0,392$ ), eller den dominanta saxens längd ( $F_{1,76} = 0,347$ ,  $P = 0,558$ ) hittades mellan krabborna i den varma och kalla behandlingen.

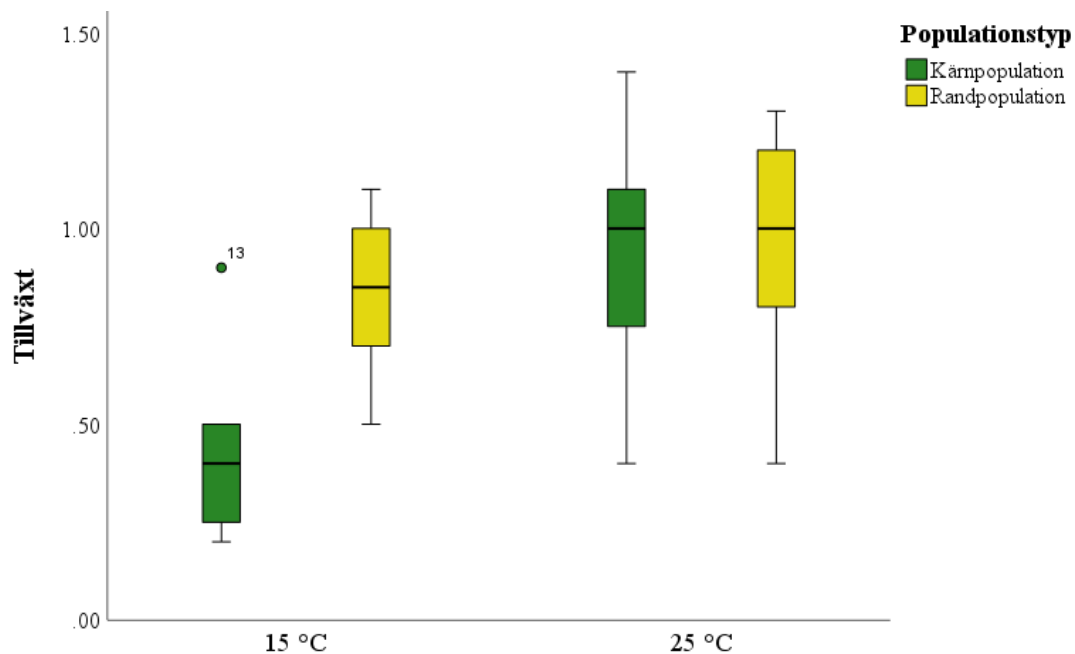


Figur 10. Krabbornas vikt, den dominanta saxens längd och sköldens bredd för de fyra populationerna, mätt före experimenten. Låddiagrammet visar medianvärdet (sträcket), medelvärdet (krysset), undre och övre kvartilen (färgade rutan), minimum- och maximumvärden, möjliga outliers samt mellan vilka populationer signifikanta skillnader hittades.

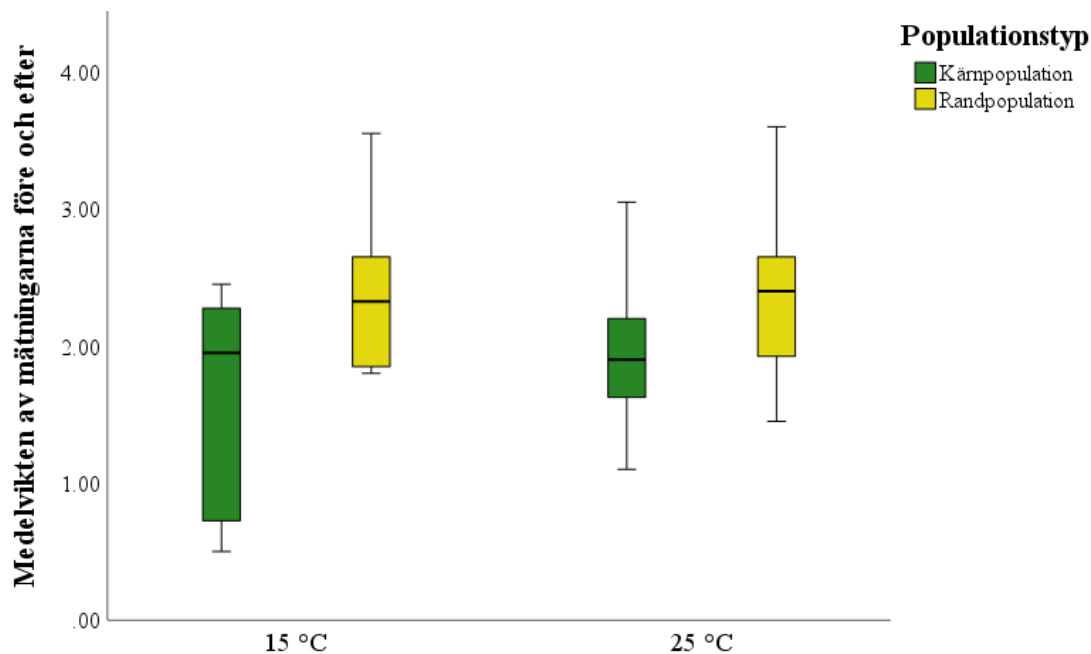
### 3.2.2 Tillväxt

Krabborna hade ökat i vikt under studiens gång (RM ANOVA  $F_{1,32} = 291,026$ ,  $P < 0,001$ ).

Tillväxten påverkades av populationstyp ( $F_{1,32} = 6,038$ ,  $P = 0,02$ ) och temperaturbehandling ( $F_{1,32} = 11,405$ ,  $P = 0,002$ ). Krabborna ökade signifikant mera i vikt i den varma behandlingen än i den kalla. I den kalla behandlingen ökade dessutom krabborna ur randpopulationerna betydligt mera i vikt än krabborna ur kärnpopulationerna (figur 10). Tillväxten orsakade också att en signifikant skillnad i medelvikt hittades för de olika populationstyperna ( $F_{1,32} = 7,233$ ,  $P = 0,011$ ) då krabborna ur randpopulationerna var lite tyngre än krabborna ur kärnpopulationerna (figur 11). Temperaturbehandlingarna hade ingen inverkan på detta ( $F_{1,32} = 0,555$ ,  $P = 0,462$ ).



Figur 11. Tillväxt enligt populationstyp och temperaturbehandling för de krabbor som genomgått skalbyte. Bägge populationstyper hade större tillväxt i den varma behandlingen än i den kalla. I den kalla behandlingen hade krabborna från randpopulationerna betydligt större tillväxt än krabborna från kärnpopulationerna.



Figur 11. Medelvikten av före och efter mätningarna för de krabbor som genomgått skalbyte, enligt temperaturbehandling och populationstyp. Krabborna från randpopulationerna var litet större än krabborna ur kärnpopulationerna då tillväxten togs i beaktande.

### 3.3 Beteendetest

#### 3.3.1 Repeterbarhetsanalys

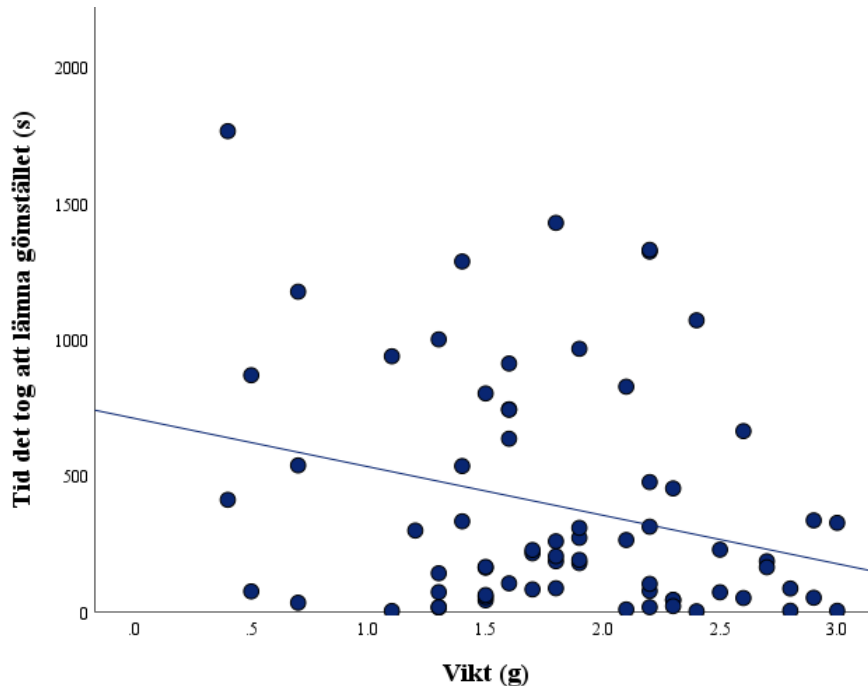
Krabborna uppvisade konsekvent beteende för alla fyra personlighetsdrag i repeterbarhetsanalysen. Enligt Martin & Batesons (1986) skala för repeterbarhet uppvisade krabborna låg repeterbarhet för djärvhet och aktivitet, samt måttlig repeterbarhet för utforskningsbenägenhet och socialitet (tabell 2).

Tabell 2. Tabellen visar för repeterbarhetsanalysen kalkylerad för varje personlighetsdrag, antal individer i analysen, repeterbarhet och standardfel, 95% konfidensintervall, signifikans och en verbal tolkning av repeterbarheten enligt skalan av Martin & Bateson (1986)

Beteende	n	R ± SE	95 % CI	P	Repeterbarhet
Djärvhet	79	0,331 ± 0,108	[0,087, 0,502]	= 0,001	Låg
Aktivitet	78	0,391 ± 0,101	[0,165, 0,574]	<0,001	Låg
Utforskningsbenägenhet	79	0,458 ± 0,096	[0,242, 0,616]	<0,001	Måttlig
Socialitet	78	0,443 ± 0,088	[0,269, 0,601]	<0,001	Måttlig

#### 3.3.2 Djärvhet

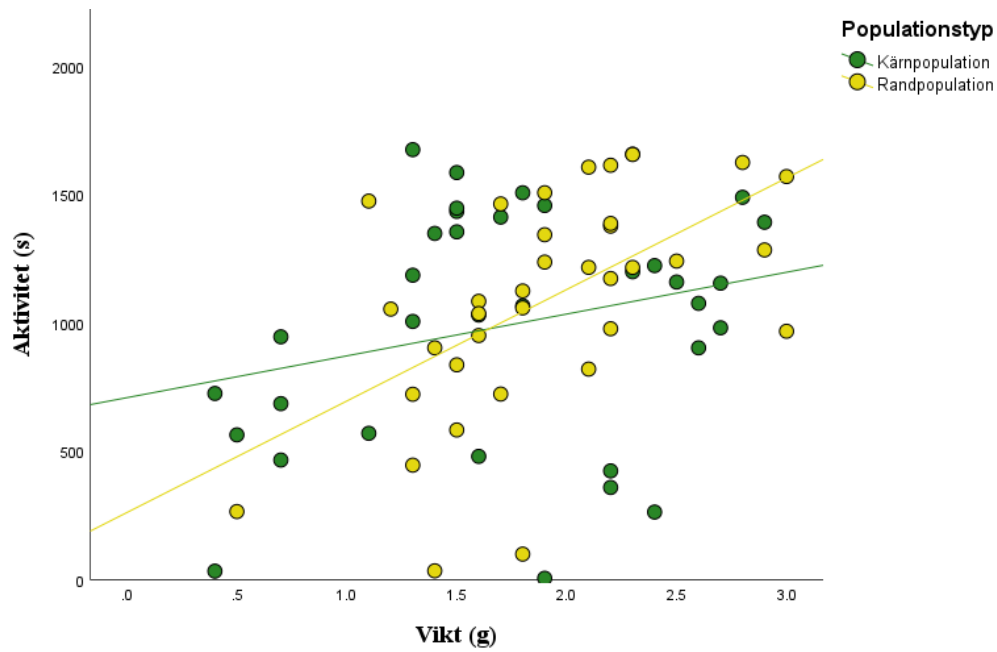
Krabbornas djärvhet påverkades av deras vikt, då större krabbor var snabbare på att lämna sitt gömställe än små krabbor ( $F_{1,67} = 6,667$ ,  $P = 0,012$ ) (figur 12). Populationstypen hade ingen effekt på djärvhet ( $F_{1,67} = 0,356$ ,  $P = 0,553$ ).



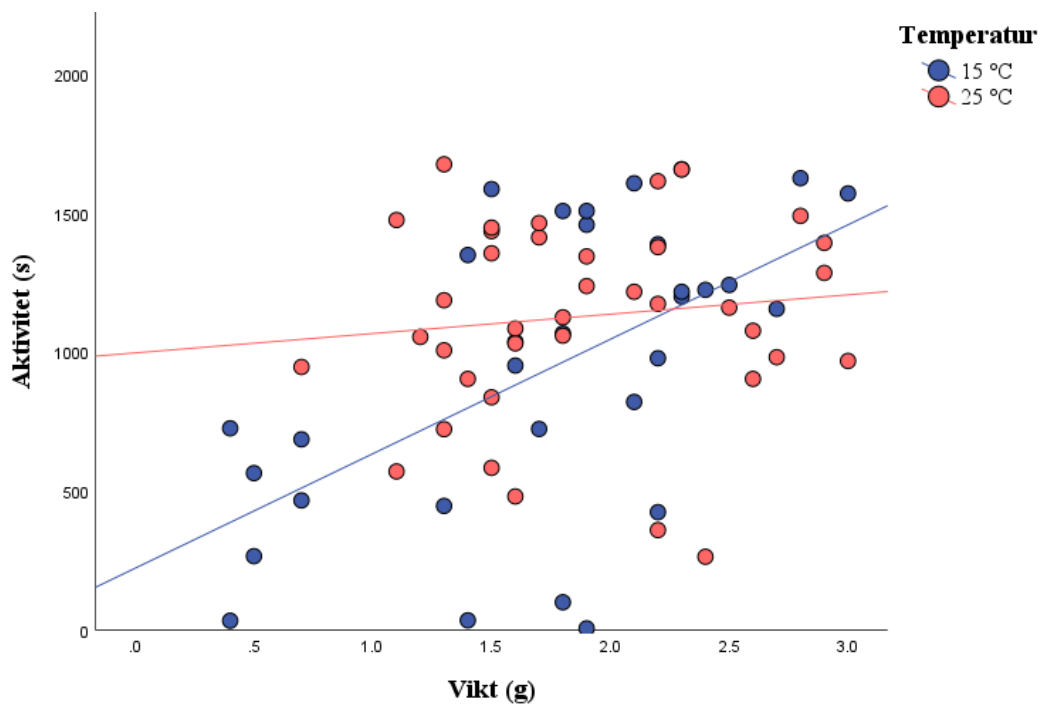
Figur 12. Krabbornas vikt hade en signifikant effekt på den tid det tog att lämna gömstället. Större krabbor var snabbare på att lämna gömstället än små krabbor. Observera att diagrammet bör tolkas inverterat då man tolkar det för djärvhet. Ju längre tid det tog krabban att lämna gömstället desto lägre grad av djärvhet.

### 3.3.3 Aktivitet

Större krabbor visade sig vara mer aktiva än mindre krabbor ( $F_{1,63} = 22,063$ ,  $P < 0,001$ ) men viktens effekt på krabbornas aktivitet var också beroende av temperaturen (temperatur\*vikt  $F_{1,63} = 8,975$ ,  $P < 0,004$ ) och populationstypen (populationstyp\*vikt  $F_{1,63} = 6,141$ ,  $P < 0,016$ ) vilket förklaras i figur 13 och 14. Krabborna i den varma temperaturbehandlingen var aktivare än krabborna i den kalla temperaturbehandlingen ( $F_{1,63} = 12,863$ ,  $P < 0,001$ ) och krabborna ur randpopulationerna var mer aktiva än krabborna ur kärnpopulationerna ( $F_{1,63} = 5,341$ ,  $P = 0,024$ ) (figur 15). En effekt av interaktionen temperatur\*populationstyp hittades inte ( $F_{1,63} = 1,149$ ,  $P = 0,288$ ).

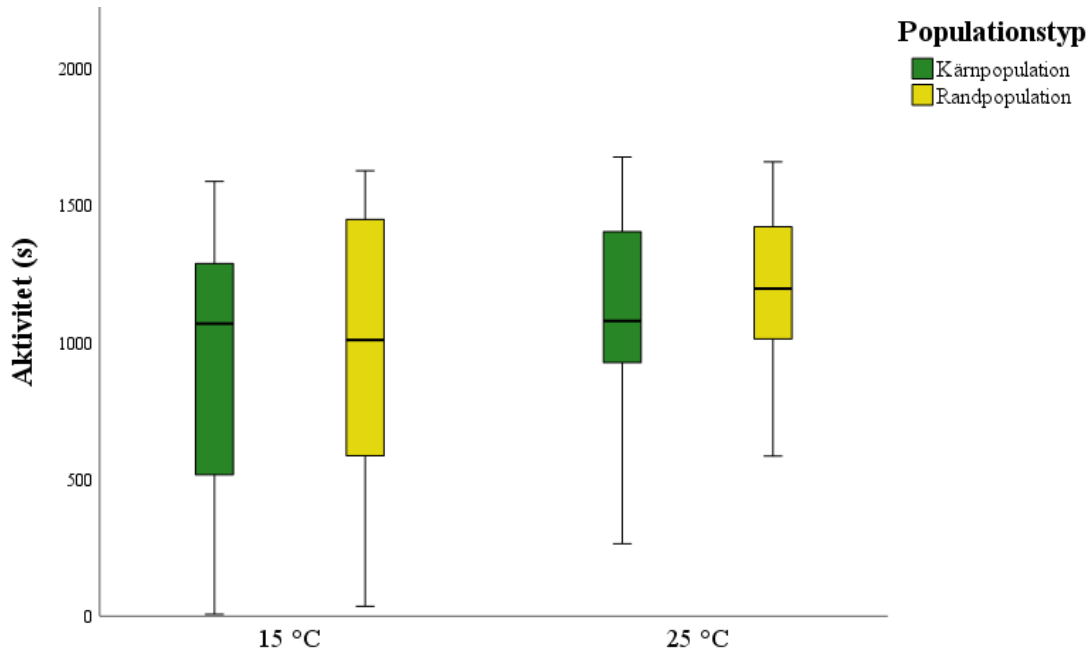


Figur 13. Aktiviteten som en funktion av krabbornas vikt för de två populationstyperna. Aktiviteten ökade kraftigare enligt vikt för krabborna ur randpopulationerna, då stora krabbor ur randpopulationerna uppvisade betydligt högre grad av aktivitet än krabbor av motsvarande storlek från kärnpopulationerna. Små krabbor ur randpopulationerna uppvisade också lägre aktivitet än krabbor av motsvarande storlek ur kärnpopulationerna.





Figur 14. Aktiviteten som en funktion av krabbornas vikt för de två temperaturbehandlingarna. Större krabbor uppvisade högre grad av aktivitet men storleken hade en betydligt kraftigare effekt i de kallare temperaturerna. I den varma temperaturen var krabborna mer jämnt aktiva: små krabbor uppvisade nästan lika hög aktivitet som större krabbor.

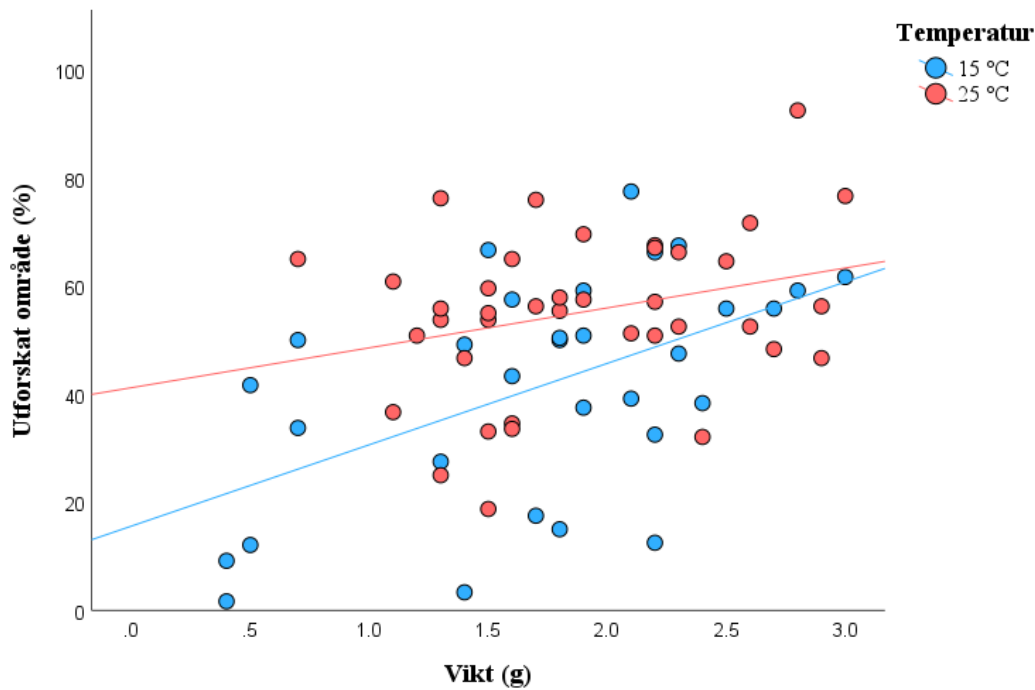


Figur 15. Aktivitet för de två olika temperaturbehandlingarna enligt populationstyp. Krabborna i den kalla behandlingen var ungefär lika aktiva i de båda populationstyperna. Krabbornas aktivitet ökade i den varma behandlingen, men randpopulationernas aktivitet ökade kraftigare än kärnpopulationernas.

### 3.3.4 Utforskningsbenägenhet

Krabborna i den varma temperaturbehandlingarna hade en högre benägenhet för att utforska för dem ett okänt område än krabborna i den kalla behandlingen ( $F_{1,63} = 6,709$ ,  $P = 0,012$ ).

Dessutom visade det sig att större krabbor uppvisade högre grad av utforskningsbenägenhet än mindre krabbor ( $F_{1,63} = 23,098$ ,  $P < 0,001$ ). Förhållandet mellan utforskningsbenägenhet, krabbornas vikt och temperaturbehandlingarna visas i figur 16. Utforskningsbenägenheten skilde sig inte mellan de olika populationstyperna ( $F_{1,63} = 2,866$ ,  $P = 0,095$ ). Interaktionerna temperatur\*populationstyp ( $F_{1,63} = 1,460$ ,  $P = 0,231$ ), temperatur\*vikt ( $F_{1,63} = 2,838$ ,  $P = 0,097$ ) och populationstyp\*vikt ( $F_{1,63} = 2,050$ ,  $P = 0,157$ ) hade inga effekter på krabbornas utforskningsbenägenhet.



Figur 16. Krabbornas utforskningsbenägenhet som en funktion mot deras vikt, enligt de två temperaturbehandlingarna. Större krabbor var mer benägna att utforska för dem ett okänt akvarium än små krabbor. Denna skillnad mellan storlekarna var mindre i varma behandlingen, då också små krabbor uppvisade relativt hög grad av utforskningsbenägenhet.

### 3.3.5 Socialitet

Krabbornas socialitet var oberoende av deras populationstyp, storlek eller vilken temperaturbehandling de undergick (ANOVA  $P > 0,05$ ) tabell 3.

Tabell 3. Resultat för analysen av socialitet. Tabellen visar  $F$ -värde, frihetsgrader och signifikans

Variabel	$F$	Frihetsgrader	$P$
Populationstyp	0,03	1,72	0,87
Temperatur	1,33	1,72	0,25
Vikt	0,11	1,72	0,74
Populationstyp*temperatur	0	1,72	0,99
Populationstyp*vikt	0,11	1,72	0,74
Temperatur*vikt	0,32	1,72	0,58

## 4. Diskussion

I den här studien undersöktes personlighet hos slamkrabbor från kärn- och randpopulationer i två olika temperaturbehandlingar för att få insikt huruvida klimatförändringen möjligtvis påverkar slamkrabbans invasionspotential genom inverkan på dess beteende.

Resultaten visar att slamkrabban uppvisar personlighet och flera av krabbornas beteenden påverkas av en förhöjd temperatur. Krabborna i den varma temperaturbehandlingen uppvisade högre grad av aktivitet och utforskningsbenägenhet och hade också större tillväxt än krabborna i den kalla behandlingen. Resultaten visade också att krabbornas storlek har en effekt på deras beteende, då stora krabbor visade sig vara mer djärva, aktiva och utforskningsbenägna än små krabbor. Dock var effekten av storleken i vissa fall beroende av såväl temperaturen som populationstypen.

### 4.1 En temperaturökning sporrar slamkrabbans tillväxt

Temperaturbehandlingarna hade flera uppenbara effekter på krabborna. Tydliga skillnader kunde ses mellan de två temperaturerna (15 °C respektive 25 °C) gällande många faktorer under studiens gång. Krabborna i den varma behandlingen var betydligt aktivare under hantering, de intog mera av den erbjudna maten och producerade till synes betydligt mera avföring än krabborna i den kalla behandlingen. Krabborna i den varma temperaturbehandlingen var också mer benägna att ömsa sitt skal. Hela tjugotre krabbor bytte skal i den varma behandlingen, medan tretton stycken krabbor bytte skal i den kalla behandlingen. Alla dessa iakttagelser går hand i hand med det faktum att en ökad temperatur ökar ämnesomsättningshastigheten och därmed näringsbehovet (Abram et al., 2016). Också benägenheten för skalömsning ökar i högre temperaturer för krabbor (Hartnoll, 2001; Hegele-Drywa & Normant, 2014a) vilket i krabbornas fall också betyder ökad tillväxt.

#### 4.1.1 Tillväxt

Det fanns skillnader i storlek mellan de fyra populationerna, Särkkä, Saaronniemi, Lyökki och Hundhålet för krabborna som användes i studien. Trots det fanns det inga signifikanta skillnader gällande varken vikt, dominantaxens längd eller ryggsköldens bredd mellan grupperna då populationerna parades ihop för att representera kärn- respektive

randpopulationer eller de två temperaturbehandlingarna. Utgångspunkten för studien var alltså storleksmässigt jämn, men tydliga skillnader hittades i storlek mellan populationstyperna och temperaturbehandlingarna när tillväxten analyserades.

Krabborna i den varma behandlingen ökade mer än trefalt i vikt jämfört med krabborna i den kalla behandlingen. Det är välkänt att en förhöjd temperatur kan öka tillväxthastigheten hos kräftdjur (Hartnoll, 2001; Hegele-Drywa & Normant, 2014a) eftersom temperatur ökar de flesta biologiska processer exponentiellt och därmed också behovet för näring (Brown et al., 2004). Det fanns också en skillnad i tillväxt mellan populationstyperna, nämligen uppvisade krabborna från randpopulationerna en betydligt större tillväxt i den kalla behandlingen än kärnpopulationerna gjorde. Det här är ett tecken på att selektion skett gällande metaboliska egenskaper mellan populationstyperna, då randpopulationerna uppvisar en högre flexibilitet gällande assimilation av näring i olika temperaturer. Samtidigt kan det också bero på att individer från randpopulationerna helt enkelt furagerar mera, alltså spenderar mera tid med att inta näring. Det är alltså potentiellt frågan om att krabbor som klarar sig på mer näringsfattig föda har favoriserats i randpopulationerna. Orsaken bakom detta kan vara exempelvis brist på resurser, eller hög predationsrisk i randpopulationerna. Hög predationsrisk på krabbor orsakar ofta selektion för att föröka sig så tidigt som möjligt (Roa & Tapia, 1998) vilket betyder korta mellanrum mellan skalbyten för att nå könsmognad (Hartnoll, 2001) vilket kräver hög förmåga att assimilera näring. Det kan också handla om säsongsmässiga skillnader i temperaturerna vid lokalerna, då strömmar, bottenvattnet eller djupskillnader kan påverka möjliga rekryter (Roa & Tapia, 1998) som gör att krabborna i randpopulationerna har selekterats för högre flexibilitet gällande temperaturer. Redan små skillnader i abiotiska faktorer mellan lokalerna, närvaron av predatorer och kvaliteten på tillgängliga resurser kan orsaka skillnader i storlek och tillväxthastighet mellan krabbor (Roa & Tapia, 1998).

Eftersom högre ämnesomsättningshastigheter sätter högre krav på tillgänglig energi, betyder det att det är mer kostsamt att uppehålla sin tillväxthastighet. (Zhao & Feng, 2015). I motsats till detta har det visat sig att varmare temperaturer möjligtvis är mer optimala för tillväxt hos slamkrabban då den enligt en studie av Hegele-Drywa & Normant (2014a) assimilerade betydligt större andel av födan som energi i en 20 °C behandling jämfört med en 15 °C behandling. Detta kunde möjligtvis förklaras med att specifika enzymreaktioner hade sitt termala optimum i den varmare temperaturen, och därav var energibehovet proportionellt

mindre i den varmare temperaturen än i den kalla (Hegele-Drywa & Normant, 2014a). Förhöjda naturliga temperaturer i slamkrabbans miljö kan alltså vara för dem gynnsamt, då deras fysiologiska processer och energibehov är optimala i varmare temperaturer. Dock är det värt att ta i beaktande att krabborna i denna studie matades *ad libitum* och dessutom med föda av hög proteinhalt. Detta motsvarar sannolikt inte krabbans naturliga förhållanden, där allokering av näring och hantering av dem dessutom är kostsamt i sig självt och näringen dessutom kan vara av sämre kvalitet. Tillväxten som krabborna uppvisade i denna studie kan därför bara anses som riktgivande: i naturen finns flera faktorer som fungerar som en buffert för tillväxten.

## 4.2 Slamkrabban uppvisar personlighet och flexibilitet

Repetierbarhetsanalysen visade att krabborna uppvisar låg eller måttlig repetierbarhet för de fyra personlighetsdragen som studerades (djärvhet, aktivitet, utforskningsbenägenhet och socialitet) vilket visar att krabborna uppvisade konsekventa beteenden under mätningarna. Eftersom beteendena dessutom var konsekventa över fyra olika personlighetsaxlar, då ett av kraven för personlighet är att de skall mätas på minst två axlar (Cote et al., 2010; Kaiser & Müller, 2021), kan vi konstatera att slamkrabban uppvisar personlighet. Att slamkrabbor uppvisar personlighet betyder att det också kan existera variation i personlighet mellan individer. Detta i sin tur innebär att selektion kan ske för olika sorts personlighetstyper, då till exempel olika miljöer eller situationer kan favorisera individer som uppvisar specifika personlighetsdrag. Att slamkrabborna i denna studie inte uppvisade hög repetierbarhet för sina beteenden kan bero på att de helt enkelt uppvisar relativt hög inomindividuell variation i beteende, alltså en form av flexibilitet i deras beteende. Att vara flexibel, alltså uppvisa beteendemässig plasticitet, är ofta en fördel för en art som orienterar sig i en ny miljö (Stamps, 2015; Wong & Candolin, 2015). Det finns olika sorters plasticitet som kan hjälpa individer att lyckas i en främmande miljö. Individer som uppvisar hög kontextuell plasticitet brukar vara duktiga på att kunna anpassa sitt beteende relativt fort i enlighet med hurdan omgivning eller situation de befinner sig i. För individer som genom erfarenhet, alltså genom upprepade försök och misstag anpassar sitt beteende, sker anpassningen till de nya förhållandena med en fördröjning men det ger ändå individen en möjlighet att anpassa sig under sin livstid. Att kunna anpassa sig inom en kort tidsram är alltså en fördel, eftersom anpassningen genom endast ontogenetisk plasticitet skulle fördröja anpassningen med en,

eller till och med flera, generationer då den sortens anpassning kräver att individen växer upp i de nya förhållandena för att uttrycka de anpassade beteendena (Stamps et al., 2015).

Beteendemässig plasticitet i alla dess former är verkligen en nyckelegenskap för invasiva arter som ger dem möjlighet att på relativt kort sikt anpassa sig till en ny miljö, under bara en individs livslängd eller under några få generationer (Stamps et al., 2015). I praktiken betyder det att individer som är anpassbara och till exempel modigt vågar äta nya sorters föda eller utveckla nya strategier för att fånga mat har större möjligheter att överleva och föröka sig i för dem okänt habitat. Detta i gentemot individer som uppvisar väldigt specialiserade och oflexibla beteenden som kanske var lämpliga i ursprungshabitatet men inte längre är gynnsamma och oanpassbara till den nya situationen. Dock är det viktigt att uppmärksamma att plasticitet oftast inte ensamt räcker till utan att den går hand i hand med den genetiska selektionen som sker på lång sikt (Wong & Candolin, 2015). Möjligtvis är alltså den låga till måttliga repeterbarheten som de undersökta slamkrabborna uppvisade i den här studien ett tecken på deras höga beteendeplasticitet. Detta är sannolikt en av de flera egenskaper som ger slamkrabban en så hög invasionspotential.

Det är värt att ta i beaktande att repeterbarheten kunde ha varit snäppet högre i en helt stabil experimentmiljö. Under studien varierade de naturliga väderförhållandena (ljus, ljud, vindstyrka m.m.) från dag till dag, vilket betyder att sammanhanget som krabborna testades i inte nödvändigtvis varit exakt lika under de två omgångarna krabborna testades för ett och samma personlighetsdrag. Det är också möjligt repeterbarheten påverkades av habituering, någonting som uppmärksammades redan under experimentets gång: en del av krabborna var till synes mer bekväma av att uppvisa olika beteenden i experimentakvarierna under den andra testomgången jämfört med den första. Samtidigt kan man tänka sig att en repeterbarhet mätt i naturligt fluktuerande förhållanden kanske bättre representerar krabbornas naturliga repeterbarhet av ett beteende än om mätningarna gjorts i totalt stabila och exakt motsvarande förhållanden.

### 4.3 Djärvhet

Djärvhetstestet visade att tiden som det tog krabborna att lämna sitt gömställe påverkades av krabbans storlek: små krabbor tog längre tid på sig att lämna gömstället, alltså var de skyggare än stora krabbor. Flera studier visar att små individer brukar uppvisa en mindre grad av riskfyllda beteenden eftersom mindre individer är mer utsatta för predation än vad

individer av större storlek är (Abrahams & Cartar, 2000; Darby & McGhee, 2019). Resultaten i denna studie stämmer också överens med en *in situ* studie, där små slamkrabbshanar oftare hittades i gömställen än stora hanar (Zalota et al., 2016) alltså är djärvhet hos slamkrabban ofta beroende av kroppsstorlek. Eftersom att lämna ett gömställe är riskfyllt, är det logiskt att små krabbor är försiktigare och tar längre tid på sig att lämna tryggheten av ett gömställe och mindre tid utforskande ett nytt område. Storlekens effekt på djurs beteenden är kraftigt kopplad till en myriad av de ekologiska faktorer som råder i djurets levnadsmiljö (Roy & Bhat, 2018). Till exempel kan erfarenheter av predatorer påverka individer av olika storlek på olika sätt, alltså kan individer av olika storlek ur en population där predatorer är närvarande skilja sig i sitt beteende från individer av motsvarande storlek ur en population där predatorer inte är närvarande (Brown et al, 2005; Darby & McGhee, 2019). En annan faktor som påverkar kroppsstorlekens betydelse i samband med ett djurs beteende är tillgången av resurser och i vilken mån konkurrens sker mellan individerna i populationen (Roy & Bhat, 2018). Hos krabbor är det etablerat att större individer oftast är dominanta över mindre individer på den hierarkiska skalan. Vilket betyder att krabbor av mindre storlek ofta viker undan i situationer där konkurrens av resurser sker (Jachowski, 1974).

#### 4.4 Aktivitet

Aktiviteten var högre för bägge populationstyper i den varma temperaturbehandlingen jämfört med den kalla. Mellan populationstyperna fanns en skillnad i den varma behandlingen, där randpopulationerna uppvisade snäppet högre aktivitet än kärnpopulationerna. I den kalla behandlingen var aktiviteten relativt jämn mellan bägge populationstyperna. Större krabbor uppvisade högre aktivitet än små krabbor, men effekten som vikten hade på krabbornas aktivitet var beroende av såväl temperaturen som populationstypen.

Storleken hade en kraftigare effekt på aktiviteten för randpopulationerna än för kärnpopulationerna. Större individer i randpopulationerna var alltså betydligt mer aktiva än individer av motsvarande storlek ur kärnpopulationerna. Samtidigt var små individer betydligt mindre aktiva i randpopulationerna än individer av motsvarande storlek i kärnpopulationerna. Aktivitet kanske inte är lika relevant för krabborna i kärnpopulationen, medan aktivitet kan vara av stor relevans för krabbor i randpopulationerna som lever i möjligtvis mer riskfyllda miljöer. Små krabbor kan vara speciellt utsatta i randpopulationer

och därav kanske de har gynnats av att vara mindre aktiva och spendera mera tid passiva och osynliga och därmed minimera risken för att utsättas för potentiella faror, som predatorer. Alternativt kan det vara frågan om att selektion sker för aktiva individer och endast aktiva krabbor har möjlighet att leva längre och växa till stora krabbor. Att storleken ökade aktiviteten kraftigare för individer i randpopulationer kan möjligtvis också förklaras av att det sker en slags positiv feedback loop för stora individer som har bättre möjligheter att inta näring (Sih et al., 2015) då predationstrycket för dem är mindre än vad det är hos små individer. Stora individer gynnas helt enkelt av den minskade konkurrensen som sker, då mindre individer antingen blir uppätta eller tvingas vara försiktiga och inte kan konkurrera om resurser, (Abrahams & Cartar, 2000).

Storlekens effekt på aktiviteten var också kraftigare för krabborna i den kalla temperaturbehandlingen, där små krabbor var speciellt passiva jämfört med krabbor av motsvarande storlek i den varma temperaturbehandlingen. Krabbornas storlek hade alltså inte lika stor inverkan på krabbornas aktivitet i den varma temperaturbehandlingen, där krabbor av alla storlekar uppvisade relativt hög aktivitet. Högre temperatur betyder högre behov av näring och mera tillgänglig energi för motoriska rörelser vilket för många djur betyder högre grad av aktivitet (Clarke & Fraser, 2004; Abram et al., 2016). Detta förklarar varför aktiviteten ökade betydligt för krabborna i den varma temperaturbehandlingen. Att aktiviteten ökar enligt temperatur har bevisats hos många andra kräftdjur, t.ex för sumpkräftan (*Procambarus clarkii*) (Zhao & Feng, 2015), Jappkräftan (*Cherax destructor*) (Ferderer et al., 2022) och också hos slamkrabban i tidigare studier (Hegele-Drywa & Normant (2014a). Temperaturenns effekt på aktiviteten hos kräftdjur har också visat sig variera beroende på aklimatisering till olika temperaturförhållanden (Briffa et al., 2013) eller i vilken ordning experiment utförts i olika temperaturer (Briffa et al., 2013; Ferderer et al., 2022). Detta betyder att reaktionen mellan temperatur och aktivitet inte alltid är linjärt stigande, utan ett mer komplext förhållande mest sannolikt existerar (Ferderer et al., 2022).

Aktivitet är ett personlighetsdrag som kraftigt associeras med hög dispersionsförmåga (Cote et al., 2010a) eftersom hög aktivitet tillåter individer att bland annat röra sig längre sträckor (Rehage et al., 2016). Aktiva individer har också i flertal studier visat sig spendera mera tid med furagering än inaktiva individer (Biro & Stamps, 2008) vilket kan vara nödvändigt i ett nyligen koloniserat område (Sih et al., 2012) där näringskällorna kan vara få eller långt från varandra. Resultaten i denna studie tyder på att selektion för mer aktiva individer sker i



randpopulationerna, trots att skillnaderna mellan populationstyperna inte var alltför uppenbara. Slamkrabbor i randpopulationerna gynnas mest sannolikt mycket av att vara aktiva. Det kan vara nödvändigt att exempelvis kunna röra sig längre sträckor mellan resurser eller att snabbare kunna röra sig bort från potentiella hot. Det att de aktiva krabborna i randpopulationen dessutom var stora till storleken understöder denna möjliga teori, eftersom det potentiellt betyder att passiva krabbor inte är framgångsrika och endast aktiva krabbor har möjlighet att leva längre och därmed växa sig stora.

## 4.5 Utforskningsbenägenhet

En höjd temperatur ökade krabbornas utforskningsbenägenhet, då krabborna i den varma behandlingen utforskade en cirka 13 % större andel av akvariet än vad krabborna ur den kalla behandlingen gjorde under experimentets gång. Utforskningsbenägenhet har också visat sig öka enligt temperatur för Jappkräftan (*Cherax destructor*) (Ferderer et al., 2022). Att utforskningsbenägenheten ökar med temperatur är ett tecken på att slamkrabban uppvisar plasticitet i sin beteendemässiga respons på skillnader i temperatur. Detta kan fungera som en kompensande strategi som drivs av individuella skillnader i ämnesomsättningshastigheten (Zhao & Feng), vilket tillåter slamkrabban att utforska och utnyttja exempelvis en större grad av resurser. Storleken spelade också en roll för krabbornas benägenhet att utforska ett okänt område. Större krabbor var mer utforskningsbenägna än små krabbor och storleken effekt på krabbans utforskningsbenägenhet var större i den kalla temperaturbehandlingen. Krabbor i den varma temperaturbehandlingen uppvisade alltså högre grad av utforskningsbenägenhet oberoende av storlek. Kroppsstorleken kan ha olika betydelse för ett djurs beteende beroende på kontexten. Exempelvis är mindre individer av jappkräftan (*Cherax destructor*) mer utforskningsbenägna än större individer (Ferderer et al., 2022) vilket är det motsatta än hos slamkrabban i denna studie. Benägenheten att uppvisa riskfyllda beteenden i samband med djurets storlek är såsom nämnts i stycket om djärvhet (4.3) beroende av bland annat predationsrisk tillgänglighet till resurser, och kan variera mellan arter och populationer.

## 4.6 Socialitet

I studien kunde inga samband för krabbornas socialitet hittas mellan varken populationstyp, storlek eller temperaturbehandling, då alla krabbor uppvisade ungefär lika mycket socialitet

oberoende av kontexten. Detta är snarare orsakat av ett opassligt experimentupplägg än av att krabbor inte skulle uppvisa skillnader i socialt beteende (se stycke 4.7.1).

Socialitet handlar om individers intresse för att associera sig med artfränder (förutom för förökning eller på grund av agonistiska beteenden) och kan påverka ett djurs tillväxt, överlevnad och förökning beroende på kontexten (Gartland et al., 2021). Eftersom socialitet direkt handlar om i vilken grad en individ tolererar närheten av artfränder är socialitet kraftigt sammanlänkat med dispersionsförmåga och populationsdynamik (Rehage et al., 2016; Gartland et al., 2021). Till exempel uppvisar moskitfiskens (*Gambusia affinis*) skillnader i socialitet mellan individer vilket påverkar deras dispersionsbeteende. Högt sociala individer håller sig i grupper eller stim, medan asociala individer rör sig ensamma och disperserar längre sträckor än de sociala moskitfiskarna. Dessutom påvisar studier att asociala individer av moskitfiskens art är duktigare på att fly från predatorer, vilket är fördelaktigt för disperserande individer i randpopulationer (Rehage et al., 2016). Socialitet hos krabbor har inte studerats i en bredare utsträckning, men eftersom socialitet har påvisats hos andra kräftdjur och en del krabbarter (se till exempel Laidre, 2012, Truhlar & Aldridge, 2015) är det möjligt att slamkrabban också uppvisar socialitet. I naturen hittas slamkrabborna ofta levande tätt intill varandra och flera individer kan exempelvis sitta tillsammans i en *Fucus*-ruska. Detta är tecken på att någon slags sociala förhållanden mellan individerna existerar och det kunde vara av intresse att närmare studera slamkrabbornas socialitet och hur det påverkar deras invasionspotential.

## 4.7 Studiens begränsningar och utvecklingsförslag

### 4.7.1 Beteendexperimenten

Djärvhet, aktivitet och utforskningsbenägenhet mättes under ett och samma experiment trots att det kunde ha varit fördelaktigt att mäta dessa beteenden separat från varandra. Det förespråkas också i vetenskapen för att aktivitet helst skall mätas i en för djuret bekant och icke-riskfylld miljö (Réale et al., 2007) och därför mäts aktivitet ofta i djurets förvaringsakvarium eller *in situ*. Detta var inte möjligt i denna studie, då krabborna förvarades i små förvaringsrör. Därför bör det beaktas att aktiviteten i denna studie är mätt i en för krabban okänd miljö. Eftersom de tre mätningarna utfördes i ett och samma experiment påverkades också resultaten av det faktum att en del av krabborna inte kom ut ur sina förvaringsrör. Om mätningen för djärvhet skulle ha gjorts i ett separat experiment skulle

möjligtvis data för aktivitet och utforskningsbenägenhet inte gått förlorat. Trots att detta experimentupplägg orsakade ett bortfall av resultat, gav den samtidigt styrka åt mätningen av utforskningsbenägenhet. Då utforskningsbenägenhet mäts i situationer där djuret får välja om den vill lämna tryggheten av sitt gömställe eller inte, anses det verkligen mäta djurets nyfikenhet och intresse av att samla information och utforska det okända området (Carter et al., 2012). Detta i motvikt till experiment där djuret "tvingas" utforska genom att helt enkelt placera det i experimentet där mätningen snarare representerar stressfullt flyktbeteende än egentlig utforskningsbenägenhet (Carter et al., 2012). Summeringsvis finns det både för- och nackdelar med experimentupplägget men resultaten torde vara godtagbara trots ett litet bortfall av data.

Testmiljön för socialitet uppfattades mest sannolikt väldigt riskfyllt för krabborna, eftersom de placerades i en tom arena där inget skydd erbjöds. Detta ledde till att en stor del av krabborna sprang mållöst omkring och gjorde inte ett tydligt val för någondera ända av akvariet. Artfrändskrabbornas egna beteenden påverkade säkert också experimentkrabborna. Ibland var artfränderna lugna och passiva, medan de andra stunder var aggressiva mot varandra. Artfränderna var också från en helt separat population än experimentkrabborna, det är möjligt att slamkrabbor inte är sociala med för den okända individer. Ett av kriterierna för studerande av socialitet är att det inte skall mäta agonistiska beteenden, utan endast neutrala eller positiva former av sociala interaktioner (Réale et al., 2007). Eftersom en del av experimentkrabborna klart och tydligt uppvisade aggressiva beteenden: de viftade och visade upp sina saxar och försökte till och med hugga efter stridslystna artfränder på andra sidan nätet, kan vi konstatera att experimentupplägget annars heller inte var passande för att mäta socialitet hos slamkrabban. Det vara av intresse att utveckla ett bättre sätt t.ex. genom flera pilotexperiment, att undersöka socialitet hos slamkrabban då det är ett personlighetsdrag som starkt associeras med dispersionsförmåga (Cote et al., 2010a).

Detta är ett gott exempel på ett av problemen i beteendeforskning: svårigheten att utföra välplanerade experimenthelheter som faktiskt identifierar och mäter det beteende man är ute efter (Carter et al., 2012). Det är inte alltid lätt att tolka djurs naturliga beteenden och placera dem inom de strikta och förenklade ramar som används inom beteendekologin eftersom djurs beteenden är dynamiska och personlighetsdragen inte är isolerade från varandra.

#### **4.7.2 Temperaturförhållanden**

Detta experiment utgick från statiska temperaturer, alltså artificiella förhållanden som inte direkt representerar de naturliga temperaturförhållanden som slamkrabban lever i. Detta innebär att studien gick miste om majoriteten av de naturliga fluktuationer i temperatur som orsakas av bland annat dygnsvariation och väder och därmed också den naturliga bufferten och återhämtningsmöjligheten som krabborna har i sina naturliga förhållanden. Trots det ger studien en insikt i hur temperatur påverkar krabbornas beteende. Men resultaten bör tolkas med tanken att de representerar artificiella förhållanden och att effekten av temperatur i naturen möjligtvis inte är lika kraftig. Det kunde därför vara värdefullt att utföra beteendexperiment i behandlingar som tar naturliga fluktuationer av temperatur i beaktande och på så vis få en mer realistisk bild av hur temperatur påverkar krabbornas beteende.

## 5. Slutsatser

Att slamkrabborna uppvisar personlighet betyder att deras beteende kan påverka deras tendens att dispersera och således deras invasionspotential. I denna studie påvisas att temperatur påverkar slamkrabbans beteende. Krabborna i varmt vatten uppvisade högre grad av aktivitet och utforskningsbenägenhet än krabborna i kallt vatten, alltså två personlighetsdrag som associeras med god dispersionsförmåga. En varmare miljö kommer också att påverka krabbornas tillväxt, då krabbor i varm temperatur växer snabbare. Storleken, alltså vikten, hade enligt resultaten en betydelsefull roll gällande hurdana beteenden krabborna uppvisade. Det visade sig att större slamkrabbor är både djärvare, aktivare och mer utforskningsbenägna än små krabbor. Eftersom förhöjda temperaturer ökar slamkrabbans tillväxthastighet och större krabbor uppvisar högre grad av de beteenden som associeras med hög dispersionsförmåga, är det möjligt att framtidens varmare klimat också ökar slamkrabbans invasionspotential genom den ökade tillväxten. Det att dessa personlighetsdrag, som associeras med hög dispersionsförmåga bevisligen ökar enligt storlek kunde vara intressant att studera närmare genom att jämföra beteenden och storlekar mellan slamkrabbor från artens ursprungsområde och från flera olika invasionsfronter. Slamkrabborna i Europa uppnår betydligt större storlekar än vad slamkrabban gör i sin ursprungsmiljö (Roche, 2022) vilket möjligtvis kan bero på avsaknad av predatorer, parasiter eller bättre tillgång till näring. Det är såklart också möjligt att större individer helt enkelt är mer framgångsrika disperserare, och därmed selektion för större individer har skett för invasiva populationer av slamkrabban.

Variation mellan de två populationstyperna uppkommer då selektion för olika fenotypiska egenskaper sker för de dispersionsstadium populationen befinner sig i (Clobert et al., 2009; Cote et al., 2010a; Rehage et al., 2016). Att slamkrabborna i studien inte uppvisade uppenbara beteendemässiga skillnader mellan de två populationstyperna för alla de undersökta personlighetsdragen kan bero på att arten inte varit här så länge (ca 12 år från första observationen till utförandet av studien) och selektionen för olika fenotypiska egenskaper ännu inte har hunnit ske i bredare utsträckning. Teoretiskt borde skillnaderna i beteende mellan populationstyperna bli tydligare med tiden då den cykliska selektionen för goda disperserare hunnit ske i flera omgångar (Sih et al., 2012; Chapple & Wong, 2016; Rehage et al., 2016). Alltså kan det betyda att slamkrabborna ännu är i ett tidigt stadium av denna process och bägge populationstyperna längs den finländska kusten ännu innehåller en variation av personligheter. Hög mellanindividuell variation i beteende är för arten fördelaktigt, då den är i ett relativt tidigt stadium av invasionen (Rehage et al., 2016).

Flera av fynden i denna studie pekar nämligen på att selektionsprocessen för specifika fenotypiska egenskaper mellan kärn- och randpopulationerna redan är i gång. Det är därför också sannolikt att skillnaderna mellan populationstyperna kommer att förstärkas med tiden. Stora slamkrabbor ur randpopulationerna var betydligt mer aktiva än slamkrabbor av motsvarande storlek i kärnpopulationerna, vilket tyder på att aktiva krabbor favoriseras i randpopulationerna. Det fanns också markanta skillnader i tillväxten mellan kärn- och randpopulationerna, vilket var speciellt uppenbart när tillväxten jämfördes mellan populationstyperna i den kalla behandlingen. Detta är ett tecken på att selektion skett gällande krabbornas metaboliska egenskaper, då krabbor ur randpopulationerna möjligtvis är bättre på att uppta näring. Att slamkrabborna dessutom uppvisade hög plasticitet i sina beteenden betyder att de i allmänhet är högt anpassbara till olika situationer (Stamps et al., 2015). Dock är det viktigt att komma ihåg att endast populationstyp i sig självt selekterar för specifika personlighetsdrag, utan kontexten krabborna lever i är relevant. Redan små skillnader i abiotiska faktorer, närvaron av predatorer, tillgänglighet till skydd och näring påverkar hurdana personlighetstyper som selekteras för, varav mera information om miljön där populationen lever skulle vara bra att ta i beaktande då man studerar personlighetsberoende dispersion.

Att studera personlighetsberoende dispersion kan vara väldigt insiktsfullt för att bättre förstå vad som gör arter till goda invaderare. De varmare vattentemperaturerna som klimatförändringen orsakar påverkar också direkt speciellt växelvarma djurs fysiologiska mekanismer och därmed deras beteenden. Klimatförändringen har därmed en påverkan på arters invasionsframgång och det kunde vara insiktsfullt att större utsträckning studera hur denna förändring möjligtvis sker genom djurs beteende. Dessutom finns det ytterst få vetenskapliga studier gällande hur ämnesomsättningshastigheten påverkar personlighetsberoende dispersion och arters invasionsframgång, någonting som kunde vara av stort intresse för framtida forskning då majoriteten av djuren i marina miljöer är växelvarma.

Enligt resultaten i denna studie finns det en hög sannolikhet att ett varmare klimat accelererar slamkrabbans invasionspotential genom dess dispersionsbeteende och gör denna redan högt invasiva art en desto mer framgångsrik invaderare.

## 6. Tillkännagivanden

Det krävs en hel by för att uppfostra ett barn, och detsamma kan också sägas om en pro gradu-avhandling. Jag vill härmed uttrycka mitt största och mest ödmjuka tack åt alla dom som på ett eller annat sätt medverkade och hjälpte mig lyckas.

Tack mina handledare Kai Lindström och Markus Öst för möjligheten att skriva gradu inom ett ämne som verkligen intresserade mig och för alla era visa ord. Speciellt tacksam är jag för den hjälp jag fick och ert tålamod under den intensiva slutrakan.

Tack Annika Liljedahl & Hendrika Schadvoynt för samarbetet under fångandet av krabbor. Tack också till era partners för deras hjälp. Speciellt åt Jukka som erbjöd sina utrymmen för vår krabborförvaring och Annika, som skötte dem under en månads tid.

Tack Husö Biologiska station för utrymmen och material för studien, samt logi för mig och mind hund. Ett stort tack också åt stationens amanuens Tony Cederberg, för hjälp med tekniken och vattenbaden. Tack alla ni som hjälpt med att mäta, sköta och mata krabbor samt utföra experiment: Maximilian, Jonas, Sara och Patrik. Tack också William för infångningen av krabbor på Åland. Tack resten av det glada gänget på Husö sommaren -21 för alla skratt mellan varven!

Ett stort tack åt Societas pro Fauna et Flora Fennica och Svenska Kulturfonden för det ekonomiska bidraget som möjliggjorde denna avhandling!

Sist men inte minst, tack min Jonatan för allting du gjort, ställt upp med och stått ut med genom denna tvååriga process att få en avhandling gjord från början till slut.

## 7. Litteraturförteckning

Aarnio, K., Törnroos, A., Björklund, B. & 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. doi: <http://dx.doi.org/10.3391/ai.2015.10.4.04>

Abrahams, M. V., & Cartar, R. V. (2000). Within-Group Variation in the Willingness to Risk Exposure to a Predator: The Influence of Species and Size. *Oikos*, 89(2), 340–344. doi: <http://www.jstor.org/stable/3547329>

Abram, P. K., Boivin, G., Moiroux, J., & Brodeur, J. (2016). Behavioural effects of temperature on ectothermic animals: unifying thermal physiology and behavioural plasticity. *Biological Reviews*, 92(4), doi: 1859–1876. doi: 10.1111/brv.12312

Beckmann, C., & Biro, P.A. (2013), On the Validity of a Single (Boldness) Assay in Personality Research. *Ethology*, 119: 937-947. doi: <https://doi.org/10.1111/eth.12137>

Biro, P. A., & Stamps, J. A. (2008). Are animal personality traits linked to life-history productivity? *Trends in Ecology & Evolution*, 23(7), 361–368. doi:10.1016/j.tree.2008.04.003

Biro, P. A., Beckmann, C., & Stamps, J. A. (2010). Small within-day increases in temperature affects boldness and alters personality in coral reef fish. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 277(1678), 71–77. doi:10.1098/rspb.2009.1346

Briffa, M., Bridger, D., & Biro, P. (2013). How does temperature affect behaviour? Multilevel analysis of plasticity, personality and predictability in hermit crabs. *Animal Behaviour*. 86. 47-54. doi: 10.1016/j.anbehav.2013.04.009.

Brown, J.H., Gillooly, J.F., Allen, A.P., Savage, V.M., & West, G.B. (2004), TOWARD A METABOLIC THEORY OF ECOLOGY. *Ecology*, 85: 1771-1789. Doi: <https://doi-org.ezproxy.vasa.abo.fi/10.1890/03-9000>

Brown, Culum & Jones, Felicity & Braithwaite, Victoria. (2005). In situ examination of boldness-shyness traits in the tropical poeciliid, *Brachyrhaphis episcopi*. *Animal Behaviour*. 70. 1003-1009. doi: 10.1016/j.anbehav.2004.12.022.



- Burnham, K.P., & Anderson, D.R. (2002) *Model Selection and Inference: A Practical Information-Theoretic Approach*. 2nd Edition, Springer-Verlag, New York. doi: <http://dx.doi.org/10.1007/b97636>
- Carter, A., Feeney, W., Marshall, H., Cowlshaw, G., & Heinsohn, R. (2012). Animal personality: what are behavioural ecologists measuring? *Biological Reviews*, 88(2), 465–475. doi: 10.1111/brv.12007
- Chapple, D. G., Simmonds, S. M., & Wong, B. B. M. (2012). Can behavioral and personality traits influence the success of unintentional species introductions? *Trends in Ecology & Evolution*, 27(1), 57–64. doi: 10.1016/j.tree.2011.09.010
- Chapple, D., & Wong, B. (2016). The Role of Behavioural Variation across Different Stages of the Introduction Process. In J. Weis & D. Sol (Eds.), *Biological Invasions and Animal Behaviour* (pp. 7-25). Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9781139939492.003
- Cote J., Clobert J., Brodin T., Fogarty S. & Sih A. (2010a). Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society*. 365. 4065–4076. doi: <https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0176>
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T., & Sih, A. (2010b). Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, 277(1687), 1571–1579. doi: 10.1098/rspb.2009.2128
- Clarke, A., & Fraser, K. (2004). Why does metabolism scale with temperature? *Functional Ecology*. 18(2). 243–251. doi: 10.1111/j.0269-8463.2004.00841.x
- Clobert, J., Le Galliard, J-F., Cote, J., Meylan, S., & Massot, M. (2009). Informed dispersal, heterogeneity in animal dispersal syndromes and the dynamics of spatially structured populations. *Ecology letters*. 12(3). 197-209. doi: 10.1111/j.1461-0248.2008.01267.x
- 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). doi: 10.2478/v10009-009-0043-3

- Darby, N. A., & McGhee, K. E. (2019). Boldness is affected by recent experience with predation cues and body size in mosquitofish. *Behavioural processes*, 164, 143–149. doi: <https://doi.org/10.1016/j.beproc.2019.05.007>
- Duckworth, R. & Badyaev, A. (2007). Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*. 104. doi: 15017-22. 10.1073/pnas.0706174104.
- Forsström, T., Fowler, A. E., Manninen, I., & Vesakoski, O. (2015). An introduced species meets the local fauna: predatory behavior of the crab *Rhithropanopeus harrisi* in the Northern Baltic Sea. *Biological Invasions*, 17(9), 2729–2741. doi: 10.1007/s10530-015-0909-0
- Forsström, T. (2017). *Introduced marine crab species in the northern baltic sea: from detection to impacts*. Doktorsavhandling. Åbo Universitet.
- Fowler, A., Forsström, T., von Numers, M., & Vesakoski, O. (2013). The North American mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in newly colonized Northern Baltic Sea: distribution and ecology. *Aquatic Invasions*, 8(1), 89–96. doi: 10.3391/ai.2013.8.1.10
- Gartland, L.A., Firth, J.A., Laskowski, K.L., Jeanson, R., & Ioannou, C.C. (2021). Sociability as a personality trait in animals: methods, causes and consequences. *Biological Reviews*, 97: 802-816. doi: <https://doi.org/10.1111/brv.12823>
- Gosling, S. (2001). From mice to men: What can we learn about personality from animal research?. *Psychological bulletin*. 127. 45-86. doi: 10.1037//0033-2909.127.1.45.
- Hartnoll, R. G. (2001). Growth in Crustacea — twenty years on. *Advances in Decapod Crustacean Research*, 111–122. doi:10.1007/978-94-017-0645-2\_11
- Hegele-Drywa, J., & Normant, M. (2014a). Effect of temperature on physiology and bioenergetics of adult Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) from the southern Baltic Sea. *Oceanological and Hydrobiological Studies*, 43(3). doi: 10.2478/s13545-014-0136-9

- Hegele-Drywa, J., & Normant, M. (2014b). Non-native crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1984) – a new component of the benthic communities in the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 56(1), 125–139. doi: 10.5697/oc.56-1.125
- Hegele-Drywa, J., Normant, M., Szwarc, B., & Podłuska, A. (2014). Population structure, morphometry and individual condition of the non-native crab *Rhithropanopeus harrisii* (Gould, 1841), a recent coloniser of the Gulf of Gdańsk (southern Baltic Sea). *Oceanologia*, 56(4), 805–824. doi: 10.5697/oc.56-4.805
- Hellmann, J., Byers, J., Bierwagen, B., & Dukes, J. (2008). Five Potential Consequences of Climate Change for Invasive Species. *Conservation Biology*, 22(3), 534–543. doi: 10.1111/j.1523-1739.2008.00951.x
- Hiebert, T.C. (2015) *Rhithropanopues harrisii*. In: *Oregon Estuarine Invertebrates: Rudys' Illustrated Guide to Common Species*, 3rd ed. T.C. Hiebert, B.A. Butler and A.L. Shanks (eds.). University of Oregon Libraries and Oregon Institute of Marine Biology, Charleston, OR.
- Holway, D. & Suarez, A. (1999). Animal behavior: an essential component of invasion biology. *Trends in ecology & evolution*. 14(8). 328–330. doi: [https://doi.org/10.1016/s0169-5347\(99\)01636-5](https://doi.org/10.1016/s0169-5347(99)01636-5)
- Hudina, S., Žganec, K., & Hock, K. (2015). Differences in aggressive behaviour along the expanding range of an invasive crayfish: an important component of invasion dynamics. *Biological Invasions*, 17(11), 3101–3112. doi: 10.1007/s10530-015-0936-x
- Jachowski, R. L. (1974). Agonistic behavior of the blue crab, *Callinectes sapidus* (Rathbun). *Behaviour*, 50(3-4), 232–253. doi: <https://doi.org/10.1163/156853974X00471>
- Jensen, K. R. (2010). *NOBANIS – Invasive Alien Species Fact Sheet – Rhithropanopeus harrisii*. <https://www.nobanis.org/globalassets/speciesinfo/r/rhithropanopeus-harrisii/rhithropanopeus-harrisii.pdf>
- Jord- och skogsbruksministeriet (2012). *Kansallinen vieraslajistrategia*. <https://mmm.fi/documents/1410837/1801192/Kansallinen+vieraslajistrategia/4b9af08c-8150-4adb-ade1-8fabdc4cd6ed>

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. doi: 10.1007/s10530-016-1090-9

Kaiser, M. & Müller, C. (2021). What Is an Animal Personality?. *Biology & Philosophy*. 36. doi: 10.1007/s10539-020-09776-w.

Lagerspetz, K. Y. H., & Vainio, L. A. (2006). Thermal behaviour of crustaceans. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 81(2), 237-258. doi: <https://doi.org/10.1017/S1464793105006998>

Laidre, M. E. (2012). Niche construction drives social dependence in hermit crabs. *Current Biology*, 22(20), R861–R863. doi: 10.1016/j.cub.2012.08.056

Martin, P., & Bateson, P. (1986). *Measuring behaviour: An introductory guide*. Cambridge University Press

Martin, L. B. II, & Fitzgerald, L. (2005). A taste for novelty in invading house sparrows, *Passer domesticus*. *Behavioral Ecology*, 16(4), 702–707. doi: <https://doi.org/10.1093/beheco/ari044>

Meyerson, L. A., & Mooney, H. A. (2007). Invasive alien species in an era of globalization. *Frontiers in Ecology and the Environment*, 5(4), 199–208. doi: 10.1890/1540-9295(2007)5[199:iasiae]2.0.co;2

Myles-Gonzalez, E., Burness, G., Yavno, S., Rooke, A. & Fox, M. G. (2015). To boldly go where no goby has gone before: boldness, dispersal tendency, and metabolism at the invasion front. *Behavioral Ecology*. 26(4). 1083–1090. doi: <https://doi.org/10.1093/beheco/arv050>

Narimanov, N., Bauer, T., Bonte, D., Fahse, L., & Entling, M. H. (2022). Accelerated invasion through the evolution of dispersal behaviour. *Global Ecology and Biogeography*, 31, 2423–2436. doi: <https://doi.org/10.1111/geb.13599>

Pastell, M. (2016). CowLog – Cross-Platform Application for Coding Behaviours from Video. *Journal of Open Research Software*. 4(1), p.e15. doi: <http://doi.org/10.5334/jors.113>

Phillips, B., Brown, G., Webb, J. & Shine, R. (2006). Invasion and the evolution of speed in toads. *Nature* 439, 803 (2006). doi: <https://doi.org/10.1038/439803a>

Réale, D., Reader, S. M., Sol, D., McDougall, P. T., & Dingemanse, N. J. (2007). Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews*. 82(2), 291–318. doi: 10.1111/j.1469-185x.2007.00010.x

Rehage, J., Cote, J., & Sih, A. (2016). The Role of Dispersal Behaviour and Personality in Post-establishment Spread. In J. Weis & D. Sol (Eds.), *Biological Invasions and Animal Behaviour*, 96-116). Cambridge: Cambridge University Press. doi: 10.1017/CBO9781139939492.008

Riabinin, K., Kozhevnikov, M., & Ishay, J. S. (2004). Ventilating activity at the hornet nest entrance. *Journal of Ethology*, 22(1), 49–53. doi: 10.1007/s10164-003-0098-7

Roa, R., & Tapia,roy F. (1998). Spatial differences in growth and sexual maturity between branches of a large population of the squat lobster *Pleuroncodes monodon*. *Marine Ecology Progress Series*, 167, 185–196. <http://www.jstor.org/stable/24827790>

Roche, D. (2022). '*Rhithropanopeus harrisii* (Harris mud crab)', *CABI Compendium*. CABI International. doi: 10.1079/cabicompendium.66045.

the Royal Society for the Prevention of Cruelty to Animals Australia [RSPCA Australia]. (2016). *Humane killing and processing of crustaceans for human consumption*. <https://kb.rspca.org.au/wp-content/uploads/2019/01/Humane-killing-of-crustaceans-for-human-consumption-%E2%80%93-RSPCA-Information-Paper-May-2018.pdf>

Roy, T., & Bhat, A. (2018). Population, sex and body size: determinants of behavioural variations and behavioural correlations among wild zebrafish *Danio rerio*. *Royal Society open science*, 5(1), 170978. doi: <https://doi.org/10.1098/rsos.170978>

Siegel, H. & Gerth, M.,(2018). Sea Surface Temperature in the Baltic Sea 2018. HELCOM Baltic Sea Environment Fact Sheets. <https://helcom.fi/baltic-sea-trends/environment-fact-sheets/hydrography/> (Hämtad 23.04.2023).

- Sih, A., Cote, J., Evans, M., Fogarty, S., Pruitt, J. (2012). Ecological implications of behavioural syndromes. *Ecology Letters*.15(3), 278-89. doi: 10.1111/j.1461-0248.2011.01731.x.
- Sih, A., Mathot, K. J., Moirón, M., Montiglio, P.-O., Wolf, M., & Dingemanse, N. J. (2015). Animal personality and state–behaviour feedbacks: a review and guide for empiricists. *Trends in Ecology & Evolution*, 30(1), 50–60. doi:10.1016/j.tree.2014.11.004
- Su, X., Liu, J., Wang, F., Wang, Q., Zhang, D., Zhu, B., & Liu, D. (2019). Effect of temperature on agonistic behavior and energy metabolism of the swimming crab (*Portunus trituberculatus*). *Aquaculture*, 516, 734573. doi: 10.1016/j.aquaculture.2019.734573.
- Stamps, J. (2007). Growth-mortality tradeoffs and 'personality traits' in animals. *Ecology Letters*. 10(5), 355-63. doi: 10.1111/j.1461-0248.2007.01034.x.
- Stamps, J. (2015). Individual differences in behavioural plasticities. *Biological Reviews*, 91(2), 534–567. doi: 10.1111/brv.12186
- Stamps, J., & Groothuis, T. G. (2010). The development of animal personality: relevance, concepts and perspectives. *Biological reviews of the Cambridge Philosophical Society*, 85(2), 301–325. doi: <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.2009.00103.x>
- Stamps, J. A., Briffa, M., & Biro, P. A. (2012). Unpredictable animals: individual differences in intraindividual variability (IIV). *Animal Behaviour*, 83(6), 1325–1334. doi: 10.1016/j.anbehav.2012.02.017
- Stoffel, M. A., Nakagawa, S., & Schielzeth, H. (2017). rptR: repeatability estimation and variance decomposition by generalized linear mixed-effects models. *Methods in Ecology and Evolution*, 8(11), 1639–1644. doi: 10.1111/2041-210x.12797
- Truhlar, A. M., & Aldridge, D. C. (2014). Differences in behavioural traits between two potentially invasive amphipods, *Dikerogammarus villosus* and *Gammarus pulex*. *Biological Invasions*, 17(5), 1569–1579. doi: 10.1007/s10530-014-0816-9
- Walther, G.-R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., Bacher, S., Botta-Dukát, Z., Bugmann, H., Czúcz, B., Dauber, J., Hickler, T., Bugmann, H., Jaroš, V., Kenis, M., Klotz, S., Minchin, D., Moora, M., Nentwig, W., Ott, J., Panov, V.,

Wong, B. B. M., & Candolin, U. (2015). Behavioral responses to changing environments. *Behavioral Ecology*, 26(3), 665–673. doi: 10.1093/beheco/aru183

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.

Zhao, D. & Feng, P. (2015) Temperature increase impacts personality traits in aquatic non-native species: Implications for biological invasion under climate change, *Current Zoology*, 61(6), 966–971. doi: <https://doi.org/10.1093/czoolo/61.6.966>

## 8. Bilagor

*Bilaga 1. Informationsteoretiskt modellval utgående från AICc av olika generaliserade linjära modeller för att undersöka krabbornas djärvhet med alternativa förklarande variabler. Variablerna som evaluerades var vikt före, populationstyp, temperatur, samt interaktioner av dessa i olika kombinationer. Tabellen anger de förklarande variablerna, värden för AICc och  $\Delta AICc$  (skillnad i AICc från den modell med lägst AICc värde). Datat för djärvhet var inte matematiskt anpassbart till alla modeller och dessa har markerats i tabellen med ERROR under AICc*

<b>Förklarande variabler</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>
Vikt före	971,17	0,00
Populationstyp + vikt före	973,12	1,94
Temperatur	973,81	2,63
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*populationstyp + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	974,17	2,99
Temperatur + populationstyp + vikt före	974,58	3,41
Populationstyp	975,44	4,26
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	975,95	4,78
Temperatur + populationstyp + vikt före + populationstyp*vikt	ERROR	
Populationstyp + vikt före + populationstyp*vikt före	ERROR	
Vikt före + populationstyp*vikt före	ERROR	
Populationstyp*vikt före	ERROR	



Bilaga 2. Informationsteoretiskt modellval utgående från AICc av olika generaliserade linjära modeller för att undersöka krabbornas aktivitet med alternativa förklarande variabler. Variablerna som evaluerades var vikt före, populationstyp, temperatur, samt interaktioner av dessa i olika kombinationer. Tabellen anger de förklarande variablerna, värden för AICc och  $\Delta AICc$  (skillnad i AICc från den modell med lägst AICc värde)

<b>Förklarande variabler</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*populationstyp + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	950,03	0,00
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	963,55	13,53
Temperatur + vikt före + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	980,20	30,17
Temperatur + vikt före + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	990,68	40,65
Temperatur + vikt före	1007,73	57,70
Vikt före	1021,14	71,11
Temperatur	1028,85	78,82

Bilaga 3. Informationsteoretiskt modellval utgående från AICc av olika generaliserade linjära modeller för att undersöka krabbornas utforskningsbenägenhet med alternativa förklarande variabler. Variablerna som evaluerades var vikt före, populationstyp, temperatur, samt interaktioner av dessa i olika kombinationer. Tabellen anger de förklarande variablerna, värden för AICc och  $\Delta AICc$  (skillnad i AICc från den modell med lägst AICc värde)

<b>Förklarande variabler</b>	<b>AICc</b>	<b><math>\Delta AICc</math></b>
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*populationstyp + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	549,38	0,00
Temperatur + populationstyp + vikt före + temperatur*vikt före + populationstyp*vikt före	556,62	7,23
Temperatur + populationstyp + vikt före + populationstyp*vikt före	563,96	14,58
Temperatur + populationstyp + vikt före	571,20	21,82
Temperatur + vikt före	576,17	26,79
Vikt före	589,12	39,74
Temperatur	593,57	44,18