



**Personlighetstyper och deras koppling till  
habitatvalet hos slamkrabban  
*Rhithropanopeus harrisi*.**

Annika Liljedahl, 41492

annika.liljedahl@abo.fi

Pro gradu-avhandling

Miljö- och marinbiologi

Fakulteten för Naturvetenskaper och teknik

Åbo Akademi

Handledare: Kai Lindström & Markus Öst

Oktober 2022

## Abstrakt

Personlighet inom djurvärlden innebär att individer över tid uppvisar annorlunda och konsekventa beteendeprofiler oberoende av situation eller sammanhang. Dessa olika personlighetsdrag påverkar hur individerna sprids och fördelar sig mellan olika habitat samt hur de interagerar med sin omgivning. Tidigare har man antagit att djur är flexibla i sina beteenden men det har visat sig att så inte alltid är fallet. Det har länge debatterats huruvida djur väljer habitat utgående från deras egen personlighet (personlighetsmatchande hypotesen) eller om de anpassar sitt beteende utifrån det habitat de befinner sig i (beteendemässig plasticitet). Den här studien av slamkrabban *Rhithropanopeus harrisii* ämnar klargöra om krabborna har olika personligheter, och om deras habitatpreferenser kan kopplas till deras personlighetstyper.

Krabbor fångades in i slutet av juli år 2021 från fyra platser i sydvästra Finland. Två så kallade kärnpopulationer (Runsala & Nådendal, Åbo) där krabbor funnits sedan år 2009 och framåt, och två så kallade randpopulationer (Lökö, Nystad och Godby, Åland) där krabbor endast observerats på senare år användes i studien. Krabborna vägdes och deras ryggsköldar och större dominanta klor mättes. Krabborna genomgick sedan tre olika experiment för att klargöra om de hade personligheter eller ej genom att undersöka deras risktagningsbenägenhet under predationsshot, utforskningsbenägenhet och socialitet. Om dessa beteenden var konsekventa i de upprepade experimenten på samma individ ansågs de vara personlighetsdrag. Vidare undersöktes om det gick att sammankoppla personligheten med det habitat som krabborna föredrog när de gavs möjlighet att välja mellan stenhabitat och växthabitat. Krabborna uppvisade konsekventa beteenden både när det kom till deras utforskningsbenägenhet och socialitet, men inte för deras risktagningsbenägenhet under predationsshot. Resultaten tyder ändå på att slamkrabbor uppvisar olika personligheter men att dessa ej verkar vara kopplade till deras val av habitat. Däremot hittades en koppling mellan krabbornas utforskningsbenägenhet och vikt. Ju tyngre en krabba var, desto snabbare var den på att utforska ett okänt objekt. Också krabbornas populationstypstillhörighet (kärn- eller randpopulation) var av betydelse för deras utforskningsbenägenhet. Krabbor tillhörande en kärnpopulation uppvisade en signifikant högre sannolikhet att undersöka ett okänt objekt och var även snabbare i sitt utforskningsbeteende än krabborna från randpopulationerna. Förklaringen kan ligga i att kärnpopulationerna funnits längre än randpopulationerna och därför kan ha

en högre populationstäthet, vilket kan leda till mer intraspecifik konkurrens bland krabborna från kärnpopulationerna och därmed bidra till att de har ett snabbare utforskningsbeteende.

## **Nyckelord**

Slamkrabba, personlighet, kärnpopulation, randpopulation, habitatval, utforskningsbenägenhet, risktagningsbenägenhet, socialitet, beteendemässig plasticitet, personlighetsmatchande hypotesen

## **Abstract**

Animal personality means that individuals exhibit different and consistent behavioural patterns across contexts and over time. These different personality traits affect how the animal disperses and how it interacts with its environment. It has previously been assumed that animals are flexible in their behaviour, but it has been shown that this is not always the case. It has long been debated whether animals choose habitat based on their own personality (personality-matching hypothesis) or whether they adapt their behaviour based on the habitat they are currently occupying (behavioural plasticity). This study of the Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* intends to clarify whether these crabs have different personalities, and if their preferred choice of habitat can be linked to their personality types.

Mud crabs were caught at the end of July 2021 from four locations in southwestern Finland. Two core populations (from Runsala & Naantali, Turku) where crabs have been observed since 2009 and onwards, and two so-called margin populations (from Lyökki, Uusikaupunki and Godby, Åland) where mud crabs have appeared only recently, were used in this study. The crabs were weighed, and the size of their carapaces and the larger dominant claws were measured. The crabs then underwent three various experiments to clarify whether they had personalities or not by examining their boldness under predation threat, exploratory behaviour, and sociality. If these behaviours were consistent in the repeated experiments on the same individual, they were considered personality traits. Further, I investigated whether it was possible to link these behaviours with the type of habitat that the crabs preferred when they were given the choice between a rock habitat and a plant habitat. The crabs in this

study demonstrated consistent behaviours both when it came to their exploratory behaviour and their sociality, but not in terms of their boldness during predation threat. The results indicate that mud crabs have different personalities but that these do not seem to be linked to their choice of habitat. However, a link was found between the crabs' exploratory behaviour and their weight, so that heavier crabs were faster at exploring an unknown object. The crabs' population type affiliation (core or margin population) was also important for their exploratory behaviour. Crabs belonging to a core population showed a significantly higher probability of investigating an unknown object compared to crabs belonging to a margin population. The crabs from the core populations were also faster to explore a novel object than the crabs from the margin populations. The explanation may be that the core populations have existed longer than the margin populations and may therefore have a higher density. This can lead to more intraspecific competition among the crabs from the core populations and contribute to their faster exploratory behaviour.

### **Keywords**

Mud crab, personality, core population, margin population, habitat choice, exploratory behaviour, risk-taking behaviour, sociality, behavioural plasticity, personality-matching hypothesis

## Innehållsförteckning

<b>1</b>	<b>Introduktion</b>	<b>1</b>
1.1	Faktorer som inverkar på habitatvalet	1
1.1.1	Beteendets inverkan på spridningstendensen och habitatvalet	3
1.2	Studiesystem och målsättningar	6
<b>2</b>	<b>Material och metoder</b>	<b>7</b>
2.1	Slamkrabban – <i>Rhithropanopeus harrisi</i>	7
2.2	Infångning av slamkrabbor	8
2.2.1	Fångstlokalernas placering och utseende	11
2.2.2	Förvaring och transport av krabborna	12
2.3	Habitatvalstestet	14
2.4	Nytt objekt-testet	16
2.5	Predatorstestet	17
2.6	Socialitetstestet	18
2.7	Beteendevariablerna	19
2.8	Statistisk analys	20
<b>3</b>	<b>Resultat</b>	<b>24</b>
3.1	Storlek	24
3.2	Val och reaktioner	24
3.3	Beteendemässig konsekvens	27
3.4	Habitatval	29
3.5	Utforskningsbenägenhet	29
3.6	Risiktagningsbenägenhet under predationshot	32
3.7	Socialitet	32
<b>4</b>	<b>Diskussion</b>	<b>33</b>
4.1	Huvudresultat och deras betydelse	33
4.2	Krabbornas konsistenta beteenden	35
4.3	Analys av krabbornas val och reaktioner	35
4.3.1	Krabbornas habitatval	35
4.3.2	Utforskningsbeteendet under nytt objekt-testet	37

4.3.3 Skillnader i risktagningsbenägenhet under predatorertestet.....	38
4.3.4 Krabbornas socialitet.....	40
4.4 Studiens möjliga begränsningar.....	41
4.5 Framtida forskning .....	45
<b>5 Slutsatser .....</b>	<b>45</b>
<b>6 Tillkännagivanden .....</b>	<b>46</b>
<b>7 Referenser .....</b>	<b>47</b>

## 1 Introduktion

Personlighet inom djurvärlden innebär att det mellan individer finns beteendemässiga skillnader som är stabila över tid och att beteendet i ett sammanhang korrelerar med beteendet i andra sammanhang (Wolf & Weissing, 2012). Detta är ett relativt nytt tema inom forskningen och man skulle kunna tänka sig att individer som uppvisar större plasticitet och anpassning till sin omgivning även skulle ha högre fitness. Enligt Wilson et al. (1994) och Koolhaas et al. (1999) befinner sig varje individ någonstans på en skala mellan skygg–djärv och proaktiv–reaktiv, vilket innebär att de uppvisar olika grader av ett visst beteende. Ett par exempel är risktagningsbenägenhet där vissa individer uppvisar ett modigare beteende än andra och utforskningsbenägenhet där vissa individer är mer nyfikna och snabbare på att utforska en ny omgivning. Olika individer kan även vara olika sociala (Wilson et al., 1994). Dessa beteenden kallas personlighetsdrag och de kan korrelera med varandra så att ju mera proaktiv en individ är desto aggressivare och mera risktagnings- samt utforskningsbenägen är den också (Sih et al., 2004). Olika personlighetsdrag hos djur påverkar både hur de rör sig mellan olika habitat och deras fördelning inom habitatet. Detta leder till en icke-slumpmässig fördelning av beteendetyper och icke-slumpmässiga interaktioner mellan olika beteendetyper (Wolf & Weissing, 2012).

### 1.1 Faktorer som inverkar på habitatvalet

Den personlighetsmatchande hypotesen (personality-matching hypothesis) föreslår att individer, för att minska stress och för att undvika en kostsam justering av beteenden (Réale et al., 2007) koloniserar habitat som bäst passar deras egna personligheter (Jacob et al., 2015). Det är sällan man hittar individer som är identiska med varandra, därför påverkas de även olika av det habitat de befinner sig i. En omgivning är sällan homogen över tid, och därför kan det ses som optimalt att en individ kontinuerligt utvärderar sin omgivning för att undvika ogynnsamma habitat. Den kan då välja att söka efter ett mera passande habitat som bättre lämpar sig för dess egna behov (Edelaar et al., 2008).

Ett exempel på att individer väljer sitt habitat utgående från sina personligheter har studerats hos järnsparvar *Prunella modularis*. Holtmann et al. (2017) undersökte risktagningsbenägenhet hos järnsparvarna och fann att djärvare individer bodde i

områden med mer mänsklig aktivitet men att skyggare individer undvek dessa platser. Utöver bevis på att den personlighetsmatchande hypotesen stämde när det kom till habitatval hos järnsparvarna, fann man även bevis på beteendemässig plasticitet över lång tid. Resultaten indikerade att järnsparvarna blev en aning djärvare med åldern.

Beteendemässig plasticitet (behavioural plasticity) är en annan mekanism som har använts för att förklara fördelningen av individer i heterogena miljöer (Beaman et al., 2016). Beteendemässig plasticitet antyder att beteendemässiga egenskaper tar sig uttryck på ett flexibelt sätt, och att individer kan anpassa sitt beteende efter det habitat de befinner sig i (Tuomainen & Candolin, 2011). Brydges et al. (2008) undersökte hur storspiggår *Gasterosteus aculeatus* skiljde sig från varandra i temperament och inlärningsbeteende beroende på varifrån de härstammade (antingen från dammar med högt eller lågt predationstryck eller från floder med högt eller lågt predationstryck). De kom fram till att storspiggår från floder med högt predationstryck var mindre djärva och mera passiva än spiggår från både floder med låg predationsrisk och dammar med hög predationsrisk. Resultaten av studien indikerade att spiggarnas temperament potentiellt påverkades av habitatstabiliteten och även predationstrycket. Traditionellt sett har det också antagits att djur är flexibla och anpassar sitt beteende beroende på vilket habitat de lever i (Réale et al., 2007).

Många arter har en förmåga att tåla många olika miljöer. Dock är vissa miljöer mera gynnsamma än andra och hur individerna påverkas kommer således att variera i ett heterogent landskap (Hänfling et al., 2011). Detta kan även inverka på en arts förmåga att invadera ett nytt område. Rumslig heterogenitet och genflöde bidrar till att olika geno- och fenotyper fördelar sig olika i miljön (Jacob et al., 2015) och man har även funnit stöd för att individer med liknande genotyper är mer benägna att para sig med varandra, vilket kan leda till ett begränsat genflöde inom en population (McNamara & Dall, 2011). Det här i sin tur kan leda till att individer som skiljer sig från varandra beträffande habitatpreferens även kan skilja sig åt genetiskt trots att de lever i samma population och område (McNamara & Dall, 2011). Olika personlighetstyper kan därför tänkas upprätthållas genom personlighetsmatchade habitatval (Wolf & Weissing, 2010). Det här kan leda till att vissa fenotyper oftare förekommer i vissa specifika habitat eftersom individer med fenotyper speciellt anpassade till att leva i ett visst habitat kommer att försöka leva just där. Om exempelvis en fågels näbb är anpassad till att bättre kunna äta frön av en viss storlek, kommer fåglar vars fenotyp



besitter just denna näbbstorlek att förekomma oftare i habitat där frön av rätt storlek också förekommer. I detta fall beror miljövalet på individens fenotypiska egenskaper (här näbbstorlek) och inte på dess personlighet (Edelaar et al., 2008).

### **1.1.1 Beteendets inverkan på spridningstendensen och habitatvalet**

Att individer har olika personlighetstyper kan vara till fördel när det kommer till en populations spridningsframgång. Detta kan bero på att olika typer gynnas i olika stadier av invasionen (Fogarty et al., 2011). Exempel på detta är när skyggare individer endast kan kolonisera ett nytt habitat efter att modigare och aggressivare individer koloniserat det först (Wolf & Weissing, 2012). För individer som invaderar ett nytt område kan skillnader i beteendetyper således vara avgörande för deras framgång. Man har funnit stöd för att risktagningsbenägenhet och utforskningsbenägenhet samt socialitet och aggressivitet korrelerar med spridningsbenägenheten, och att individernas aktivitet och utforskningsbenägenhet kan ha en inverkan på spridningen av individer under alla olika stadier av en arts spridningsprocess (Cote et al., 2010). Även interaktionerna mellan olika arter påverkas av att individer uppvisar olika beteenden. Exempelvis kan vissa individers beteende förhindra en annan art från att få fäste i ett visst habitat (Wilson, 1998). Sålunda verkar den individuella beteendetyper vara kopplad till skillnader i spridningstendens.

Konsistenta olikheter i utforskningsbeteendet hos enskilda individer har även kopplats samman med populationers kolonisationsstadium. Individer som uppvisar en högre tendens till att utforska en ny omgivning, borde även uppvisa en högre tendens att spridas. Om detta stämmer borde personlighetssammansättningen över populationens utbredningsområde i så fall kunna gå att förutse. En individs aktivitet i en ny omgivning (risktagningsbenägenhet och utforskningsbenägenhet) korrelerar nämligen med individens spridningsavstånd ute i fält och detta innebär att utforskningsbeteendet kan inverka på både individens beslut att emigrera och vart individen emigrerar (Cote et al., 2010). Dingemanse et al. (2003) hittade i sin studie av talgoxar *Parus major* ett positivt samband mellan spridningsavstånd och olika personlighetsdrag, exempelvis att immigrerande fåglar var snabbare i sitt utforskningsbeteende än vad lokalt födda fåglar var. Hur individers utforskningsbeteende är sammankopplat med deras habitatval har inte studerats i någon större utsträckning Teoretiskt sett borde dock en individ som är mer utforskningsbenägen också ha ett friare habitatval eftersom den

antagligen rör sig över ett större område jämfört med en individ som är mindre utforskningsbenägen och således inte är lika begränsad till var den kan komma att leva. Neofili innebär att en individ uppvisar positiva reaktioner gentemot ett nytt stimuli (Cowan, 1977), medan neofobi innebär att individen i stället uppvisar negativa reaktioner (Barnett, 1958). Greenberg (1990) myntade en neofobi-tröskelhypotes (neophobia threshold hypothesis) som antyder att en individs neofobi är den reglerande faktorn vid bland annat valet av habitat.

Risken att upptäckas av en predator kan öka när ett bytesdjur furagerar, vilket i sin tur kan leda till en beteendekonflikt för bytesdjuret. De kan antingen välja att utsätta sig för predationsrisk eller avstå från möjligheten att hitta föda. De måste därför utvärdera både sitt behov av att söka föda och hur hög predationsrisken är (Verdolin, 2006). Predationsrisken en population är utsatt för kan leda till en så kallad risktagningsbenägenhetsberoende spridning (boldness-dependent dispersal) då skyggare individer inte tar lika många risker som djärvare individer gör, och på grund av detta kan spridas för att undvika risken att stöta på en predator (Cote et al., 2010). Men det kan även innebära att djärvare individer är mer benägna att sprida sig för att undvika predatorer om de jämfört med skygga individer utsätts för en högre predatororsakad dödlighet (Cote et al., 2010). Vad som anses vara ett högrisk- eller lågriskhabitat kan dock variera från art till art beroende på var bytesdjurens predatorer förekommer. För en art kan ett lågriskhabitat vara ett habitat där det finns många gömställen för individen att söka skydd när en predator närmar sig, medan ett lågriskhabitat för en annan art i stället är ett öppet område (Verdolin, 2006). Det här kan bero på hur bytesdjurens predatorer beter sig när de jagar. Vissa predatorer, exempelvis ugglor, föredrar att jaga i öppna områden medan andra, till exempel skallerormar, hellre ligger på lur i tätare områden (Bouskila, 1995).

När det kommer till individers djärvhet kan den vara antingen positivt eller negativt korrelerad till habitatkomplexiteten, vilket till exempel kan bero på den högre predationsrisken individerna utsätts för i öppna habitat (Magnhagen & Borcharding, 2008). Djärvare individer kan ha fler alternativ att välja mellan i fråga om habitatval eftersom de är villiga att ta mer risker (Kobler et al., 2001) och således har en större valmöjlighet i fråga om vilka habitat de förmår leva i. Det har visat sig att djärvhet kan korrelera med aggressivitet på så vis att djärvare individer ofta även är mer aggressiva än skyggare individer (Huntingford, 1976). Detta har konstaterats hos flera olika arter

av exempelvis däggdjur, fåglar och fiskar (Norton et al., 2011). Hög aggressivitet bland individer kan exempelvis orsakas av hög populationstäthet (Knell, 2009) eftersom individerna då kan få tillgång till färre resurser vilket kan leda till konkurrens mellan individerna. Detta kallas för aggressivitetsberoende spridning (aggressiveness-dependent dispersal) vilken kan fungera antingen så att mindre aggressiva individer tvingas bort av mer aggressiva individer, eller så att mer aggressiva individer tenderar sprida ut sig mera. En individs aggressivitet kan ha en inverkan på dess spridning så att till exempel mindre aggressiva individer tvingas bosätta sig i mindre gynnsamma habitat (Fausch, 1984). Men det kan även vara så att mindre aggressiva individer klarar sig bättre, eftersom de i stället besitter beteenden som visar undergivenhet och därför lättare blir accepterade när de närmar sig artfränder (Cote et al., 2010). Aggressivitet inverkar även på en individs spridningsframgång genom att mer aggressiva individer kan ha en större chans att kunna invadera ett nytt område, som exempelvis hos fågeln västsialia *Sialia mexicana* där aggressivare hanar har en högre tendens att sprida sig till och ta över nya områden (Duckworth & Badyaev, 2007).

Man har också hittat en koppling mellan individers socialitet och deras spridning. Det finns en skillnad i hur sociala och osociala individer beter sig gentemot andra individer i populationen och detta kan leda till en så kallad socialitetsberoende spridning (sociability-dependent dispersal). I en population med låg densitet kan sociala individer ha en tendens att sprida sig för att söka efter andra individer av samma art. I en population med hög densitet borde det däremot vara osociala individer som har en högre tendens att sprida sig (Cote et al., 2010). En studie utförd på en sorkart, gråsidning *Myodes rufocanus*, visade att honornas beslut att spridas berodde på hur sociala de var. De honor som var minst sociala visade sig ha störst spridning (Ims, 1990). Aggressivitetsberoende och socialitetsberoende spridning kan vara svåra att särskilja eftersom de liknar varandra. Djur som är mer osociala tenderar nämligen att även vara mer aggressiva, men det är likväl fråga om två olika spridningsmekanismer (Cote et al., 2010). Huruvida individer som är mer eller mindre sociala dras till ett visst habitat kan tänkas bero på var andra individer av samma art befinner sig. Individer som är mer sociala borde rimligtvis söka sig till habitat där andra individer befinner sig. Generellt sett dras nämligen sällskapliga individer i större utsträckning till större grupper än vad mindre sociala individer gör (Cote et al., 2012).

## 1.2 Studiesystem och målsättningar

Personlighet hos evertebrater är ett ganska outforskat område och hur ekologiska och sociala sammanhang korrelerar med personlighetsberoende spridningsmönster har sällan studerats (Cote & Clobert, 2007). Den här studien kan bidra med grundläggande evolutionsbiologisk information om de mekanismer som olika individer använder sig av för att maximera sin lokala framgång i en föränderlig miljö. Den kan även hjälpa till med att bättre kunna förutse hur invasiva arter brer ut sig och i vilka habitat man kan förvänta sig att deras effekt blir som störst baserat på deras habitatpreferenser. Som studieart i den här studien använde jag mig av slamkrabban *Rhithropanopeus harrisi* som är en invasiv, vattenlevande art i Östersjön.

Att ha en bred tolerans till omgivningen kan korrelera positivt med invasionsframgång (Hänfling et al., 2011). Detta innebär för en vattenlevande art att individerna ska tåla förändringar i vattentemperatur, salinitet, syrenivå och störningar orsakade av mänsklig aktivitet. Det är även en fördel att vara opportunist och, liksom slamkrabban, omnivor och kunna utnyttja flera olika födokällor (Hänfling et al., 2011). Eftersom populationer tenderar att innehålla individer med olika personlighetstyper (Wolf & Weissing, 2012) är det förväntat att även kunna se en skillnad i slamkrabbornas individuella temperament och personlighet. Om krabbornas personlighet går att matcha till en viss habitattyp betyder det att den personlighetsmatchande hypotesen stämmer när det kommer till slamkrabbor (Jacob et al., 2015). Habitattyperna som användes i denna studie var stenhabitat och växthabitat.

För att undersöka huruvida krabborna utgående från sin personlighet hade en viss preferens för ett visst habitat eller ej placerades de enskilt i akvarium där de båda habitattyperna (sten eller växtlighet) förekom. Därefter testades krabbornas 1) utforskningsbenägenhet, 2) risktagningsbenägenhet och 3) socialitet i förhållande till habitatpreferensen. Dessa personlighetsegenskaper har hos många arter visat repeterbarhet när de analyserats flera gånger per individ (Bell et al., 2009). Beteenden är repeterbara när individer betar sig olika från varandra och när individer betar sig konsekvent genom tiden (Bell et al., 2009). Utifrån den tidigare litteraturen kunde man förvänta sig att hitta skillnader mellan nyetablerade och längre etablerade populationer i dessa personlighetsegenskaper (Cote et al., 2010). Exempelvis har man funnit att individer som har ett mera proaktivt beteende också kan vara mer benägna att utnyttja mera riskfyllda habitat (Holtmann et al., 2017). Teoretiskt sett vore det logiskt att

stenhabitatet som erbjöds i denna studie kunde uppfattas som mindre riskfyllt i och med att krabborna lätt kunde gömma sig där, medan de var mera exponerade i växthabitatet som därför kunde uppfattas som mera riskfyllt.

Den ursprungliga målsättningen med detta pro gradu-arbete var att ta reda på om krabbor med olika personligheter föredrar olika habitat men personligheten i sig inte reagerar på habitatförändringar (matchning av personlighet med habitatet), eller om individens personlighet flexibelt anpassas till det omgivande habitatet (beteendemässig plasticitet). Senare avgränsades dock studien till att endast undersöka den personlighetsmatchande hypotesen.

Hypoteserna i denna studie var:

- 1) Slamkrabbor uppvisar olika personligheter i form av konsekventa beteendeprofiler
- 2) Slamkrabbor med olika habitatpreferenser samt krabbor från kärn- och randpopulationer uppvisar skillnader i personlighet (personlighetsmatchande hypotesen)

## **2 Material och metoder**

### **2.1 Slamkrabban – *Rhithropanopeus harrisi***

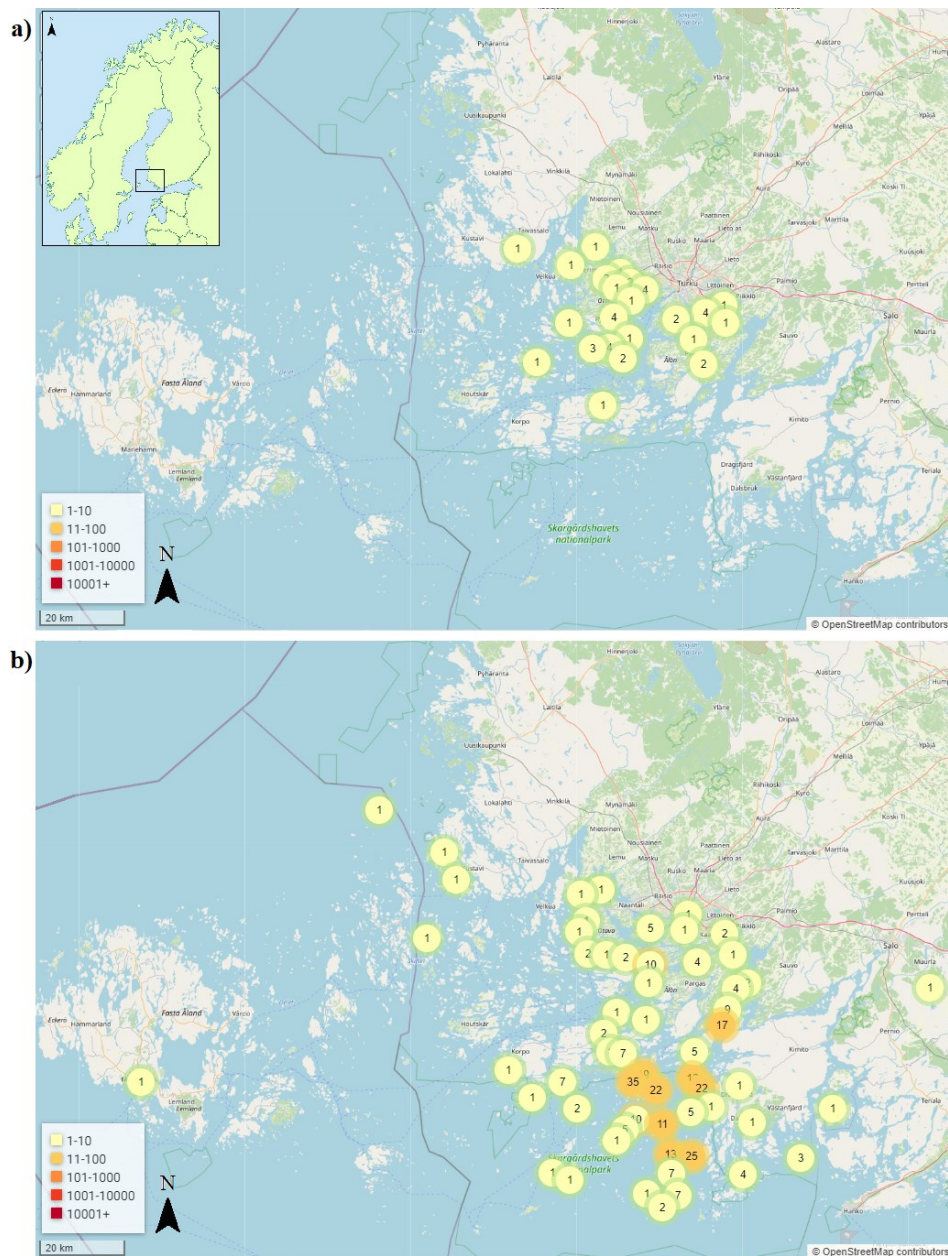
Slamkrabban är en invasiv främmande art som är relativt ny i Östersjön. Detta innebär att den inte är en inhemsk art i våra vatten, utan har blivit införd utifrån. Troligtvis har den kommit med ballastvatten från Nordamerikas östkust varifrån den ursprungligen härstammar (Williams, 1984). Första observationen av slamkrabba i Östersjön gjordes år 1874 (Wolff, 2005) och den har sedan dess spridit sig till Skärgårdshavet där den upptäcktes för första gången år 2009 (Fowler et al., 2013). Slamkrabban är en relativt liten brackvattenskrabba som kan bli upp till 26,1 mm bred över ryggskölden (Turoboyski, 1973). Den är omnivor, vilket innebär att den kan leva på en relativt bred diet och det har konstaterats att den kan äta olika typer av föda beroende på var den befinner sig och vad den har tillgång till. Exempelvis kan den äta djur såsom snäckor och märkräftor, men även grön- och brunalger. Den äter även dött organiskt material den hittar på botten (Turoboyski, 1973). Slamkrabbor har även en del naturliga fiender som jagar dem. I dess nativa habitat vid Nordamerikas östkust ingår den till

exempel i malfiskens *Ameiurus catus* diet (Williams, 1984). I Östersjön äts den av bland annat europeisk ål *Anguilla anguilla*, skrubbskädda *Pleuronectes flesus*, abborre *Perca fluviatilis*, hornsimpa *Myoxocephalus quadricornis* och mört *Rutilus rutilus* (Kujawa, 1965; Puntila-Dodd et al., 2019).

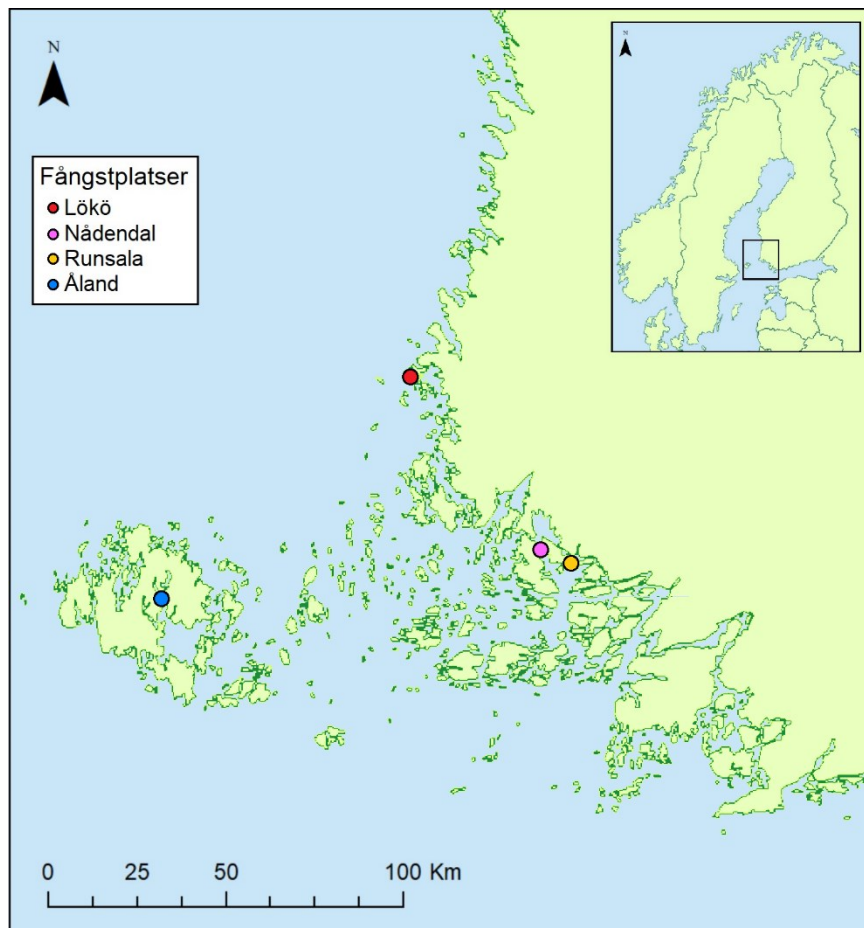
Honorna kan producera avkommor upp till fyra gånger under en parningssäsong. Vid varje tillfälle lägger de 1200–5000 ägg som de sedan bär med sig (Turoboyski, 1973). När slamkrabbors ägg kläcks hålls larverna kvar i området genom att aktivt röra sig i vattenkolumnen (Morgan, 1987) under tiden det tar för dem att nå det vuxna stadiet. Detta tar i medeltal 16 dagar för larver vid 25 °C och 20 ‰ salinitet (Cripe et al., 2003). Larverna rör sig vertikalt i vattenkolumnen vilket förhindrar dem från att driva för långt bort från föräldrapopulationen. En studie gjord av Cronin & Forward (1986) på slamkrabor i Newport River, North Carolina, visade att även om larverna i studien rörde sig fram och tillbaka i floden, över 100 km på fyra dagar, var deras nettoförskjutning endast 2–3 km (och detta var en överskattning). Larverna söker således inte aktivt efter habitat att kolonisera, utan hålls kvar i närområdet där de har kläckts.

## 2.2 Infångning av slamkrabor

Denna studie gjordes under augusti till september månad 2021. Krabor från två olika populationstyper användes (kärn- och randpopulationer). De samlades in från fyra olika populationer i Skärgårdshavet från mitten av juli till början av augusti (vecka 28–31). Två populationer var nyetablerade randpopulationer från spridningsfronten (från Lökö, Nystad och Godby, Åland) medan två populationer hade varit etablerade en längre tid i kärnpopulationer (från Nådendal och Runsala, Åbo). Beslutet att använda dessa populationer var baserat på registrerade observationer på Finlands artdatacenters (2022) webbsida av krabbornas spridning i Skärgårdshavet (figur 1). Fångstplatserna (figur 2) var snarlika varandra i fråga om habitatstruktur, endast fångstplatsen på Åland skiljde sig från de övriga i fråga om växtlighet (se stycke 2.2.1)



**Figur 1.** Slamkrabbans spridning i Skärgårdshavet. Kartorna visar registrerade observationer av slamkrabba för åren a) 2011 och b) 2021. Siffrorna i cirkelarna anger antalet observationer på just den platsen. Första observationen av slamkrabba i Skärgårdshavet var i Nådendal år 2009 (Fowler et al., 2013) och första rapporterade observationen av slamkrabba vid fångstplatsen i Runsala var år 2012. Flera observationer hade dock gjorts i området nära och runtomkring Runsala redan tidigare och slamkrabbor kan ha funnits i fångstområdet trots att inga rapporterade observationer gjorts. Första rapporterade observationen av slamkrabba nära fångstplatsen i Lökö var år 2015 och för fångstplatsen på Åland år 2018. Modifierade kartor och årtal för rapporterade observationer från <https://www.openstreetmap.org/copyright>.

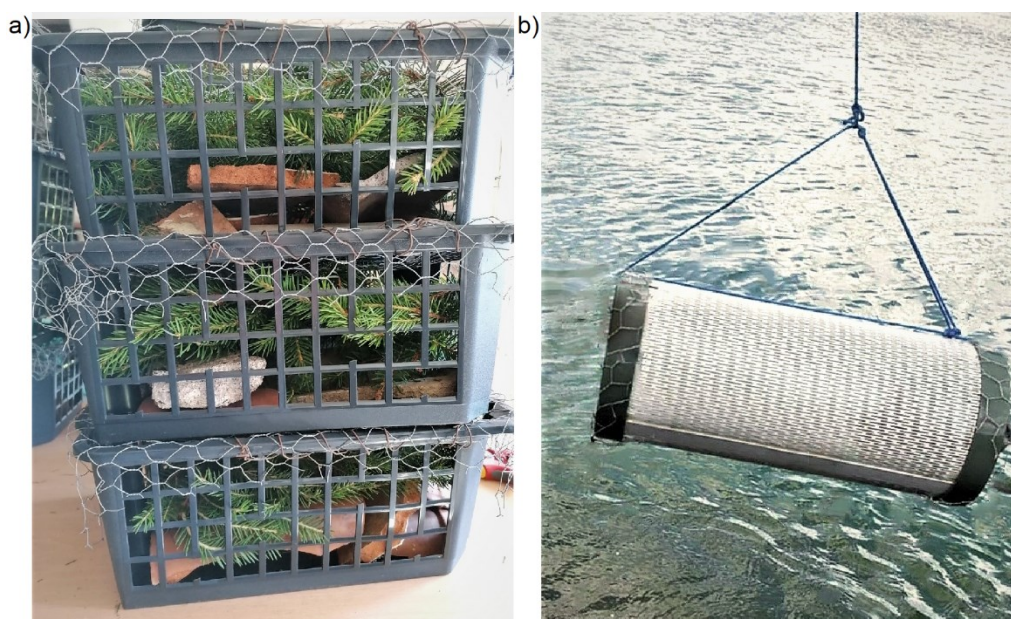


**Figur 2.** Fångstplatserna i sydvästra Finland där fångsten av slamkrabbor skedde anges med olika färger på kartan.

Fångsten av krabbor från Runsala, Nådendal och Lökö skedde med specialtillverkade fällor där de kunde gömma sig (figur 3a). Fällorna tillverkades av krukskärvor, plaströr, grankvistar och dyligt satta i plastkorgar täckta med hönsnät. De flesta fällor hade längden 35 cm, bredden 25 cm och höjden 15 cm, men några av dem var antingen större eller mindre. Tjugo fällor per population användes och varje ställe hade även av de större och mindre fällorna. De lades ut vid ett djup på ca 30 cm ner till ca 1,5 m. Fällorna lades ut under dagen och vittjades efter några dygn eller upp till en vecka. Infångandet av slamkrabbor skedde både med och utan bete (bl.a. strömmingsfiléer) utfördes för att försöka förhindra att endast krabbor med en viss typ av personlighet fångades in. Vid lokalen på Åland användes en annan sort av fällor (längd 45 cm,  $\varnothing$  20 cm) eftersom de visade sig vara mer effektiva för att fånga krabborna som levde där (figur 3b). Dessa fällor innehöll även krukskärvor och ändarna stängdes med hjälp



av hönsnät. Alla fällor som användes i fångsten av krabbor hade så stora hål att krabbor av alla storlekar lätt kunde ta sig in i dem.



**Figur 3a och 3b.** a) Några av de fällor som användes vid infångandet av krabborna vid lokalerna i Runsala, Nådendal och Lökö. b) En av de cylinderformade fällorna som användes vid infångandet på Åland.

### 2.2.1 Fångstlokalernas placering och utseende

Lokalen i Runsala, Saaro udde. 60°25'33.5"N 22°05'19.0"E

Fångstplatsen låg invid stranden och hade öppet vatten runtomkring där det även förekom trafik med större båtar ca 400 m längre ut. Botten bestod mestadels av lera och stora stenar. Vass *Phragmites australis* växte vid strandkanten där fällorna placerades ut.

Lokalen i Nådendal, Särkkä. 60°14'26.6"N 20°00'31.8"E och 60°27'38.7"N 21°55'34.0"E

Fångstplatserna låg på varsin sida under en större bro där det förekom relativt mycket småbåtstrafik. Botten bestod av sand blandat med lite lera och utspridda större stenar. Runtomkring fångstplatserna växte vass och lite blåstång *Fucus vesiculosus*.

Lokalen i Nystad, Lökö. 60°51'36.4"N 21°11'15.1"E

Infångandet av krabborna skedde invid en närbelägen privat småbåtshamn som låg nordväst om Nystad. Botten bestod av sand och småsten. Invid fångstplatsen växte vass och blåstång.

Lokalen på Åland, Godby småbåtshamn. 60°14'26.6"N 20°00'31.8"E

Fångstplatsen var belägen vid en småbåtshamn. Botten bestod av klippor och stenar. Ingen synlig växtlighet fanns vid fångstplatsen, men vass växte 80–100 m därifrån.

### **2.2.2 Förvaring och transport av krabborna**

Krabborna från den åländska populationen fångades under vecka 30 och fördes till Husö biologiska station där de förvarades i små akvarier på 14,5 liter (längd 30 cm, bredd 22 cm, höjd 22 cm) inredda med krukskärvor och stenar samt en syresten i varje akvarium i väntan på sållning och experiment. Infångandet av krabborna från Runsala, Nådendal och Lökö pågick under vecka 28–31. Krabborna förvarades först i Åbo uppdelade enligt population i varsitt större plastkar på 38,5 liter (längd 55 cm, bredd 35 cm, höjd 20 cm) innehållandes en vattenpump för cirkulation av vattnet. Karen var inredda med krukskärvor och stenar, samt växtmaterial från de platser de var infångade från. Vatten hämtades även från respektive fångstplatser, men späddes ut med saltat kranvatten vartefter vattenbyten utfördes i väntan på transport vidare. Krabborna matades varannan eller var tredje dag med bitar av sej eller fodertabletter för akvariefisk innehållandes spannmål, jäst, blöt- och kräftdjur, olja, fett, alger och mineralämnen. De infångade krabborna sållades och endast hanar användes i studien för att minimera effekterna av kön på responsvariablerna. Krabborna könsbestämdes med hjälp av formen på deras invikta stjärt (figur 4). Det är vanligt bland många krabbarter att honornas stjärt är bredare än hanarnas samt att hanarnas klor ofta är större än honornas eftersom de används vid exempelvis slagsmål om territorium och honor (Fazhan et al., 2021).



**Figur 4.** Könbestämning av slamkrabbor. Till vänster på bilden ses en hane och till höger en hona. Hanarna har en smalare och mera avlång stjärt medan honornas är bredare.

Krabborna transporterades därefter till Husö biologiska station 3.8.2021. Varje krabba veks in i ett ark hushållspapper som blöttes med bräckt vatten från det egna karet. Dessa ”kuvert” förpackades sedan i plastaskar (av varierande storlek men på ca 4 liter) med lufthål (ca 20 krabbor i varje ask). Askarna sattes därefter i kylväskor. Totala tiden krabborna förvarades på detta sätt var ca 9 timmar. Vid ankomsten till Husö sattes populationerna över natten var för sig i förvaringsakvarier fyllda med bräckt vatten från Husöfjärden.

Följande dag torkades krabborna av med hushållspapper före de vägdes på en elektronisk köksvåg. Vikten uppmättes i gram med 0,1 grams noggrannhet. Sköldens samt dominantaxens storlek mättes i centimeter med hjälp av ett skjutmått med 0,1 centimeters noggrannhet. Tjugo krabbor från varje population användes, d.v.s. sammanlagt 80 slamkrabbor ingick i studien. Slamkrabborna förvarades därefter enskilt i plaströr för att de ej skulle komma i kontakt med varandra. Detta för att undvika att de började slåss eller på annat sätt påverkade varandra. Rören var gjorda av PVC (längd 10 cm,  $\varnothing$  5 cm) och var täckta med myggnät i varsin ände och förslutna med gummiband (figur 5a). Rören märktes med vattenfast tusch och varje krabba fick en egen kod. Dessa rör placerades i samlingsakvarier på 49 liter (längd 40 cm x bredd 35 cm x höjd 35 cm) som sedan placerades fyra och fyra i två gemensamma ”vattenbad” på 600 liter vardera (figur 5b). Båda vattenbaden hade en genomströmning på ca 1025,8 liter bräckt vatten/dygn (712 ml/minut). Alla krabbor matades *ad libitum* var tredje dag med bitar av sej (ca 0,5 cm stora kuber) varierat med samma fodertabletter för akvariefisk som de fick vid förvaringen (en halv tablett per krabba). Gammal mat som ej ätits upp togs bort och byttes ut mot ny.



**Figur 5a och 5b.** a) Krabborna förvarades enskilt i plaströr förslutna med myggnät i båda ändarna. Alla rör hade sin egen märkning för identifiering av krabborna. b) Ett av de två vattenbaden i vilket krabborna förvarades i sina rör.

Varje samlingsakvarium hade en egen syresten. Vattnets temperatur under tiden studien pågick varierade mellan 13–18 °C. Variationen berodde på att akvarierna befann sig utomhus och att temperaturen växlade enligt väderförhållandena. Temperaturen skiljde sig dock inte mellan samlingsakvarierna. På grund av förberedelser av experimentutrustning förvarades krabborna på detta sätt mellan 4 – 14.8.2021 (en och en halv vecka) innan experimenten påbörjades 15.8.2021. Experimenten pågick sedan mellan 15.8 – 5.9.2021. Under de 13 sista dagarna av studien innehöll vattenbadet (både vattenbadet med samlingsakvarierna och vattenbadet med experimentakvarierna, se nästa stycke) även varsin doppvärmare som reglerades regelbundet för att temperaturen skulle hållas på ett minimum av 13 °C och ett maximum på 20 °C. Detta för att undvika att alltför stora temperaturskillnader eventuellt skulle ha en inverkan på krabbornas beteende.

### 2.3 Habitatvalstestet

Totalt åtta experimentakvarier på 14,5 liter (längd 30 cm, bredd 22 cm, höjd 22 cm) inreddes med ca 1 cm finsand i botten. I ena änden av akvarierna sattes fem vita oktagonformade kakelplattor (6 cm x 6 cm) för att imitera ett stenhabitat. I andra änden sattes en 20 cm x 10 cm stor bit nät med fastbundna gröna presentsnören för att imitera ett habitat med växtlighet (figur 6). Artificiell växtlighet användes för att undvika

eventuell inverkan av äkta växtlighet och evertebrater som lever på denna växtlighet samt eftersom det är svårare att konstruera flera exakt likadant uppbyggda habitat av naturlig växtlighet. Både växtligheten och evertebraterna kan nämligen utgöra föda för krabborna och detta hade kunnat påverka slutresultatet. Uppbyggnaden av habitatet var likadan för alla krabbor. Habitatet i experimenten erbjöd inte mat och därför påverkades inte habitatvalet av mattillgång. Liknande habitatvalsindelningar har i tidigare studier (se till exempel Riipinen et al., 2017) visat sig fungera bra.



**Figur 6.** Habitatakvariernas uppbyggnad med kakelplattor i ena sidan för att imitera ett stenhabitat och nät med fastbundna presentsnören i andra sidan för att imitera ett växthabitat.

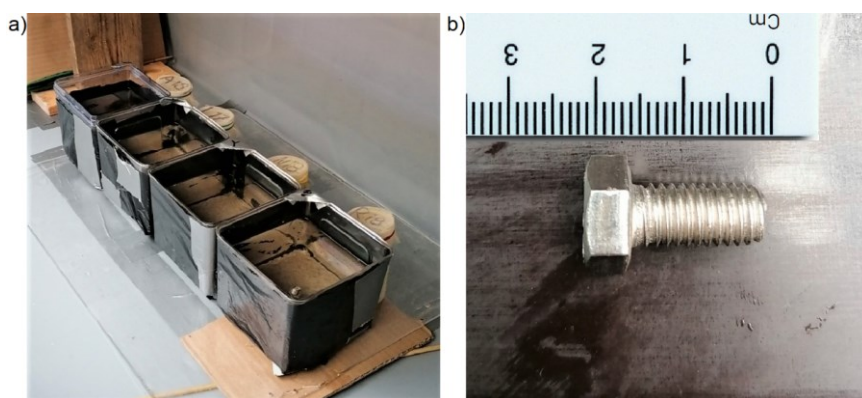
Experimentakvarierna sattes två och två bredvid varandra (med svart plast emellan för att undvika att krabborna skulle störas av varandra) i ett större vattenbad på 900 liter (längd 150 cm x bredd 100 cm x höjd 60 cm). Omkring 225–250 liter vatten byttes ut i vattenbadet dagligen under studiens gång. Därtill sattes det en syresten och även en pump som cirkulerade vattnet i vattenbadet. Vattnets temperatur varierade mellan 13,5 °C och 19 °C beroende på väderförhållandena.

Klockan 19.00 på kvällen sattes, vid varje experimenttillfälle, åtta stycken krabbor enskilt i experimentakvarierna. Två krabbor från alla de fyra populationerna användes vid varje tillfälle. Klockan 9.00 morgonen därpå kontrollerades var i experimentakvarierna krabborna befann sig. Antingen hade de valt att befinna sig i delen med sten eller i delen med växtlighet. De krabbor som hade varit över natten i habitatexperimentet ingick följande dag i ytterligare experiment. Dessa experiment var nytt objekt-test och predator-test.

## 2.4 Nytt objekt-testet

Krabborna placerades enskilt i små rektangulära experimentburkar av genomskinlig plast (längd och bredd 12,5 cm, höjd 11 cm). Runt dessa burkar tejpadades svart plast för att krabborna inte skulle distraheras av rörelser runtomkring dem (figur 7a). Burkarna fylldes med ca 1 cm finsand i botten. Detta gjordes för att krabborna hade lättare att ta sig fram på sand än på en kal botten av plast. Därefter fylldes burkarna med bräckt vatten från vattenbadet där krabborna befunnit sig under natten (ca 700–800 ml vatten).

Efter en acklimatiseringstid på fem minuter släpptes en bult (figur 7b) med märkningen SMI A2-70 (längd 2,1 cm,  $\varnothing$  på huvud 1,3 cm) för hand ner i mitten av burken. Höjden bulten släpptes från var den samma som höjden på vattenytan i burken. En bult användes eftersom den till formen och färgen inte påminner om något objekt eller föda som krabborna normalt kan stöta på i naturen, vilket var viktigt eftersom testet annars skulle kunna komma att mäta något annat än utforskningsbenägenheten. Krabborna filmades under tiden uppifrån i 20 minuter med hjälp av GoPro-kameror (modell 7 och 8) och därefter analyserades det filmade materialet för att se om krabborna gick fram till bulten och hur lång tid det i så fall tog. Krabborna sattes efteråt tillbaka i respektive habitatakvarium som de tagits från i väntan på följande experiment – predatortestet.



**Figur 7a och 7b.** a) Nytt objekt-testets uppbyggnad. b) Bulten som användes som objekt.

## 2.5 Predatortestet

En beige plastlåda (längd 24 cm, bredd 19 cm, höjd 10 cm) fylldes med ett ca 1 cm tjockt lager finsand. För detta ändamål hade abborrar fångats med en katts i Husöfjärden. Abborrharna (tre stycken) förvarades i ett skilt akvarium och byttes ut mot nya abborrar två gånger under studiens gång. Samtliga abborrar hade en längd på mellan 15–20 cm. Endast vattnet abborrharna levde i användes vid predatortestet. Två och en halv liter abborrhvatten tillsattes i plastlådorna för att krabborna skulle känna lukten av en predator. Detta för att förstärka effekten av upplevd fara. Därefter placerades samma krabbor, som tidigare varit i habitatexperimentet under natten och sedan genomgått nytt objekt-testet, enskilt i en av de abborrhvattenfyllda plastlådorna och tilläts aklimatisera sig i fem minuter.

Efter aklimatiseringen fördes för hand en abborratrapp (längd 14 cm, bredd 2,5 cm) mot krabban (figur 8) och dess reaktion filmades uppifrån med GoPro-kameror. Krabborna demonstrerade tre olika reaktioner vid detta test. Den ena var att de flydde, vilket innebar att de sprang i väg när attrappen närmade sig. Den andra var att de frös, vilket betydde att de stod helt stilla utan att röra sig när attrappen kom emot dem. Den tredje reaktionen var att de stod stilla, men sträckte fram en eller båda klorna för att röra vid attrappen när den kom emot dem. Krabborna befann sig alltid utmed kanten av lådan när detta gjordes och attrappen fördes ner under vattenytan från mitten av lådan och rakt mot krabban utan att vidröra den (stannade ca 1 cm ifrån krabban).



**Figur 8.** Abborratrappen som användes för att framkalla antipredatorbeteende hos krabborna i predatortestet.

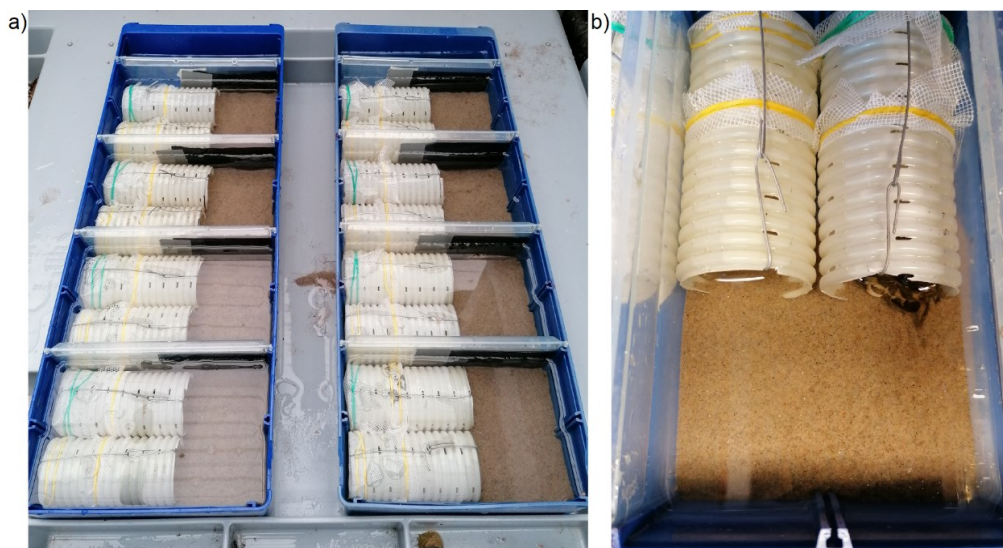
Efter detta experiment sattes krabborna tillbaka i sina respektive rör och ner i samlingsakvarierna. Både habitat-, nytt objekt- och predatorstestet upprepades en gång till för varje krabba med ca 10 dagars mellanrum. Någon krabba kunde ha ett avvikande antal dagar mellan något test ifall den nyligen hade bytt skal. Mjuka krabbor användes ej i experiment förrän deras skal hade hårdnat igen (vanligtvis ett dygn senare), utan då användes i stället en krabba som skulle ha varit följande i tur.

## 2.6 Socialitetstestet

I det här experimentet hade krabborna valet att antingen gå in i ett rör där det redan fanns en annan krabba, eller gå in i ett rör som var tomt. Vissa krabbor valde dock att gräva ner sig i sanden i stället. Eftersom detta test gick ut på att kontrollera deras socialitet klumpades de krabbor som valt det tomma röret och de som grävt ner sig i sanden ihop till en kategori. Experimentet utfördes efter att alla de övriga experimenten var avslutade. Varje krabba gjorde socialitetstestet två gånger med ca 24 timmars mellanrum. Experimentet bestod av två plastlådor (längd 44 cm, bredd 18,5 cm, höjd 8 cm) indelade i fyra fack (längd 18,5 cm, bredd 10,5 cm, höjd 8 cm). Mellan facken tejpades svart plast för att krabbornas val ej skulle påverkas av att de såg andra krabbor (figur 9a). Varje fack innehöll två plaströr (samma sort som krabborna förvarades i) som vardera var indelade i två delar åtskilda med myggnät. Den ena änden av plaströret var öppet, medan den andra var försluten med myggnät, vilket skapade en kammare (figur 9b). Ett av rören var helt tomt, medan det i det andra rörets kammare befann sig en krabba från en annan population fångad i Hundhålet, Kimito (59°59'53.1"N 22°27'07.9"E). Dessa "sällskapskrabbor" ryggsköldar varierade mellan 1,4–1,9 cm, och den dominanta saxens storlek mellan 1,0–1,5 cm. Orsaken till att krabbor från en annan population användes var för att de krabbor som ingick i studien ej skulle påverkas av att användas som sällskapskrabbor åt de andra, eller att krabborna skulle bete sig annorlunda på grund av att sällskapskrabban var från samma population som de själva (det fanns ej tillräckligt med reservkrabbor för att alla populationer skulle kunna möta en krabba från sin egen population). I botten användes ca 2 cm finsand för att förhindra att krabborna kröp in mellan eller under rören för att söka skydd. Åtta krabbor per gång placerades i varsitt fack och fick 1 timmes tid på sig att välja var de ville befinna sig, därefter noterades deras val.



Antingen valde de att gå in i röret där den andra krabban befann sig, eller så gjorde de inte det.



**Figur 9a och 9b.** a) Här visas socialitetsexperimentets uppbyggnad. b) Rörens utformning och placering i de enskilda facken. Röret till höger innehåller en annan krabba från Kimito, medan röret till vänster är tomt. Krabban på bilden hade valt att gå in i röret där den andra krabban fanns.

## 2.7 Beteendevariablerna

I habitatvalstestet undersöktes krabbornas val av habitat och om det gick att koppla samman med personligheten. Utifrån deras val kunde även en habitatpreferens fås fram genom att krabbornas val från de båda omgångarna slogs samman. De som valt stenhabitatet i båda omgångarna klassificerades som ”stenkrabor” och de som valt växthabitatet i båda omgångarna eller som valde olika habitat i båda omgångarna klassificerades som ”andra krabor”. Av krabborna från kärnpopulationerna kategoriserades 22 som stenkrabor och 18 som andra krabor. Av krabborna från randpopulationerna kategoriserades 21 som stenkrabor och 19 som andra krabor. Sammanslaget var det 43 stenkrabor och 37 andra krabor. De två krabor som hade dött innan andra omgången av habitatvalet kategoriserades enligt det val de hade gjort i den första omgången.

I nytt objekt-testet undersöktes krabbornas utforskningsbenägenhet. De krabor som inte gick fram till det nya objektet räknades som mindre utforskningsbenägna än de krabor som gick fram. Tiden det tog för de krabor som gick fram mättes med 1

sekunds noggrannhet utgående från det filmade materialet för att se om det fanns skillnader mellan krabbor med olika habitatpreferens och mellan krabbor som tillhörde olika populationstyper beträffande hur snabba de var med att utforska. Krabbornas risktagningsbenägenhet under predationshot undersöktes med hjälp av predatorstestet. Huruvida en reaktion bedömdes vara djärvare än någon annan var dock av mindre intresse i denna studie, och det var i stället själva reaktionerna och deras eventuella koppling till en viss habitatpreferens som var av intresse. I socialitetstestet kontrollerades krabbornas socialitet. De krabbor som valde att uppsöka sällskap bedömdes som sociala och de krabbor som inte uppsökte sällskap bedömdes som osociala.

Två av dessa beteendevariabler, risktagningsbenägenhet under predationshot och utforskningsbenägenhet har i tidigare studier använts för att undersöka eremitkräftors *Pagurus bernhardus* konsistenta beteenden (se Mowles et al., 2012). Utifrån slamkrabbornas val och reaktioner i mina experiment kunde jag avgöra om de var konsekventa i sina beteenden och således även kunde påstås ha en personlighet. Om individerna uppförde sig på samma sätt vid båda omgångarna av ett test klassificerades de som konsekventa i sina beteenden. Om de däremot uppförde sig olika i de båda omgångarna av ett test klassificerades de som icke-konsekventa.

## 2.8 Statistisk analys

Först undersöktes om de olika krabbpopulationerna skiljde sig åt från varandra i fråga om storlek (vikt, ryggsköldsstorlek och den dominanta klons storlek). För detta användes envägs variansanalys (ANOVA), Welch test och *post hoc* test. Vid analysen av vikten och ryggsköldsstorleken visade Levenes test att varianserna mellan populationerna inte var homogena ( $P = <0,001$  och  $P = 0,002$ ) och därför användes Welch test i stället för ANOVA. *Post hoc* test användes för att se var skillnaderna fanns mellan grupperna om sådana hittades. Som faktor i envägs variansanalyserna användes population (Runsala, Nådendal, Lökö eller Åland) och som beroende variabler användes enskilt krabbornas vikt, storlek på ryggskölden och storlek på deras dominanta klo.

För att undersöka om de enskilda krabbpopulationerna uppvisade konsekventa beteenden mellan omgång ett och två av alla fyra experiment (habitatval, nytt objekt-

test, predatorstest och socialitetstest) gjordes  $X^2$ -test, detta eftersom variablerna som undersöktes var kategoriska. För habitatvalstestet kategoriserades krabborna enligt de habitatval de gjorde. Om krabban valde stenhabitatet klassificerades dess habitatval som sten och om krabban valde växthabitatet klassificerades dess habitatval som växt. Sedan jämfördes omgång ett och två av habitatvalstestet med varandra för att få fram huruvida det fanns skillnader i de enskilda populationernas beteende vid de olika testomgångarna eller om de betedde sig konsekventa. Det samma gjordes för nytt objekt-testet där krabborna kategoriserades enligt huruvida de gick fram till objektet (Gick fram) eller inte (Gick ej fram). För predatorstestet kategoriserades krabborna enligt den reaktion de uppvisade (frysa, fly eller stå stilla och röra vid attrappen med klorna). I socialitetstestet kategoriserades krabborna enligt huruvida de valde att gå in i röret med den andra krabban (Med) eller om de valde att gå in i röret utan den andra krabban (Utan). Förutom detta räknades även (för varje population) medeltiden samt dess standardavvikelse ut för tiden det tog krabborna att närma sig objektet i nytt objekt-testet. För de krabbor som inte gick fram till objektet tilldelades den maximala tiden på 20 minuter.

Konsekvensanalyser utfördes för att undersöka ifall krabborna oftare betedde sig på samma sätt vid de två upprepade testtillfällena än vad man skulle kunna förvänta sig att de gjorde enbart av slumpen. För att avgöra detta gjordes konsekvensanalyser med hjälp av binomialtest både gemensamt för alla krabbor och enskilt för kärn- och randpopulationerna samt för krabbor som valt stenhabitatet i habitatvalstestet jämfört med krabbor som valt annat habitatval. Variablerna som undersöktes vid varje enskilt binomialtest var habitatval (sten eller annat habitatval), nytt objekt-val (gick eller gick inte fram till objektet), predatorreaktion (frös eller hade annan reaktion vid predatorhot) och socialitet (gick eller gick inte in i röret med en annan krabba). Om dessa test är signifikanta innebär det att de enskilda individerna är mer konsekventa än vad som kan förväntas bero av slumpen och således inte flexibla.

För att undersöka vad som inverkar på krabbornas val av habitat användes logistisk regressionsanalys eftersom binära utfall användes som responsvariabler. Testet är flexibelt och tillåter att både faktorer och kontinuerliga kovariater används som förklarande variabler. De förklarande variablerna behöver inte heller uppfylla en normalfördelning. Effektstorleken för de förklarande variablerna presenteras som oddskvoter, där oddskvoter med ett 95% konfidensintervall som inte överlappar 1

indikerar en signifikant effekt. Responsvariabeln var krabbornas sammanslagna val i de båda omgångarna av habitatvalstestet (krabbor som valde stenhabitatet i båda omgångarna av testet jämfört med krabbor som valde växthabitatet eller olika habitat i första och andra omgången av testet) och som förklarande variabler användes krabbornas vikt, storlek på ryggskölden, populationstypstillhörighet (kärn eller rand), socialitet (val i socialitetstestet), utforskningsbenägenhet (val i nytt objekt-testet) och risktagningsbenägenhet (reaktioner i predatorstestet).

Krabbornas utforskningsbenägenhet undersöktes också med hjälp av logistisk regressionsanalys. Vid båda testtillfällena antecknades för varje krabba huruvida den gick fram till det nya objektet eller inte. Om krabban gick fram klassificerades det som ett lyckat utfall (1) och om den inte gick fram klassificerades det som ett misslyckat utfall (0). De lyckade och misslyckade utfallen per krabba kopplades sedan ihop till en blockmatris för själva analysen med hjälp av funktionen `cbind()` i R. Responsvariabeln var således krabbornas sammanslagna val i de båda omgångarna av nytt objekt-testet (antalet gånger krabban gick fram till objektet jämfört med antalet gånger den inte gjorde det). Som förklarande variabler användes krabbornas vikt, storlek på ryggskölden och deras habitatpreferens (stenhabitat kontra växthabitat eller olika). Tiden det tog för krabborna att närma sig objektet (bulten) i nytt objekt-testet undersöktes med hjälp av en kovariansanalys (analysis of covariance, ANCOVA) eftersom jag också ville beakta effekten av krabbans storlek på beteendet. Som responsvariabel användes den sammanslagna tiden det tog för en krabba att närma sig objektet vid omgång ett och två av nytt objekt-testet. Som responsvariabel användes den sammanslagna tiden det tog för en krabba att närma sig objektet vid omgång ett och två av nytt objekt-testet. Som förklarande variabler användes krabbornas vikt, storlek på ryggskölden, populationstypstillhörighet (kärn eller rand) och habitatpreferens (sten eller annat). Dock visade det sig att krabbors vikt och storlek var kollineära (den så kallade "variance inflation factor" (VIF) = 4,66), vilket försvårar signifikanstestningen av enskilda förklarande variablers effekt. Ingen av de fyra förklarande variablerna var signifikant (ANCOVA: alla  $P \geq 0,066$ ) i denna kompletta, men kollineära, modell. För att avhjälpa detta problem var det därför viktigt att identifiera en reducerad modell. Jag utförde därför en informationsteoretisk modellselektion utgående från Akaikes informationskriterium, som korrigerats för liten sampelstorlek (AICc), med R-paketet MuMIn (Bartón 2015) och dess funktion

”dredge” som per automatik hittar de modeller som har lägst AICc-värde. AICc fungerar som ett mått på hur bra modellen förklarar data i förhållande till sin komplexitet (Johnson & Omland 2004). En bra modell är således både enkel och passar data, vilket leder till små värden för AICc. Den slutliga mest parsimoniska modellen ( $\Delta AICc = 0$ ) som presenteras (se stycke 3.5) innehöll endast de förklarande variablerna populationstyp och vikt.

Vidare användes logistisk regressionsanalys för att undersöka vad som inverkar på krabbornas risktagningsbenägenhet. Responsvariabeln var krabbornas sammanslagna val i de båda omgångarna av predatorstestet (flydde i båda testomgångarna jämfört med de som frös, stod stilla eller hade en blandad predatorrespons). Som förklarande variabler användes krabbornas vikt, storlek på ryggskölden, populationstypstillhörighet (kärn eller rand) och habitatpreferens (sten eller annat).

Logistisk regressionsanalys användes också för att undersöka krabbornas socialitet. Responsvariabeln var krabbornas sammanslagna val i de båda omgångarna av socialitetstestet (krabbor som i båda omgångarna valde att socialisera med den andra krabban jämfört med krabbor som valde att inte vara sociala eller valde olika i första och andra omgången av testet). Som förklarande variabler användes krabbornas vikt, storlek på ryggskölden, populationstypstillhörighet (kärn eller rand) och habitatpreferens (sten eller annat).

Två krabbor, en från Runsala och en från Nådendal, saknades i den andra omgången av habitatvalstestet, nytt objekt-testet och predatorstestet eftersom de hann dö innan andra omgången genomfördes. Därför är populationernas sampelstorlek 19 krabbor i stället för 20. Krabborna är dock medräknade i den första omgången av experimenten. Den krabba från Runsala som saknades i andra omgången av predatorstestet, saknades även i första omgången av samma test på grund av en misslyckad filmning. I socialitetstestet saknades samma krabbor från Runsala och Nådendal i båda omgångarna av testet. Resultaten jämför kärnpopulationerna från Runsala och Nådendal med randpopulationerna från Lökö och Åland.

### 3 Resultat

#### 3.1 Storlek

Slamkrabbornas vikt varierade signifikant mellan populationerna (Welch  $F(3; 40,37) = 16,26; P = <0,001$ ). Likaså gjorde storleken på deras ryggsköldar (Welch  $F(3; 39,00) = 13,53; P = <0,001$ ) och dominanta klor (ANOVA,  $F_{1,78} = 4,82; P = 0,031$ ). Den åländska populationen skiljde sig storleksmässigt från de tre övriga populationerna, medan de övriga populationerna inte skiljde sig från varandra (tabell 1).

**Tabell 1.** Resultatet av *post hoc* visade att krabborna från Åland signifikant skiljde sig från de övriga populationerna både beträffande vikt, ryggsköldstorlek och dominant klostorlek (Games-Howells *post hoc* test; alla  $P$ -värden  $<0,05$ ). Mellan de övriga populationerna fanns det dock inga skillnader i storlek (Games-Howells *post hoc* test; alla  $P$ -värden  $>0,05$ ). I tabellen redovisas antalet krabbor från varje population (Antal individer), krabbornas medelvikt i gram per population (Medelvikt (g)) samt dess standardavvikelse, krabbornas medelstorlek på ryggskölden i cm per population (Medelstorlek ryggsköld (cm)) samt dess standardavvikelse, krabbornas medelstorlek på dominant klon i cm per population (Medelstorlek dominant klo (cm)) samt dess standardavvikelse (SD).

Population	Antal individer	Medelvikt (g)	SD	Medelstorlek ryggsköld (cm)	SD	Medelstorlek dominant klo (cm)	SD
Runsala	20	1,5	0,8213	1,5	0,3370	1,2	0,3686
Nådendal	20	2,0	0,6212	1,7	0,2212	1,4	0,2520
Lökö	20	1,6	0,7813	1,6	0,2681	1,3	0,3194
Åland	20	2,6	0,4012	1,9	0,1196	1,6	0,1005

#### 3.2 Val och reaktioner

Vid jämförelsen mellan habitatval ett och habitatval två för krabbor från de enskilda populationerna hittades inga signifikanta skillnader i krabbornas val mellan omgångarna för någondera av populationerna ( $X^2$ -test, alla  $P \geq 0,11$ ), vilket betyder att krabborna betedde sig lika i båda omgångarna av habitatvalstestet (tabell 2).

**Tabell 2.** Resultatet av ett  $X^2$ -test gällande de enskilda populationernas habitatval i båda omgångarna av testet. Här redovisas hur många krabbor från varje population som valde antingen stenhabitatet (sten) eller växthabitatet (växt) i omgång ett (Habitatval 1) och två (Habitatval 2) av habitatvalstestet samt hur många krabbor från varje population som gjorde samma val (ja) eller olika val (nej) i de båda omgångarna.

Habitatvalsresultat						
Population	Habitatval 1		Habitatval 2		Samma val	
	Sten	Växt	Sten	Växt	Ja	Nej
Runsala	12	8	14	5	12	7
Nådendal	15	5	13	6	14	5
Lökö	15	5	16	4	13	7
Åland	12	8	14	6	12	8

Vid jämförelsen mellan nytt objektval ett och nytt objektval två för krabbor från de enskilda populationerna hittades inga signifikanta skillnader i krabbornas beteende mellan omgångarna för någondera av populationerna ( $X^2$ -test, alla  $P \geq 0,2$ ), vilket innebär att krabborna betedde sig lika i båda omgångarna av testet (tabell 3). Krabborna som härstammade från randpopulationer uppvisade störst variation i medeltiden det tog för dem att närma sig objektet i nytt objekt-testet. De åländska krabborna var i medeltal snabbast på att gå fram till det nya objektet, medan krabborna från Lökö tog mest tid på sig (tabell 4).

**Tabell 3.** Resultaten av ett  $X^2$ -test gällande de enskilda populationernas val i båda omgångarna av nytt objekt-testet. Tabellen redovisar hur många krabbor från varje population som valde att antingen gå fram (Gick fram) eller inte gå fram (Gick ej fram) till objektet i omgång ett (Nytt objekt 1) och två (Nytt objekt 2) av nytt objekt-testet samt hur många som gjorde samma val (ja) eller olika val (nej) i de båda omgångarna.

Nytt objekt-testresultat						
Population	Nytt objekt 1		Nytt objekt 2		Samma val	
	Gick fram	Gick ej fram	Gick fram	Gick ej fram	Ja	Nej
Runsala	7	13	7	12	13	6
Nådendal	3	17	6	13	12	7
Lökö	1	19	1	19	18	2
Åland	5	15	4	16	11	9

**Tabell 4.** I tabellen kan avläsas hur många individer från varje population som ingick i analysen (Antal individer) och hur lång tid det i medeltal (Medeltid (min)) tog för krabborna från de enskilda populationerna att gå fram till objektet i nytt objekt-testet samt medeltidens standardavvikelse (SD).

Population	Antal individer	Medeltid (min)	SD
Runsala	20	17,02	3,893
Nådendal	20	17,19	3,733
Lökö	20	19,47	1,773
Åland	20	16,92	3,835

Vid jämförelsen mellan predatorrest ett och predatorrest två för krabbor från de enskilda populationerna hittades inga signifikanta skillnader i krabbornas reaktioner mellan omgångarna för någondera av populationerna ( $X^2$ -test, alla  $P \geq 0,1$ ), vilket innebär att de reagerade likadant vid båda omgångarna av testet (tabell 5).

**Tabell 5.** Resultaten av ett  $X^2$ -test gällande de enskilda populationernas reaktioner i båda omgångarna av predatorrestet. I tabellen kan utläsas hur många krabbor från varje population som reagerade med att frysa (Frys), fly (Fly) eller stå stilla och röra vid predatorattrappen med klorna (Stilla sax) i omgång ett (Predatorrest 1) och två (Predatorrest 2) av predatorrestet samt hur många krabbor som hade samma reaktioner (ja) eller olika reaktioner (nej) i de båda omgångarna.

Predatorrestresultat								
Population	Predatorrest 1			Predatorrest 2			Samma reaktion	
	Frys	Fly	Stilla sax	Frys	Fly	Stilla sax	Ja	Nej
Runsala	15	4	0	15	3	1	14	5
Nådendal	7	12	1	9	10	0	10	9
Lökö	13	7	0	10	9	1	11	9
Åland	10	10	0	12	8	0	10	10

Vid jämförelsen mellan krabbornas val i socialitetstest ett och socialitetstest två för krabbor från de enskilda populationerna hittades inga signifikanta skillnader mellan omgångarna för någondera av populationerna ( $X^2$ -test, alla  $P \geq 0,06$ ), vilket betyder att krabborna betedde sig lika i båda omgångarna av testet (tabell 6).



**Tabell 6.** Resultaten av ett  $X^2$ -test gällande de enskilda populationernas val i båda omgångarna av socialitetstestet. Tabellen redovisar hur många krabbor från varje population som valde att gå in i röret med en annan krabba (Med) eller att antingen gå in i röret utan krabba eller gräva ner sig i sanden (Utan) i omgång ett (Socialitet 1) och två (Socialitet 2) av socialitetstestet samt hur många som gjorde samma val (ja) eller olika val (nej) i de båda omgångarna.

Socialitetstestresultat						
Population	Socialitet 1		Socialitet 2		Samma val	
	Med	Utan	Med	Utan	Ja	Nej
Runsala	12	7	8	11	13	6
Nådendal	6	13	7	12	12	7
Lökö	7	13	5	15	14	6
Åland	6	14	5	15	15	5

### 3.3 Beteendemässig konsekvens

När alla slamkrabbor ingick i analysen ( $n = 78$ ) uppvisade de, med undantag av antipredatorbeteendet, konsekventa beteenden vid de två upprepade mätningarna (tabell 7). Stenkrabborna var konsekventa i nytt objekt-testet och socialitetstestet, men inte i predatorstestet. De andra krabborna var inte konsekventa i något av testen. Tittar man enskilt på kärn- och randpopulationerna ser man dock att krabborna från randpopulationerna över lag var något mer konsekventa i sina val än vad kärnpopulationerna var. Randpopulationerna var konsekventa i både nytt objekt-testet och socialitets testet, men inte i habitatvalstestet. Kärnpopulationerna var endast konsekventa i sitt val av habitat. Ingen av populationerna var konsekventa i predatorstestet.

**Tabell 7.** Resultatet av ett binomialtest gällande antalet konsekventa och inkonsekventa beteenden för hela stickprovet (Alla krabbor), för de krabbor som valde stenhabitatet i båda omgångarna av habitatvalstestet (Stenkrabbor) och för de krabbor som valde antingen endast växthabitatet eller olika habitat i båda omgångarna av habitatvalstestet (Andra krabbor) samt uppdelat enligt rand- och kärnpopulationer. P-värdet från ett binomialtest anger sannolikheten att få denna fördelning av responser under antagande om att nollhypotesen om en jämn fördelning av konsekventa och inkonsekventa responser är sann. Tabellen redovisar antalet slamkrabbor som uppvisade konsekventa (Samma val) och inkonsekventa (Olika val) beteenden under två upprepade test av deras habitatval (Habitatvalstest), utforskningsbenägenhet (Nytt objekt-test), risktagningsbenägenhet under predationshot (Predatorstest) och attraktion till artfränder (Socialitetstest).

Habitatvalstest	Samma val	Olika val	Konsekventa val %	P-värde
Alla krabbor	51	27	65,4	0,009
Kärnpopulationerna	26	12	68,4	0,03
Randpopulationerna	25	15	62,5	0,2
Nytt objekt-test	Samma val	Olika val	Konsekventa val %	P-värde
Alla krabbor	53	25	32,1	<0,001
Stenkrabbor	29	12	70,7	0,01
Andra krabbor	24	13	64,9	0,1
Kärnpopulationerna	24	14	63,2	0,07
Randpopulationerna	29	11	72,5	0,006
Predatorstest	Samma val	Olika val	Konsekventa val %	P-värde
Alla krabbor	45	33	57,7	0,2
Stenkrabbor	23	18	56,1	0,5
Andra krabbor	22	15	59,5	0,3
Kärnpopulationerna	24	14	63,2	0,1
Randpopulationerna	21	19	52,5	0,9
Socialitetstest	Samma val	Olika val	Konsekventa val %	P-värde
Alla krabbor	54	24	69,2	<0,001
Stenkrabbor	30	11	73,3	0,004
Andra krabbor	24	13	64,9	0,1
Kärnpopulationerna	25	13	65,8	0,07
Randpopulationerna	29	11	72,5	0,006

### 3.4 Habitatval

Inga skillnader i habitatval kunde hittas mellan krabborna varken gällande deras vikt, (oddskvot = 0,75; 95% konfidensintervall [0,21; 2,63]), populationstypstillhörighet (0,98 [0,37; 2,59]), storlek på deras ryggsköldar (1,16 [0,04; 37,11]), deras socialitet (1,0 [0,31; 3,21]), utforskningsbenägenhet (1,07 [0,93; 1,23]) eller risktagningsbenägenhet (1,10 [0,33; 3,67], tabell 8).

**Tabell 8.** Resultatet av den logistiska regressionsanalysen som undersökte skillnader i krabbornas habitatval utgående från deras vikt, om de tillhörde en kärn- eller randpopulation (populationstyp), storleken på deras ryggsköld, hur sociala de var (socialitet), om de valde att gå fram till objektet i nytt objekt-testet (utforskningsbenägenhet) och deras antipredatorrespons i predator-testet (risktagningsbenägenhet). Inga signifikanta skillnader kunde påvisas för någon av variablerna (alla  $P$ -värden  $>0,05$ ). I tabellen redovisas parameterestimatet och dess standardfel (SE), z-värde samt dess signifikans ( $P$ -värde).

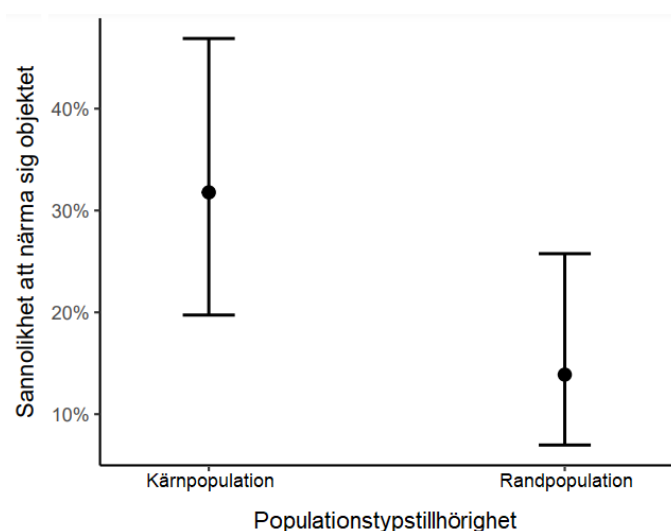
Variabel	Parameterestimat	SE	Z-värde	P-värde
Vikt	-0,288	0,641	0,202	0,653
Populationstyp	-0,017	0,494	0,001	0,973
Ryggsköld	0,15	1,767	0,007	0,932
Socialitet	-0,004	0,597	0,000	0,994
Utforskningsbenägenhet	0,069	0,070	0,961	0,327
Risktagningsbenägenhet	0,094	0,615	0,023	0,879

### 3.5 Utforskningsbenägenhet

Varken krabbornas vikt (oddskvot = 1,77; 95 % konfidensintervall [0,63; 4,90]), ryggsköldstorlek (0,41 [0,02; 6,97]) eller habitatpreferens (0,83 [0,38; 1,82]) påverkade sannolikheten för dem att närma sig det nya objektet. Däremot var populationstypen av betydelse. Oddsens för en krabba att gå fram till objektet var endast 7/20 (0,35 [0,15; 0,80], tabell 9) om krabban tillhörde en randpopulation. Sannolikheten att gå fram till objektet var signifikant högre för krabborna från kärnpopulationerna och minskade om krabban tillhörde en randpopulation (figur 10).

**Tabell 9.** Resultatet av den logistiska regressionsanalysen gällande skillnader i krabbornas utforskningsbenägenhet (huruvida de gick eller inte gick fram till objektet) i nytt objekt-testet mättes utgående från deras kombinerade val av habitat vid de båda omgångarna av habitatvalet (habitatpreferens), vikt, storleken på deras ryggsköld och om de tillhörde en kärn- eller randpopulation (populationstyp). Krabbornas populationstypstillhörighet påverkade signifikant krabbornas utforskningsbenägenhet ( $P = 0,013$ ), medan skillnaderna mellan krabborna beträffande de övriga variablerna var icke-signifikanta (alla  $P$ -värden  $>0,05$ ). I tabellen redovisas parameterestimatet och dess standardfel (SE), z-värdet samt dess signifikans (P-värde).

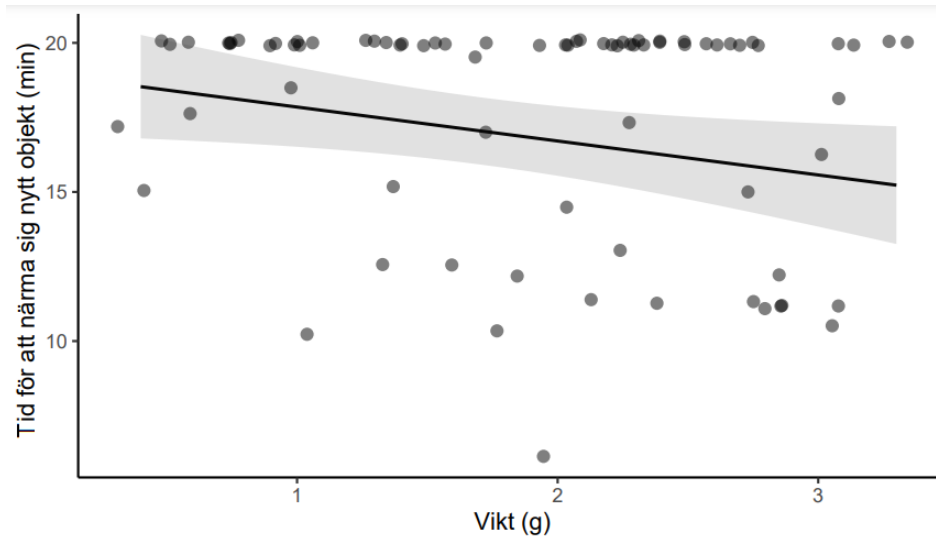
Variabel	Parameterestimat	SE	Z-värde	P-värde
Habitatpreferens	-0,184	0,398	-0,463	0,643
Vikt	0,57	0,527	1,082	0,279
Ryggsköld	-0,885	1,442	-0,614	0,539
Populationstyp	-1,061	0,427	-2,484	0,013



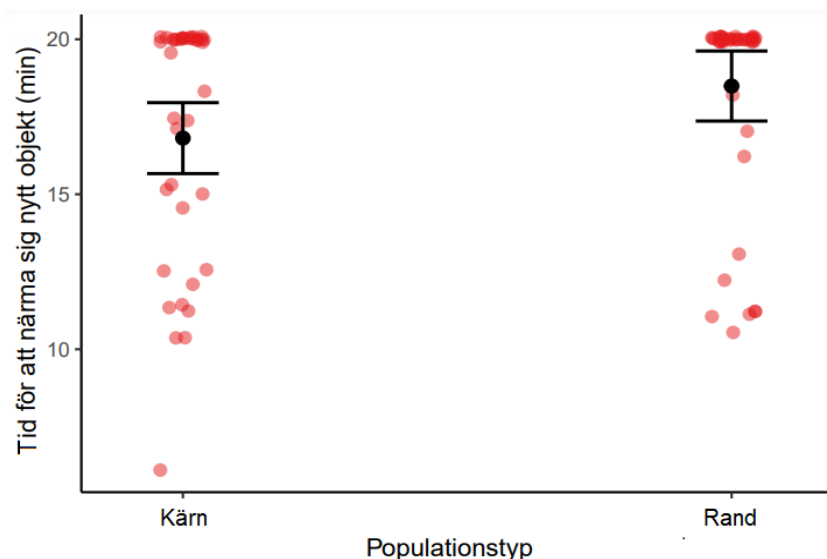
**Figur 10.** Sannolikheten att en krabba från kärnpopulationen skulle gå fram till objektet i nytt objekt-testet var  $>30\%$  för kärnpopulationerna och  $<15\%$  för en krabba från randpopulationerna, en statistisk signifikant skillnad (logistisk regression:  $P = 0,013$ ). Grafen visar medeltal  $\pm 95\%$  konfidensintervall för sannolikheten uträknade utgående från den logistiska regressionsmodellen med krabbornas vikt, storlek på ryggskölden, deras habitatpreferens och populationstypstillhörighet som förklarande variabler.

Modellen för tiden det tog krabborna att närma sig det nya objektet i nytt objekt-testet var statistiskt signifikant ( $F(2, 74) = 3,552$ ,  $P = 0,034$ ) men förklarade endast en liten andel av variationen i tiden det tog att närma sig det nya objektet ( $r^2 = 0,088$ ). Större krabbor visade sig vara signifikant snabbare på att närma sig objektet ( $b = -1,139 \pm$

0,518 (SE),  $t = -2,2$ ,  $P = 0,031$ , figur 11). Likaså var populationstypen signifikant avgörande för tiden det tog krabborna att närma sig objektet. Tiden ökade om krabban tillhörde en randpopulation och minskade om den tillhörde en kärnpopulation ( $b = 1,68 \pm 0,834$  (SE),  $t = 2,014$ ,  $P = 0,048$ , figur 12).



**Figur 11.** Tiden det tog för slamkrabbor att gå fram till ett nytt objekt som en funktion av deras vikt, baserad på en ANCOVA-modell. Tiden det tog för en krabba att gå fram till objektet minskade ju mera den vägde.



**Figur 12.** Resultatet för en kovariansanalys (ANCOVA) som undersökte tiden det tog för slamkrabbor att gå fram till objektet i nytt objekt-testet baserat på vilken populationstyp de tillhörde. Det tog i medeltal 17,10 minuter för krabborna från kärnpopulationerna att närma sig objektet i nytt objekt-testet ( $SD = 3,864$ ) och 18,19 minuter för krabborna från randpopulationerna ( $SD = 3,289$ ).

### 3.6 Risktagningsbenägenhet under predationshot

Inga skillnader i risktagningsbenägenheten kunde ses mellan krabborna varken beträffande deras vikt (oddskvot = 1,23; 95% konfidensintervall [0,27; 5,64]), storleken på deras ryggsköldar (1,21[0,02; 90,89]), deras populationstypstillhörighet (1,15 [0,37; 3,59]) eller deras habitatpreferens (1,13 [0,37; 3,41], tabell 10).

**Tabell 10.** Resultat för den logistiska regressionsanalys som undersökte skillnader i krabbornas risktagningsbenägenhet som en funktion av deras vikt, storleken på deras ryggsköld, populationstyp (kärn- kontra randpopulation) och deras habitatpreferens (det kombinerade valet av habitat vid de båda omgångarna av habitatvalet). I tabellen redovisas parameterestimatet och dess standardfel (SE), z-värdet samt dess signifikans (P-värde). Inga signifikanta skillnader kunde påvisas för någon av variablerna (alla *P*-värden >0,05).

Variabel	Parameterestimat	SE	Z-värde	P-värde
Vikt	0,211	0,775	0,074	0,786
Ryggsköld	0,188	2,205	0,007	0,932
Populationstyp	0,138	0,582	0,057	0,812
Habitatpreferens	0,119	0,565	0,044	0,833

### 3.7 Socialitet

Inga skillnader i socialitet kunde hittas mellan krabborna varken beträffande deras habitatpreferens (oddskvot = 1,14; 95 % konfidensintervall [0,37; 3,57]), vikt (0,53 [0,11; 2,48]), storleken på deras ryggsköldar (19,91 [0,22; 1820,45]) eller deras populationstypstillhörighet (2,18 [0,66; 7,23], tabell 11).

**Tabell 11.** Resultat för den logistiska regressionsanalys som undersökte skillnader i krabbornas socialitet som en funktion av deras habitatpreferens (det kombinerade valet av habitat vid de båda omgångarna av habitatvalet), vikt, storleken på deras ryggsköld och populationstyp (kärn- kontra randpopulation). I tabellen redovisas parameterestimatet och dess standardfel (SE), z-värde samt dess signifikans (P-värde). Inga signifikanta skillnader kunde påvisas för någon av variablerna (alla *P*-värden >0,05).

Variabel	Parameterestimat	SE	Z-värde	P-värde
Habitatpreferens	0,135	0,581	0,054	0,817
Vikt	-0,634	0,787	0,648	0,421
Ryggsköld	2,991	2,304	1,685	0,194
Populationstyp	0,78	0,611	1,637	0,201

## 4 Diskussion

### 4.1 Huvudresultat och deras betydelse

Jag ville med min studie ta reda på om slamkrabbor har olika personligheter eller inte och om krabbor med olika habitatpreferens samt krabbor från olika populationstyper (kärn- eller randpopulationer) beter sig olika. Det visade sig att krabborna i min studie uppvisade olika personligheter och att de även hade olika habitatpreferenser. Krabbornas habitatpreferens kunde dock ej kopplas samman med deras personlighet, men mellan de olika populationstyperna var krabborna tillhörande en kärnpopulation både modigare och snabbare när det kom till att undersöka ett för dem nytt objekt (figur 10 & 12). Större krabbor var också snabbare med att utforska det nya objektet (figur 11).

Olika habitat kan utöva olika selektionstryck på de djur som förekommer i habitatet och det kan vara så att en arts anpassning och konkurrensförmåga varierar till olika grad längs en miljögradient (Hänfling et al., 2011). På grund av de olika habitatens olika selektionstryck borde det även vara möjligt att hitta enbart en viss personlighetstyp i ett specifikt habitat. I sitt naturliga habitat vid Nordamerikas östkust kan man hitta slamkrabba i estuarier med mjukbottenshabitat, i strandvegetation, bland vedartat skräp och i ostronbäddar (Turoboyski, 1973, Williams 1984, Petersen, 2006). I Östersjön kan man hitta slamkrabba både i mjukbottens- och hårbottenshabitat, bland strandvegetation såsom *Zostera marina*-ängar (Gagnon & Boström 2016) och i

*Fucus*-områden (Nurkse et al. 2015). Även om Östersjöns miljöegenskaper nödvändigtvis inte skiljer sig i någon större grad från dem man hittar i slamkrabbans ursprungliga nativa hemvist är den troligtvis ändå utsatt för nya selektionstryck vilka i sin tur påverkar vilka beteendestrategier som favoriseras (Lee, 2002).

Jag hade förväntat mig att hitta en blandning av personligheter bland krabborna och att de även skulle vara flexibla i sina habitatpreferenser. Krabborna i min studie uppvisade också olika beteendetyper i de olika testen de utsattes för. I habitatvalstestet demonstrerade de olika personliga preferenser för de två olika habitaterna. I nytt objekttestet var de olika benägna att gå fram till objektet och i socialitetstestet uppvisade de olika preferenser att socialisera med den andra krabban. Således var deras beteenden konsekventa i tre av de fyra experimenten som inkluderade alla krabbor och man kan därför dra slutsatsen att slamkrabborna verkar ha olika personligheter.

Krabbornas personlighetsvariation verkar dock inte vara kopplade till deras habitatpreferens, förutom när det kommer till utforskningsbenägenheten (för vidare diskussion se stycke 4.3.2). Resultaten tyder på att krabborna från både kärn- och randpopulationerna i huvudsak har samma slags habitatpreferenser och personligheter. Jag hittade inga signifikanta skillnader mellan krabborna från kärn- och randpopulationerna i fråga om habitatval och de verkar därför vara flexibla när det kommer till denna process. De uppvisade ej heller några skillnader i risktagningsbenägenhet och socialitet. Däremot fanns det en skillnad i deras beteende beträffande deras utforskningsbenägenhet då krabbor tillhörande en kärnpopulation visade sig ha större sannolikhet att utforska ett nytt objekt samt att de även var snabbare på att utforska. Trots att deras utforskningsbenägenhet verkar vara kopplad till deras populationstillhörighet är det osannolikt att krabbornas personligheter går att koppla till en viss habitattyp. När jag jämförde krabbornas habitatpreferens med deras val och reaktioner i de övriga experimenten kunde nämligen inte några skillnader ses i deras beteenden. Mina resultat stöder därför ej den personlighetsmatchande hypotesen (Jacob et al., 2015) att slamkrabbor väljer att kolonisera det habitat som passar deras personlighet bäst. Det kan i stället vara så att de uppvisar beteendemässig plasticitet (Tuomainen & Candolin, 2011) vilket innebär att de är flexibla och kan anpassa sitt beteende enligt situation och var de befinner sig, men detta var inte möjligt att undersöka i denna studie på grund av dess uppbyggnad. Att de skulle besitta beteendemässig plasticitet överensstämmer dock med andra studier gjorda på



kräftdjur och deras förmågor att tolerera ett nytt område som de invaderar (Hänfling et al., 2011). Beteendemässig plasticitet kan nämligen bidra till en arts framgång (Tuomainen & Candolin, 2011) och slamkrabbans erövring av nya områden i Östersjön kan vara ett resultat av just denna egenskap.

## **4.2 Krabbornas konsistenta beteenden**

Om alla krabbor som ingick i denna studie beaktas samtidigt förefaller det som om slamkrabbor är konsekventa i sina val och reaktioner (tabell 7). De betedde sig då konsekvent i både habitatvalstestet, nytt objekt-testet och socialitetstestet. Tittar man på hur konsekventa krabborna var enligt det habitat de föredrog ser man att stenkrabborna var konsekventa i både nytt objekt-testet och socialitetstestet medan de andra krabborna inte betedde sig konsekvent i något av testerna. Kärnpopulationerna var endast konsekventa i habitatvalstestet och randpopulationerna var konsekventa i nytt objekt- och socialitetstestet. Krabborna verkar således även vara mindre konsekventa om man tittar på de enskilda populationstyperna, men både detta och konsekvensen enligt habitatpreferensen beror troligtvis på att testens styrka minskade med mindre sampelstorlek. En studie gjord med eremitkräftor *Pagurus bernhardus*, där man jämförde deras risktagningsbenägenhet vid högt kontra lågt predationshot, visade att de var konsistenta i sina reaktioner trots att man även fann en viss mån av beteendemässig plasticitet (Briffa et al., 2008). Kräftdjur verkar således kunna uppvisa olika personligheter men även vara flexibla i sitt beteende. Detta skulle kunna förklara deras inkonsekventa beteende i predatorstestet. Mer om detta i stycke 4.4.

## **4.3 Analys av krabbornas val och reaktioner**

### **4.3.1 Krabbornas habitatval**

Jag hittade inget samband mellan krabbornas val av habitat och deras storlek (vikt och ryggsköld). Inget samband hittades heller mellan habitatvalet och deras personlighetsdrag (socialitet, utforskningsbenägenhet och risktagningsbenägenhet). Det här tyder på att morfologi och personlighet inte är avgörande faktorer i valet av habitat, utan att det i stället kan bero på andra faktorer, exempelvis hur mycket skydd habitatet erbjuder eller sättet på vilket krabbornas larver hålls kvar i närheten av de områden där de kläckts (se stycke 2.1 om larvernas spridning). Alla krabbor, oavsett

vilken populationstyp de tillhörde, hade en viss preferens för stenhabitatet framom växthabitatet i habitatvalstestet. Krabbornas ursprungsområde verkar därför inte vara avgörande för vilket habitat de väljer att befinna sig i (läs mer om krabbornas ursprungsområden i stycke 4.4). Krabborna från Åland var den enda populationen som kom från en plats med enbart sten och ingen synlig växtlighet, men de betedde sig ändå likadant som de övriga krabborna i fråga om vilket habitat de föredrog. Orsaken till att fler krabbor sökte sig till stenhabitatet kan ha varit för att det erbjöd mera skydd än vad växthabitatet gjorde. Slamkrabbor tenderar nämligen undvika habitat som saknar skydd (Turoboyski, 1973). Skulle habitatpreferensen varit kopplad till personligheten borde stenkrabborna (som föredrog ett mera skyddande habitat) förmodligen ha uppvisat ett skyggare beteende i nytt objekt-testet och predatortestet, men så var inte fallet. Krabbornas habitatval förefaller därför bero på andra orsaker. Riipinen et al. (2017) undersökte slamkrabbornas val av habitat baserat på habitatstrukturen och även där fann man att krabborna verkade föredra stenhabitatet (65 % av krabborna) över andra habitat som erbjöds i studien (*Fucus*-habitat (8%) eller bredvid en vägg (27%)). Det här överensstämmer även med resultatet från en studie gjord på gulvårtskräftor *Orconectes virilis* där individerna spenderade mer tid i de habitat som erbjöd mera skydd (Fero & Moore, 2014). I min studie kategoriserades 54 % som stenkrabbor och 46 % som krabbor som valde växthabitat eller olika habitat. De flesta föredrog således stenhabitatet, vilket verkar överensstämma med Riipinen et al.:s (2017) studie. Det finns även en möjlighet att habitatpreferensen inte är kopplad till personligheten på grund av att de olika populationerna kanske inte är relaterade till varandra. Det kan vara så att randpopulationerna inte härstammar från kärnpopulationerna, utan har blivit införda från ett annat område där krabbor eventuellt uppvisar andra preferenser eller personligheter. Detta kan eventuellt i högre grad gälla populationen från Åland som geografiskt befinner sig lite längre bort från de övriga insamlade populationerna. Det kan även vara så att populationerna som användes i den här studien inte är "rena" utan exempelvis består av ättlingar från en blandning krabbor som härstammar från olika populationer vilka blivit införda från många olika ställen runtom i världen.

### 4.3.2 Utforskningsbeteendet under nytt objekt-testet

I nytt objekt-testet såg jag inga skillnader i krabbornas sannolikhet att gå fram till det nya objektet utgående från deras storlek (vikt och ryggsköld) eller habitatpreferens (stenhabitat eller annat). Däremot gick det att se en skillnad när det kom till deras populationstypstillhörighet. Eftersom slamkrabbor funnits längre utanför Runsala än utanför Lökö (figur 1), borde populationstätheten utanför Runsala rimligtvis vara större och krabborna där kan därför vara utsatta för mer intraspecifik konkurrens och således vara snabbare på att utforska eventuella resurser. Det har nämligen visat sig att individer vid högre intraspecifik konkurrens kan byta till alternativa resurser som ej används av deras artfränder (Svanbäck & Bolnick, 2007) eftersom en ökande populationstäthet bidrar till minskade resurser och därför tvingar individerna att bli mer specialiserade (Bailey et al., 2013). Detta kan vara förklaringen till att krabbor från kärnpopulationerna uppvisade en större sannolikhet att gå fram till objektet och dessutom gjorde det snabbare än krabborna som tillhörde en randpopulation. Det här tyder på att krabborna från kärnpopulationerna Runsala och Nådendal skulle vara mer utforskningsbenägna än krabborna från randpopulationerna Lökö och Åland men att deras habitatpreferens inte är av betydelse för hur utforskningsbenägna de är.

Också krabbornas vikt inverkar på hur länge det tog för dem att gå fram och tiden minskade ju tyngre krabborna var. Utforskningsbenägenhet kan ibland kopplas samman med individstorlek på så sätt att större individer kan ha större rörlighet och att de även kan utforska ett större område (Kelleher et al., 2017), eller att större individer kan vara mindre utsatta för predationsrisk och därför kan röra sig friare jämfört med mindre individer (Shine et al., 2001). I en studie gjord på jappkräfta *Cherax destructor* visade det sig däremot att kroppsstorleken och utforskningsbenägenheten hos kräftorna var negativt korrelerade på så vis att tyngre kräftor var mindre rörliga och dessutom rörde sig kortare sträckor än kräftor som vägde mindre (Ferderer et al., 2022). En annan studie gjord på eremitkräftan *Clibanarius symmetricus* visade att kroppsstorleken inte alls var avgörande för hur utforskningsbenägna djuren var (Garcia et al., 2020). Detta undersöktes ej i denna studie men det kan även vara så att könstillhörighet kontra storlek kan inverka på utforskningsbeteendet. En studie gjord på strumpebandsnokar *Thamnophis sirtalis* visade att längre hanar var mer utforskningsbenägna än kortare hanar, medan kortare honor var mer utforskningsbenägna än längre honor (Maillet et al., 2014).

Krabborna från Åland visade sig vara signifikant större än de övriga krabborna (tabell 1) och deras tid att gå fram till det nya objektet var även kortare än de övriga krabbornas (tabell 4). Att tyngre slamkrabbor var snabbare på att utforska kan även ha berott på att större individer ofta behöver äta mer mat och de därför kanske drevs av hunger. Dock torde inte objektet som användes i den här studien påminna om något som anses ätbart för en krabba och de hade dessutom tillgång till obegränsat med mat mellan experimenten. Alternativt kan det bero på att de eventuellt blir modigare med ökande storlek (Niemelä & Dingemanse, 2018) och detta kan korrelera med deras utforskningsbenägenhet. Intressant är dock att de åländska krabborna inte tillhörde en kärnpopulation utan en randpopulation. Randpopulationerna innehöll däremot både de långsammaste (Lökö) och snabbaste (Åland) krabborna (tabell 4). På grund av att Lökökrabborna var de långsammaste på att gå fram till det nya objektet blev det i stället krabborna från kärnpopulationerna som var snabbare på att gå fram. Krabborna från Nådendal vägde dessutom i medeltal mera än krabborna från Runsala och Lökö (tabell 1), och trots att skillnaden populationerna emellan ej var signifikant, kan detta ändå ha bidragit till denna paradox.

Utforskningsbenägenhet som personlighetsdrag hos slamkrabbor har inte blivit studerat men har visat sig kunna vara ärftligt, till exempel hos talgoxar (Dingemanse et al., 2002). Detta betyder att en individs respons till olika situationer kan vara begränsad av genetiska korrelationer, trots att det vore optimalt för dem att uppvisa oändlig plasticitet (Briffa & Weiss, 2010). Det här innebär i sin tur att alla krabbpopulationer som ingick i denna studie borde ha en blandning av individer med olika nedärvda utforskningsbenägenhetstendenser men att dessa troligtvis påverkats under krabbornas livstid beroende av det habitat de växt upp i.

#### **4.3.3 Skillnader i risktagningsbenägenhet under predatorstestet**

I predatorstestet kunde jag ej se något samband mellan risktagningsbenägenhet och vare sig krabbornas storlek (vikt och ryggsköld), habitatpreferens (stenhabitat eller annat) eller populationstypstillhörighet. Oavsett vilken habitatpreferens krabborna hade eller populationstyp de tillhörde reagerade de flesta krabbor med att frysa i närvaro av predatorattrappen. I denna studie rankades inte responsen krabborna uppvisade, men vanligtvis ses en flyktrespons som ett proaktivt beteende och en frysrespons som ett reaktivt beteende (Koolhaas et al., 1999). Proaktiva individer

tenderar vara mer risktagningsbenägna (Sih et al., 2004) och detta skulle således innebära att krabborna som valde att fly var mer risktagningsbenägna än krabborna som valde att frysa. Det verkar följaktligen som att alla krabbor, oberoende av habitatpreferens eller varifrån de härstammar, är antingen lika djärva eller skygga. Själva utförandet av predatorstestet kan dock ha inverkat på resultatet. Läs mer om begränsningar i studien i stycke 4.4.

Trots att jag inte hittade några signifikanta korrelationer mellan krabbornas vikt och risktagningsbenägenhet i denna studie, har tidigare studier av andra krabbarter visat att storleken (och även åldern) kan vara av betydelse när det kommer till hur djärva krabborna är. En meta-analys gjord av Niemelä & Dingemanse (2018) visade att individer med en relativt högre kroppsvikt eller -storlek även var relativt mer risktagningsbenägna. Men det finns även studier av krabbor där man inte hittat något samband mellan deras storlek och hur djärva de är, som Brodin & Drotz (2014) studie på den kinesiska ullhandskrabban *Eriocheir sinensis*. Hos hanarna av simkrabban *Portunus trituberculatus* är de vuxna individerna signifikant mer risktagningsbenägna än de juvenila individerna (Qihang et al., 2020) och hos den ecuadorianska eremitkrabban *Coenobita compressus* minskar risktagningsbenägenheten med ökande storlek. Det sistnämnda gällde dock endast i habitat med få störningar (strand som var relativt ostörd), medan denna skillnad inte hittades i habitat med mera störningar (strand med många turister). Dessutom ökade krabbornas risktagningsbenägenhet med ökade störningar av habitatet (Hewes & Chaves-Campos, 2018).

Krabbor kan uppvisa olika antipredatorreaktioner, exempelvis fly, gömma sig eller sträcka ut klor eller ben (Scarratt & Godin, 1991; Hazlett & Mclay, 2005). Dessa beteenden kan innebära förluster för krabborna till exempel genom förlorade tillfällen att leta föda (Ydenberg & Dill, 1986; Sih, 1987). En studie gjord på storspigg *Gasterosteus aculeatus* visade att de reagerade med att öka sin användning av mera skyddande habitat (vegetation i stället för öppet vatten) vid närvaron av predatorer (Ajemian et al., 2015). Man skulle kunna tänka sig att olika antipredatorbeteenden hos slamkrabborna skulle vara anpassade till olika habitat, exempelvis att en frysreaktion skulle vara mer anpassad till ett växthabitat som inte erbjuder lika mycket skydd som ett stenhabitat. Så verkar dock inte vara fallet eftersom krabborna i den här studien inte uppvisade några skillnader oberoende av vilket habitat de föredrog. Alla krabbor testades dessutom i samma habitat, nämligen den plastlåda innehållandes enbart sand

och vatten där predatortestet utfördes. Skulle antipredatorbeteendet vara kopplat till det habitat de befinner sig i för tillfället borde de alla ha reagerat likadant (även vid de olika omgångarna) och så var inte fallet. Skulle antipredatorreaktionen vara genetiskt betingad och krabborna varit ”programmerade” att reagera på ett visst sätt borde det inte heller ha funnits krabbor som reagerade olika i de två omgångarna. Troligtvis är det så att krabbornas reaktioner är ett resultat av både deras genetik och det habitat de befinner sig i.

#### 4.3.4 Krabbornas socialitet

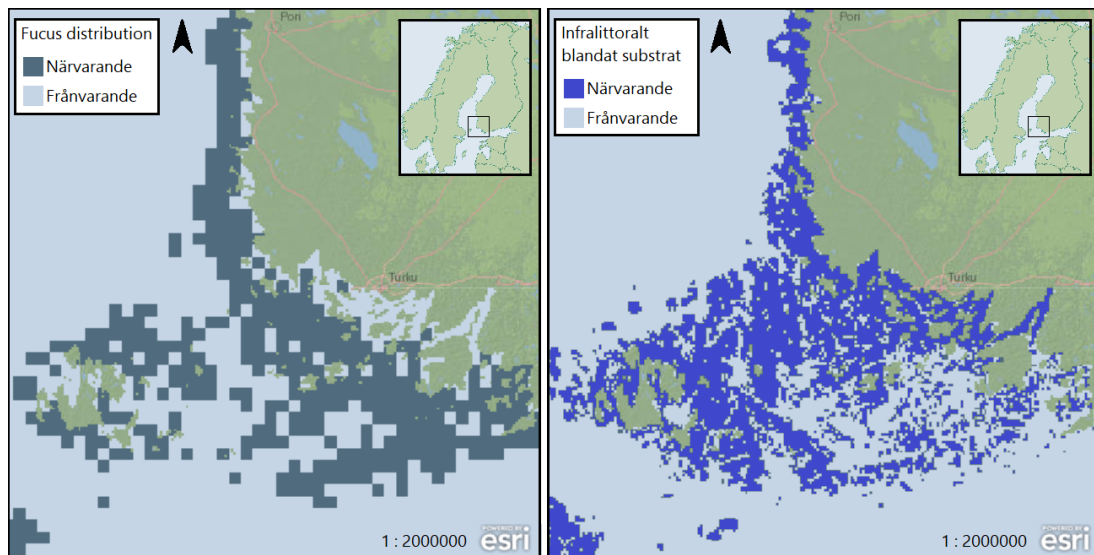
Jag hittade ej heller några samband mellan krabbornas socialitet och deras storlek (vikt och ryggsköld), habitatpreferens (stenhabitat eller annat) eller populationstypstillhörighet. De flesta krabbor valde vid båda omgångarna av testet att gå in i det rör som inte innehöll en annan krabba, eller så valde de att gräva ner sig i sanden. Det går därför ej att påvisa att någondera populationstyp skulle vara mera social eller osocial. Ej heller går det att koppla samman deras socialitet med deras habitatpreferens. Att vissa av krabborna valde att gräva ner sig i sanden i stället för att gå in i något av de två rören kunde helt enkelt ha berott på att dessa krabbor var trötta på att sitta instängda i rör och hellre grävde ner sig i sand när tillfälle gavs. Vad som betydde något i detta test var dock att de inte valde att uppsöka kontakt med en annan krabba när de gavs denna chans utan i stället valde ensamhet. De flesta krabbor som var sociala valde stenhabitatet och likaså gjorde de flesta krabbor som var osociala. Oberoende av deras habitatpreferens valde också de flesta krabbor att inte socialisera med den andra krabban. Följaktligen kan man dra slutsatsen att krabbornas habitatpreferenser inte inverkar på varken deras socialitet eller deras val och reaktioner i de övriga experimenten.

Slamkrabbors sociala beteende är något som det ännu inte har forskats kring, men studier har blivit gjorda på andra krabbarter. Den karibiska eremitkräftan *Coenobita clypeatus* uppvisade både socialt och osocialt beteende i en studie av Hazlett (1966). Ofta när två krabbor möttes valde de att antingen gå runt varandra eller klättra över varandra utan att deras beteende sågs ändras. Andra gånger resulterade ett möte i att krabborna reste sina kroppar och skal (eremitkräftor använder tomma snäckskal som skydd) i en aggressiv uppvisning. Det verkar som om krabbor kan uppvisa både sociala och osociala beteenden och att de inte enbart uppvisar det ena eller det andra.

Krabborna som ingick i min studie visade innan experimenten påbörjades både tendenser till att kunna umgås fredligt med varandra och vara fientliga. Dock ska aggressivt beteende inte förväxlas med socialt beteende, men aggressivitet och osocialt beteende korrelerar ofta med varandra (Cote et al., 2010). Eftersom endast hanar ingick i studien kan man heller inte vara säker på att de inte skulle ha betett sig annorlunda om honor varit i närheten, eller att honorna skulle ha haft ett annat socialt beteende. Krabbor har även visat sig kunna uppvisa relativt komplexa uttryck (Crane, 1958; Abele et al., 1986) gentemot andra krabbor i sociala sammanhang och att studera deras socialitet kan därför vara mer avancerat än man först kan tro.

#### **4.4 Studiens möjliga begränsningar**

Att det inte gick att se någon klar skillnad mellan kärn- och randpopulationernas habitatval kan ha berott på att de var samplade från vad man skulle kunna kalla blandhabitat. Krabborna från Runsala, Nådendal och Lökö var alla från sådana områden där det gick att hitta både sten och växtlighet. Ålandskrabborna däremot var från ett område med så gott som enbart sten. Trots det, uppvisade de ändå inga skillnader i sina habitatval jämfört med krabborna från blandhabitatet. Man skulle kunna tänka sig att de skulle ha haft en ännu större preferens för att söka sig till stenhabitatet än vad krabborna från de andra populationerna hade, men så var inte fallet. På grund av att de habitat som krabborna i Skärgårdshavet befinner sig i verkar vara uppbyggda på ett sådant sätt att de innehåller både växt- och stenmiljöer (figur 13) vore det ej heller fördelaktigt för krabborna att ha en fixerad habitatpreferens.



**Figur 13.** Kartan till vänster visar förekomsten av *Fucus* spp i Skärgårdshavet. Kartan till höger visar förekomsten av infralittoralt blandat substrat, vilket betyder att det kan bestå av välblandad, lerig, grusig sand eller en mycket dåligt sorterad mosaik av kullerstenar, småstenar och skal inbäddade i grus, sand eller lera (EUNIS, 2013). De båda habitaterna (växt och sten) kan ses överlappa varandra. Kartorna är modifierade från <https://maps.helcom.fi/website/mapservice/>.

Vidare kan det också vara så att det gröna presentsnöret som användes som artificiell växtlighet i habitatvalstestet, helt enkelt inte uppfattades som växtlighet av krabborna, och på så vis inverkar på resultatet. Det kunde eventuellt löna sig att i en framtida studie använda sig av äkta växtlighet för att se om det skulle utgöra en skillnad för krabbornas val, men troligtvis inte eftersom man i tidigare studier använt sig av äkta växtlighet och ändå fått liknande resultat (se Riipinen et al., 2017). Krabbor verkar dock i allmänhet dras till habitat som erbjuder dem skydd (Nurkse et al., 2015). Detta test borde upprepas fler gånger än två (kanske 3–5), för att undvika att få en sådan kategori som ”andra krabbor” i resultatet, utan i stället kan kategorisera alla krabbor som antingen sten- eller växtkrabbor utifrån ett medelresultat. Alternativt kunde man använda sig av ett större sampel för att kunna ta bort sådana individer som inte är specifika sten- eller växtkrabbor utan att det riskerar testresultatets signifikans.

Det finns en risk att krabborna kunde ha uppfattat bulten på olika sätt i de båda omgångarna av nytt objekt-testet eftersom de redan hade sett bulten förut när testet upprepades och den sågs kanske därför ej längre som ett nytt objekt. Eventuellt skulle det löna sig att byta ut objektet till ett annat vid den andra omgången. Det har visat sig att djur är kapabla till att skilja mellan ett nytt objekt och ett objekt som de sett förut



(Ennaceur, 2010; Antunes & Biala, 2012). Dock vet man inte så mycket om djurs varseblivningsförmåga och hur den används vid identifiering av ett familjärt eller nytt objekt (Antunes & Biala, 2012). Habituering är en mekanism som innebär att en individ blir mindre känslig för en stimulus ju mer individen utsätts för den. Skulle habituering ha skett med krabborna i min studie, borde jag ha kunnat observera en skillnad i tiden det tog krabborna att gå fram till objektet för omgång ett och två. Exempelvis på så vis att tiden skulle ha ökat från första till andra omgången eftersom krabborna blivit tillvanda och ej längre såg objektet som ett intressant stimuli. Så var dock inte fallet, utan tiden för de olika populationerna skiljde sig ej markant mellan omgångarna. En studie gjord av Pedreira och Maldonado (2003) visade att krabban *Chasmagnathus* klarade av att lära sig och minnas upprepad exponering av ett visuellt hot, vilket resulterade i en långvarig minskning av deras flyktrespons. Om förmågan att minnas olika händelser eller objekt även gäller slamkrabbor uppvisade de ändå inga större skillnader mellan omgång ett och två av nytt objekt-testet gällande krabbor som gick fram till objektet (tabell 3). Eventuellt skulle det ha gått att se en förändring över en längre tid. De filmades i 20 minuter, men detta kan ha varit för kort tid. Det kunde löna sig att ge krabborna mera tid och inte fokusera på hur många som går fram, utan i stället mäta tiden det tar för dem att gå fram för att undersöka det okända objektet.

Dessvärre fanns det flera brister i utförandet av predator-testet som kan ha lett till missvisande resultat och det är ej uteslutet att skillnader skulle ha kunnat hittas mellan populationerna om testet skulle ha utförts på ett bättre sätt. Efter att krabborna flyttats över från habitatakvariet till de plastlådor där predator-experimenten utfördes, gavs de tid att acklimatisera sig. Efter acklimatiseringen lades kamerorna på. Dessa befann sig rakt över plastlådorna och själva rörelsen för att starta dem kunde ha stört krabborna. De gavs dock ytterligare 30 sekunders tid innan experimentet påbörjades. Ett annat problem med detta experiment var att abborrattrappen manövrerades för hand och dessutom av två olika personer. Detta gjorde att man ej kan vara säker på att testet utfördes på samma vis vid alla tillfällen. Det kunde exempelvis finnas skillnader i hur snabbt attrappen närmade sig krabban och exakt hur långt ifrån den stannade samt vinkeln och avståndet den rörde sig från. Ett tredje problem med predator-testet var att krabborna alla gånger inte befann sig i mitten utmed sidan på plastlådorna som det var tänkt, utan i stället valde att vara i ett hörn. När attrappen närmade sig, kunde det därför vara så att krabban inte hade något annat val än att frysa eftersom dess flyktväg ibland

var avskuren av attrappen och kanterna på plastlådan. I det filmade materialet fanns krabbor som visade små tendenser till att vilja röra sig bort från attrappen när den närmade sig, men som ändå valde att frysa just antagligen på grund av att den inte kunde göra annat i den situationen. Detta kan därför ha gett upphov till missvisande reaktioner hos krabborna eftersom de kan ha uppfattat nivån av hotet olika. En individ kan nämligen uppvisa variation i sitt beteende mellan olika situationer, som till exempel mellan en högrisksituation och en lågrisksituation (Briffa & Weiss, 2010). I en studie gjord på brunråttor *Rattus norvegicus* sattes ett strömförande objekt in i en bur där en råtta befann sig. När råttan undersökte objektet fick den en liten stöt. För att undvika fler stötar kunde råttan välja att antingen gömma sig i ett hörn av buren (aktivt beteende) eller gräva ner objektet i sågspån (proaktivt beteende). Vid frånvaron av sågspån i buren frammanades dock ett aktivt beteende hos de annars proaktiva individerna eftersom de inte gavs möjlighet att utöva sin föredragna respons att gräva ner objektet (Koolhaas et al., 1999).

Beteendemässig plasticitet och konsistenta beteenden utesluter dock inte varandra hos en individ (Briffa & Weiss, 2010), och detta kan ha gjort att krabborna reagerade olika beroende på hur attrappen närmade sig dem. Skulle predatorstestet göras om, borde krabborna ges mera tid för acklimatisering. De borde även befinna sig i en sådan position i experimentakvariet att de tillåts utföra alla reaktioner de kan tänkas uppvisa. Själva predatorattrappen och dess rörelse bör, för att säkerställa resultatet, mekaniseras på så vis att den alltid är exakt likadan vid varje tillfälle och för varje krabba. Alternativt kan man inkludera dessa störningsvariabler som kovariater i själva analysen. Detta är viktigt för att undvika bias eftersom alla individer då kommer att vara utsatta för samma rat av tillvänjning av predatorattrappen, vilket innebär att eventuella effekter av tillvänjning även kan beaktas i den statistiska analysen (Vobrubová et al., 2017).

När det kommer till socialitetstestet finns det en risk att den långa tiden krabborna spenderade ensamma i sina rör (hela experimenttiden och tiden innan den inleddes, totalt 3 veckor) innan detta test utfördes kan ha inverkat på resultatet. Bäst skulle säkert vara att utföra detta test på krabbor som umgåtts normalt med sina artfränder före testet för att förhindra att skillnader som kan finnas mellan populationerna påverkas av att de sitter isolerade en längre tid. Dock ter det sig som om krabborna skulle vara lite mer osociala än sociala, men detta kan ha haft att göra med sällkapskrabbans

populationstillhörighet. Möjligen skulle man få ett annat resultat om man använde sig av sällskapskrabbor från den egna lokala populationen, eller om sällskapskrabborna var av motsatt kön.

#### **4.5 Framtida forskning**

Framtida studier skulle kunna fokusera på om krabbornas storlek eventuellt inverkar på hur de väljer när de utsätts för olika valmöjligheter. Eller hur de reagerar när de befinner sig i olika nya eller bekanta situationer. Fokus skulle även kunna ligga på om krabbornas personlighet och val förändras över tid med ökande ålder. Studier gjorda på andra djur har visat att individer kan uppvisa utvecklingsmässig plasticitet av personligheten över lång tid och att detta kan leda till att liknande genotyper ger upphov till olika beteendemässiga fenotyper, vilket ger sig uttryck i bland annat graden av risktagningsbenägenhet (Briffa & Weiss, 2010). Exempelvis Mohring et al.:s (2022) studie gjord på ejdrar *Somateria mollissima* undersökte inom och mellan individuella variationer i flyginitieringsavstånd (flight initiation distance, FID), i relation till predationsrisk. De kom fram till att honor med stigande ålder plastiskt dämpade sina flyginitieringsavstånd under predationsshot. En sådan här studie på krabbor skulle dock behöva studera samma individer över lång tid.

I Finland har slamkrabbor endast observerats sedan år 2009 (Fowler et al., 2013), vilket i skrivande stund är i 13 år. Det kan hända att det här är för kort tid för att man ska kunna tala om ”rena” kärn- och randpopulationer i Skärgårdshavet. Sådana har kanske ej ännu hunnit utvecklas. I de södra delarna av Östersjön, till exempel vid Tysklands kust, har slamkrabbor hittats sedan år 1936 (Schubert, 1936), och vid Polens kust har de observerats sedan år 1951 (Demel, 1953). Det vore därför eventuellt bättre att jämföra krabbor från dessa områden med krabbor från Skärgårdshavet.

#### **5 Slutsatser**

Oavsett vilken population krabborna tillhörde och oavsett om de var från en kärn- eller randpopulation, uppvisade de olika personligheter. Krabbornas spridning verkar åtminstone delvis kunna förklaras av att de besitter en beteendemässig plasticitet och inte att de väljer habitat utifrån sin personlighet. Slamkrabbornas experimentbaserade

habitatval korrelerade nämligen inte med deras val och reaktioner i de övriga testen. Dock hade krabborna en större preferens för stenhabitatet. Detta tyder på att personligheten inte är kopplad till krabbornas val av habitat. Däremot kan det vara så att utforskningsbenägenheten kan vara kopplad till krabbornas vikt eller populationstypstillhörighet. Krabbor från kärnpopulationer var mer utforskningsbenägna, vilket eventuellt kan förklaras med att kärnpopulationerna har funnits längre än randpopulationerna och därför kan ha en högre populationstäthet. Detta i sin tur kan göra att krabborna från kärnpopulationerna är mer utsatta för intraspecifik konkurrens och därför även snabbare på att utforska eventuella resurser. Framtida studier kunde undersöka om krabbornas personlighet och val förändras med stigande ålder eller om krabbor i Skärgårdshavet skiljer sig från krabbor i södra delarna av Östersjön.

Att det inom populationerna finns både mer och mindre risktagningsbenägna, socialare och utforskningsbenägna individer bidrar säkerligen också till deras invasionsframgång. Slamkrabbornas förmåga att anpassa sig till förändringar orsakade av både naturliga och mänskliga påverkningar kommer väl till pass när de nu gör Östersjön till sitt nya hem.

## **6 Tillkännagivanden**

Jag vill tacka mina handledare Kai Lindström och Markus Öst för deras råd, hjälp och uppmuntran under hela arbetsprocessens gång. Jag vill även tacka Carolina Clayhills och Hendrika Schadvoyn, med vilka jag delvis delade detta projekt, för deras hjälp och sällskap. Extra tack till Carolina för infångandet av sällskapskrabborna jag använde i socialitetstestet. Stort tack riktas även till Societas pro Flora et Fauna Fennica som har bidragit med finansiering och till Husö Biologiska Station för tillhandahållandet av utrymme och material. Slutligen vill jag tacka min familj och mina vänner och speciellt Jukka Hihnala för all hjälp och stöd jag har fått, och även mina medarbetares pojkvänner för deras hjälp under tiden som infångandet av slamkrabborna pågick.

## 7 Referenser

- Abele L G, Campanella P J & Salmon M. 1986. Natural history and social organization of the semiterrestrial grapsid crab *Pachygrapsus transversus* (Gibbes). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 104: 153–170 [DOI: 10.1016/0022-0981\(86\)90102-4](https://doi.org/10.1016/0022-0981(86)90102-4)
- Ajemian M J, Sohel S & Mattila J. 2015. Effects of turbidity and habitat complexity on antipredator behavior of three-spined sticklebacks (*Gasterosteus aculeatus*). *Environmental Biology of Fishes* 98: 45–55 [DOI: 10.1007/s10641-014-0235-x](https://doi.org/10.1007/s10641-014-0235-x)
- Antunes M & Biala G. 2012. The novel object recognition memory: neurobiology, test procedure, and its modifications. *Cognitive Processing* 13: 93–110 [DOI: 10.1007/s10339-011-0430-z](https://doi.org/10.1007/s10339-011-0430-z)
- Bailey S F, Dettman J R, Rainey P B & Kassen R. 2013. Competition both drives and impedes diversification in a model adaptive radiation. *Proceedings of the Royal Society B* 280: 20131253
- Barnett S A. 1958. Experiments on ‘neophobia’ in wild and laboratory rats. *British Journal of Psychology* 49: 195–201 [DOI: 10.1111/j.2044-8295.1958.tb00657.x](https://doi.org/10.1111/j.2044-8295.1958.tb00657.x)
- Bartón K. 2015. MuMIn: Multi-model inference. R package version 1.14.0. <http://CRAN.Rproject.org/package=MuMIn> (Hämtad 22.10.1022).
- Beaman J E, White CR & Seebacher F. 2016. Evolution of plasticity: mechanistic link between development and reversible acclimation. *Trends in Ecology & Evolution* 31: 237–249
- Bell A M, Hankison S J & Laskowski K L. 2009. The repeatability of behaviour: a meta-analysis. *Animal Behaviour* 77: 771–783
- Bouskila A. 1995. Interactions between predation risk and competition: A field study of kangaroo rats and snakes. *Ecology* 76: 165–178
- Briffa M, Rundle S D & Fryer A. 2008. Comparing the strength of behavioural plasticity and consistency across situations: animal personalities in the hermit crab *Pagurus bernhardus*. *Proceedings of the Royal Society B* 275: 1305–1311 [DOI: 10.1098/rspb.2008.0025](https://doi.org/10.1098/rspb.2008.0025)
- Briffa M & Weiss A. 2010. Animal personality. *Current Biology* 20: R912–R914 [DOI: 10.1016/j.cub.2010.09.019](https://doi.org/10.1016/j.cub.2010.09.019)
- Brodin T & Drotz M K. 2014. Individual variation in dispersal associated behavioral traits of the invasive Chinese mitten crab (*Eriocheir sinensis*, H. Milne Edwards, 1854) during initial invasion of Lake Vänern, Sweden. *Current Zoology* 60: 410–416
- Brydges N M, Colegrave N, Heathcote R J P & Braithwaite V A. 2008. Habitat stability and predation pressure affect temperament behaviours in populations of three-spined sticklebacks. *Journal of Animal Ecology* 77: 229–235 [DOI: 10.1111/j.1365-2656.2007.01343.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2656.2007.01343.x)

- Cote J & Clobert J. 2007. Social personalities influence natal dispersal in a lizard. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 383–390 [DOI: 10.1098/rspb.2006.3734](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.3734)
- Cote J, Clobert J, Brodin T, Fogarty S & Sih A. 2010. Personality-dependent dispersal: characterization, ontogeny and consequences for spatially structured populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 4065–4076
- Cote J, Fogarty S & Sih A. 2012. Individual sociability and choosiness between shoal types. *Animal Behaviour* 83: 1469–1476 [DOI: 10.1016/j.anbehav.2012.03.019](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2012.03.019)
- Cowan P E. 1977. Neophobia and neophilia – new-object and new-place reactions of 3 *Rattus* species. *Journal of Comparative Physiological Psychology* 91: 63–71 [DOI: 10.1037/h0077297](https://doi.org/10.1037/h0077297)
- Crane K. 1958. Aspects of social behavior in fiddler crabs, with special reference to *Uca maracoani* (Latreille)<sup>1,2</sup>. *Zoologica* 43: 113–130
- Cripe G G, McKenney C L Jr, Hoglund M D & Harris P S. 2003. Effects of fenoxycarb exposure on complete larval development of the xanthid crab, *Rhithropanopeus harrisi*. *Environmental Pollution* 125: 295–299 [DOI: 10.1016/S0269-7491\(02\)00414-1](https://doi.org/10.1016/S0269-7491(02)00414-1)
- Cronin T W & Forward R B Jr. 1986. Vertical migration cycles of crab larvae and their role in larval dispersal. *Bulletin of Marine Science* 39: 192–201
- Demel K. 1953. Nowy gatunek w faunie Bałtyku. *Kosmos* 2: 105–106
- Dingemanse N J, Both C, Drent P J, van Oers K & van Noordwijk A J. 2002. Repeatability and heritability of exploratory behaviour in great tits from the wild. *Animal Behaviour* 64: 929–938 [DOI: 10.1006/anbe.2002.2006](https://doi.org/10.1006/anbe.2002.2006)
- Dingemanse N J, Both C, van Noordwijk A J, Rutten A L & Drent P J. 2003. Natal dispersal and personalities in great tits (*Parus major*). *Proceedings of the Royal Society B* 270: 741–747 [DOI: 10.1098/rspb.2002.2300](https://doi.org/10.1098/rspb.2002.2300)
- Duckworth R A & Badyaev A V. 2007. Coupling of dispersal and aggression facilitates the rapid range expansion of a passerine bird. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 104: 15017–15022
- Edelaar P, Siepielski A M & Clobert J. 2008. Matching habitat choice causes directed gene flow: a neglected dimension in ecology and evolution. *Evolution* 62: 2462–2472 [DOI: 10.1111/j.1558-5646.2008.00459.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00459.x)
- Ennaceur A. 2010. One-trial object recognition in rats and mice: Methodological and theoretical issues. *Behavioural Brain Research* 215: 244–254 [DOI: 10.1016/j.bbr.2009.12.036](https://doi.org/10.1016/j.bbr.2009.12.036)
- EUNIS. 2013. *European Environment Agency*. <https://eunis.eea.europa.eu/habitats/599> (Hämtad 3.5.2022).
- Fausch K D. 1984. Profitable stream position for salmonids: relating specific growth rate to net energy gain. *Canadian Journal of Zoology* 62: 441–451

- Fazhan H, Waiho K, Fujaya Y, Rukminasari N, Ma H & Ikhwanuddin M. 2021. Sexual dimorphism in mud crabs: a tale of three sympatric *Scylla* species. *PeerJ* DOI: [10.7717/peerj.10936](https://doi.org/10.7717/peerj.10936)
- Ferderer A, Davis A R & Wong M Y L. 2022. Temperature and body size influence personality and behavioural syndromes in an invasive crayfish. *Animal Behaviour* 190: 187–198 DOI: [10.1016/j.anbehav.2022.06.009](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2022.06.009)
- Fero K C & Moore P A. 2014. Shelter availability influences social behavior and habitat choice in crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour* 151: 103–123
- Finlands artdatacenter. 2022. Vitfingrad brackvattenskrabba – *Rhithropanopeus harrisi* [Utbredningskarta]. [https://laji.fi/sv/observation/map?target=MX.53034&countryId=ML.206&recordQuality=EXPERT\\_VERIFIED,COMMUNITY\\_VERIFIED,NEUTRAL&needsCheck=false](https://laji.fi/sv/observation/map?target=MX.53034&countryId=ML.206&recordQuality=EXPERT_VERIFIED,COMMUNITY_VERIFIED,NEUTRAL&needsCheck=false) (Hämtad 28.4.2022).
- Fogarty S, Cote J & Sih A. 2011. Social personality polymorphism and the spread of invasive species: a model. *The American Naturalist* 177: 273–287
- Fowler A E, 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 Invasion* 8: 89–69
- Gagnon K & Boström C. 2016. Habitat expansion of the Harris mud crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould, 1841) in the northern Baltic Sea: potential consequences for the eelgrass food web. *BioInvasions Record* 5: 101–106 DOI: [10.3391/bir.2016.5.2.07](https://doi.org/10.3391/bir.2016.5.2.07)
- Garcia F A C, Moura R R, Ogawa C Y, Zanette L R S, Silva J R F & Rezende C F. 2020. Never forget where you came from: Microhabitat of origin influences boldness and exploration in the hermit crab *Clibanarius symmetricus* (Diogenidae). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 527: 151365 DOI: [10.1016/j.jembe.2020.151365](https://doi.org/10.1016/j.jembe.2020.151365)
- Greenberg R. 1990. Ecological plasticity, neophobia, and resource use in birds. *Studies in Avian Biology* 13: 431–437
- Hazlett B A. 1966. Observations on the Social Behavior of the Land Hermit Crab, *Coenobita Clypeatus* (Herbst). *Ecology* 47: 316–317 DOI: [10.2307/1933783](https://doi.org/10.2307/1933783)
- Hazlett B A & Mclay C. 2005. Responses to predation risk: alternative strategies in the crab *Heterozius rotundifrons*. *Animal Behaviour* 69: 967–972 DOI: [10.1016/j.anbehav.2004.06.028](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.06.028)
- Hewes M E & Chaves-Campos J. 2018. Boldness related to size in the hermit crab *Coenobita compressus* at undisturbed, but not disturbed beach. *Ethology* 124: 570–578
- Holtmann B, Santos E S A, Lara C E & Nakagawa S. 2017. Personality-matching habitat choice, rather than behavioural plasticity, is a likely driver of a phenotype-

- environment covariance. *The Royal Society Publishing* 284: 20170943  
[DOI: 10.1098/rspb.2017.0943](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.0943)
- Huntingford F A. 1976. The relationship between anti-predator behaviour and aggression among conspecifics in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Animal Behaviour* 24: 245–260
- Hänfling B, Edwards F & Gherardi F. 2011. Invasive alien Crustacea: dispersal, establishment, impact and control. *BioControl* 56: 573–595
- Ims R A. 1990. Determinants of natal dispersal and space use in gray-sided voles, *Clethrionomys rufocanus* – a combined field and laboratory experiment. *Oikos* 75: 106–113
- Jacob S, Bestion E, Legrand D, Clobert J & Cote J. 2015. Habitat matching and spatial heterogeneity of phenotypes: implications for metapopulation and meta community functioning. *Evolutionary Ecology* 29: 851–871
- Johnson J B & Omland K S. 2004. Model selection in ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 101–108
- Kelleher S R, Silla A J, Dingemanse N J & Byrne P G. 2017. Body size predicts between-individual differences in exploration behaviour in the southern corroboree frog. *Animal Behaviour* 129: 161–170 [DOI: 10.1016/j.anbehav.2017.05.013](https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2017.05.013)
- Knell R J. 2009. Population density and the evolution of male aggression. *Journal of Zoology* 278: 83–90
- Kobler A, Maes G E, Humblet Y, Volckaert F A M & Eens M. 2011. Temperament traits and microhabitat use in bullhead, *Cottus perifretum*: fish associated with complex habitats are less aggressive. *Behaviour* 148: 603–625
- Koolhaas J M, Korte S M, De Boer S F, Van Der Vegt B J, Van Reenen C G, Hopster H, De Jong I C, Ruis M A W & Blokhuis H J. 1999. Coping styles in animals: current status in behavior and stress-physiology. *Neuroscience and Biobehavioral Review* 23: 925–935
- Kujawa S. 1965. Some remarks on the biology of the crab *Rhithropanopeus harrisi* subsp. *tridentatus* (Maitland). *Annals of Biologicals Copenhagen* 20:103-104
- Lee C E. 2002. Evolutionary genetics of invasive species. *Trends in Ecology & Evolution* 17: 386–391
- Magnhagen C & Borcharding J. 2008. Risk-taking behaviour in foraging perch: does predation pressure influence age-specific boldness? *Animal Behaviour* 75: 509–517
- Maillet Z, Halliday W D & Blouin-Demers G. 2014. Exploratory and defensive behaviours change with sex and body size in eastern garter snakes (*Thamnophis sirtalis*). *Journal of Ethology* 33: 47–54



- McNamara J M & Dall S R X. 2011. The evolution of unconditional strategies via the 'multiplier effect'. *Ecology Letters* 14: 237–243 [DOI: 10.1111/j.1461-0248.2010.01576.x](https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2010.01576.x)
- Mohring B, Angelier F, Jaatinen K, Steele B, Lönnberg E & Öst M. 2022. Drivers of within- and among-individual variation in risk-taking behaviour during reproduction in a long-lived bird. *Proceedings of the Royal Society B* 289: 20221338
- Morgan S G. 1987. Adaptive significance of hatching rhythms and dispersal patterns of estuarine crab larvae: avoidance of physiological stress by larval export? *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 113: 71–78
- Mowles S L, Cotton P A & Briffa M. 2012. Consistent crustaceans: The identification of stable behavioural syndromes in hermit crabs. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 66: 1087–1094 [DOI: 10.1007/s00265-012-1359-7](https://doi.org/10.1007/s00265-012-1359-7)
- Niemelä P T & Dingemans N J. 2018. Meta-analysis reveals weak associations between intrinsic state and personality. *Proceedings of the Royal Society B* 285: 20172823 [DOI: 10.1098/rspb.2017.2823](https://doi.org/10.1098/rspb.2017.2823)
- Norton W H J, Stumpfenhorst K, Faus-Kessler T, Folchert A, Rohner N, Harris M P, Callebert J & Bally-Cuif L. 2011. Modulation of Fgfr1a signaling in zebrafish reveals a genetic basis for the aggression–boldness syndrome. *Journal of Neuroscience* 31: 13796–13807 [DOI: 10.1523/JNEUROSCI.2892-11.2011](https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.2892-11.2011)
- Nurkse K, Kotta J, Orav-Kotta H & Pärnoja M. 2015. Laboratory analysis of the habitat occupancy of the crab *Rhithropanopeus harrisi* (Gould) in an invaded ecosystem: the north-eastern Baltic Sea. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 154: 152–157
- Pedreira M E & Maldonado H. 2003. Protein Synthesis Subverts Reconsolidation or Extinction Depending on Reminder Duration. *Neuron* 38: 863–869 [DOI: 10.1016/S0896-6273\(03\)00352-0](https://doi.org/10.1016/S0896-6273(03)00352-0)
- Petersen C. 2006. Range expansion in the northeast Pacific by an estuary mud crab – a molecular study. *Biological Invasions* 8: 565–576 [DOI: 10.1007/s10530-005-0160-1](https://doi.org/10.1007/s10530-005-0160-1)
- Puntilla-Dodd R, Loisa O, Riipinen K, Fowler AE. 2019. A taste for aliens: contribution of a novel prey item to native fishes' diet. *Biological Invasions* 21: 2907–2917 [DOI: 10.1007/s10530-019-02021-w](https://doi.org/10.1007/s10530-019-02021-w)
- Qihang L, Xianpeng S, Fang W, Baishan Z & Mingdi H. 2020. The developmental plasticity of boldness and aggressiveness in juvenile and adult swimming crab (*Portunus trituberculatus*). *Frontiers in Marine Science* 7: 608565 [DOI: 10.3389/fmars.2020.608565](https://doi.org/10.3389/fmars.2020.608565)

- Réale D, Reader S M, Sol D, McDougall P T & Dingemans N J. 2007. Integrating animal temperament within ecology and evolution. *Biological Reviews* 82: 291–318
- Riipinen K, Mikkola S, Salonen M & Aalto M M. 2017. Habitat selection of the mud crab *Rhithropanopeus harrisii* in its newly invaded range. *Aquatic Invasions* 12: 191–200 DOI: [10.3391/ai.2017.12.2.07](https://doi.org/10.3391/ai.2017.12.2.07)
- Scarratt A M & Godin J-G J. 1991. Foraging and antipredator decisions in the hermit crab *Pagurus acadianus* (Benedict). *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology* 156: 225–238
- Schubert K. 1936. *Pilumnopus tridentatus* Maitland, eine neue Rundkrabbe in Deutschland. *Zoologischer Anzeiger* 116: 320–323
- Shine R, LeMaster MP, Moore IT, Olsson MM, Mason RT (2001) Bumpus in the snake den: effects of sex, size, and body condition on mortality of red-sided garter snakes. *Evolution* 55:598–604
- Sih A. 1987. Predators and prey lifestyles: an evolutionary and ecological overview. In, Predation: direct and indirect impacts on aquatic communities, edited by W.C. Kerfoot & A. Sih, *University Press of New England, Hanover* 203–224
- Sih A, Bell A & Johnson J C. 2004. Behavioral syndromes: an ecological and evolutionary overview. *Trends in Ecology & Evolution* 19: 372–37
- Svanbäck R & Bolnick D. 2007. Intraspecific competition drives increased resource use diversity within natural population. *Proceedings of the Royal Society B* 274: 839–844 DOI: [10.1098/rspb.2006.0198](https://doi.org/10.1098/rspb.2006.0198)
- Tuomainen U & Candolin U. 2011. Behavioural responses to human-induced environmental change. *Biological Reviews* 86: 640–657
- Turoboyski K. 1973. Biology and ecology of the crab *Rhithropanopeus harrisii* ssp. *tridentatus*. *Marine Biology* 23: 303–313
- Verdolin J L. 2006. Meta-analysis of foraging and predation risk trade-offs in terrestrial systems. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 60: 457–464
- Vobrubová B, Kaftanová B, Šimánková H & Landová E & Frynta D. 2017. Consistent individual differences in standard exploration tasks in the black rat (*Rattus rattus*). *Journal of Comparative Psychology* 131: 150–162 DOI: [10.1037/com0000070](https://doi.org/10.1037/com0000070)
- Williams A B. 1984. Shrimps, lobsters, and crabs of the Atlantic coast of the eastern United States, Maine to Florida. *Smithsonian Institution Press, Washington, DC*
- Wilson, D S. 1998. Adaptive individual differences within single populations. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 353: 199–205
- Wilson D S, Clark A B, Coleman K & Dearstyne T. 1994. Shyness and boldness in humans and other animals. *Trends in Ecology & Evolution* 9: 442–446

- Wolf M & Weissing F J. 2010. An explanatory framework for adaptive personality differences. *Philosophical Transactions of the Royal Society B* 365: 3959–3968  
[DOI: 10.1098/rstb.2010.0215](https://doi.org/10.1098/rstb.2010.0215)
- Wolf M & Weissing F J. 2012. Animal personalities: consequences for ecology and evolution. *Trends in Ecology & Evolution* 27: 452–461
- Wolff W J. 2005. Non-indigenous marine and estuarine species in the Netherlands. *Zoologische Mededelingen Leiden* 79: 1–116
- Ydenberg R C & Dill L M, 1986. The economics of fleeing from predators. *Advances in the Study of Behavior* 16: 229–249 [DOI: 10.1016/S0065-3454\(08\)60192-8](https://doi.org/10.1016/S0065-3454(08)60192-8)