

Jihočeská univerzita v Českých
Budějovicích
Fakulta rybářství a ochrany vod

Bakalářská práce

**Embryonální a postembryonální vývoj raka
mramorovaného v různých teplotách**

2016

Martin Fojt

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích
Fakulta rybářství a ochrany vod
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Bakalářská práce
**Embryonální a postembryonální vývoj raka
mramorovaného v různých teplotách**

Autor: Martin Fojt

Vedoucí práce: MSc. Buket Yazicioglu

Konzultant: Prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.

Studijní program a obor: Zootechnika, Rybářství

Forma studia: Prezenční

Ročník studia: III.

České Budějovice, 2016

Prohlášení:

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracoval samostatně pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu citované literatury. Prohlašuji, že, v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své bakalářské práce, a to v nezkrácené podobě, případně v úpravě vzniklé vypuštěním vyznačených částí archivovaných FROV JU. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne:

Martin Fojt

Poděkování:

Mojí milou povinností je na tomto místě poděkovat především prof. Ing. Pavlu Kozákovi, Ph.D. za cenné rady a připomínky k vypracování této bakalářské práce. Dále bych chtěl poděkovat Ing. Miloši Buřičovi, Ph.D., který mi taktéž vždy ochotně a vstřícně pomohl při realizaci této práce.

V neposlední řadě bych rád poděkoval MSc. Buket Yazicioglu.

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
Fakulta rybářství a ochrany vod
Akademický rok: 2014/2015

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE
(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Martin FOJT**
Osobní číslo: **V13B041P**
Studijní program: **B4103 Zootecnika**
Studijní obor: **Rybářství**
Název tématu: **Embryonální a postembryonální vývoj raka mramorovaného v různých teplotách**
Zadávající katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Zásady pro vypracování:

Cílem bakalářské práce je lépe charakterizovat životní cyklus invazního, partenogeneticky se rozmnožujícího raka mramorovaného *Procambarus fallax* f. *virginalis* se zaměřením na jeho embryonální a postembryonální vývoj v různých teplotách vody. Rak mramorovaný bude použit z vlastního chovu laboratoře Etologie ryb a raků. Inkubace a sledování postembryonálního vývoje bude probíhat ve speciálních teplotních inkubátorech. Zjištěná data pomohou nalézt optimální a suboptimální podmínky pro jeho vývoj. Tyto údaje mohou pomoci prodikovat vývoj populací na přírodních lokalitách. Součástí práce bude i podrobná literární rešerše zaměřená na reprodukční biologii raků.

Práce bude probíhat v laboratoři objektu Experimentálního rybochovného objektu a pokusnictví VÚRIH JU. Práce bude podporována projektem CENÁKVA II.

Rozsah grafických prací: 5 - 10 tabulek a grafů

Rozsah pracovní zprávy: 25 - 50 stran

Forma zpracování bakalářské práce: tištěná

Seznam odborné literatury:

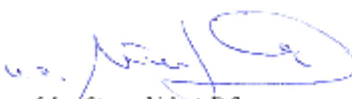
- Holdich, D. M., Lowery, R. S., 1988. Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploatation, Timber Press, 498 s.
- Holdich, D. M., 2002. Biology of Freshwater Crayfish, Blackwell Science Ltd., 702 s.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrušek, A., Buňič, M., Hurká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Polícar, T., 2013. Biologie a chov raků, FROV JU, 418 s.
- Kozák, P., Polícar, T., Buňič, M., Kouba, A., 2009. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR, FROV JU 92, 27 s.
- Kozák, P., Buňič, M., Kouba, A., Polícar, T., 2008. Metodika chovu raka říčního, Edice Metodík 83, FROV JU, 36 s.
- Kozák, P., Mauric, Z., Biologie, ochrana a chov raků, VÚRH JU, Výukové DVD Souty-Groset, C., Holdich, D. M., Noel, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P., eds. 2006. Atlas of Crayfish in Europe, Muscum national d'Histoire naturelle Reynolds, J. D. in The Biology of Freswater Crayfish (ed. Holdich, D. M.), 152-191 s.
- Scholtz, G., Draband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish, Nature 421, 806 s.
- Vogt, G., Tolley, L., Scholtz, G., 2004. Life Stages and Reproductive Components of the Marmorkrebs (Marbled Crayfish), the First Parthenogenetic Decapod Crustacean, Journal of Morphology 261, 286-311 s.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencis, Journal of Morphology 262, 566-582 s.

Vedoucí bakalářské práce: **MSc. Buket Yazıcıoğlu**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický


Konzultant bakalářské práce: **doc. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání bakalářské práce: **12. prosince 2014**

Termín odevzdání bakalářské práce: **30. dubna 2016**


prof. Ing. Otmar Linhart, DrSc.
děkan

ČESKÁ UNIVERZITA
V OBRÁTKOVICÍCH
Fakulta rybářství a ochrany vod
Zašil třída
389 25 Vodňany (CZ)


doc. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
ředitel

dne

Obsah:

Obsah:	6
1. Úvod.....	7
2. Literární přehled	8
2.1. Popis raka mramorovaného <i>Procambarus fallax</i> f. <i>virginalis</i>	8
2.2. Reprodukční a životní cyklus vybraných původních a introdukovaných druhů raků žijících na území České republiky	9
2.3. Reprodukce a životní cyklus raka mramorovaného.....	11
2.4. Vliv teploty	13
2.5. Embryogeneze	14
2.5.1. Embryonální vývoj u raka mramorovaného	15
2.5.2. Postembryonální vývoj	18
2.6. Cíl práce a hypotéza.....	19
3. Materiál a metodika	20
3.1. Péče o raky před experimentem.....	20
3.2. Popis raků	20
3.3. Odběr vajíček.....	21
3.4. Uložení do makroplátů.....	21
3.5. Popis a nastavení inkubátorů	21
3.6. Technická specifikace inkubátorů	22
3.7. Péče o vajíčka, juvenilny a dospělé	22
3.8. Sběr dat	23
3.9. Změny a vývoj v průběhu experimentu	23
3.10. Vyhodnocování dat	23
4. Výsledky	24
4.1. Výsledky	24
4.1.1. Délka trvání stádií u raka mramorovaného při individuální inkubaci	24
4.1.2. Průběh vývoje během maternální inkubace	25
4.2. Přežití v průběhu pokusu	25
5. Diskuze	26
6. Závěr	32
7. Přehled použité literatury:.....	33
8. Seznam tabulek, obrázků a příloh.....	41
9. Přílohy.....	42
10. Abstrakt.....	47
11. Abstract.....	48

1. Úvod

Raci jsou úspěšnou živočišnou skupinou a z hlediska původního výskytu se nacházejí s výjimkou Afriky a Antarktidy ve všech kontinentech. Přičemž nejvíce druhů se nachází v Severní Americe. Evropa ale i Česká republika jsou chudé oblasti, co se týká diverzity račích druhů. V Asii se sice raci vyskytují, ale poměrně na malém území.

Rak mramorovaný *Procambarus fallax* f. *virginalis* je partenogeneticky se rozmnožující rak neznámého původu. Díky svému ojedinělému způsobu reprodukce se jedná se o potencionálně nebezpečný invazivní druh, který ohrožuje ekosystémy a především původní astakofaunu. Poprvé byl jeho výskyt zjištěn v Evropě, ale byl mimo jiné potvrzen i na Madagaskaru a Japonsku. V poslední době rak získává svou oblíbenost nejen u akvaristů, ale také u vědců. Rovněž poslední dobou vychází studie se zaměřením na toleranci exotických druhů raků vůči nízkým teplotám. Jelikož se rak mramorovaný jeví jako druh tolerující chladné zimní období, nastávají u mnoha lidí obavy z jeho dalšího šíření po Evropě i v České republice. Vezmeme-li v potaz, že pouze jediná samice raka mramorovaného je schopna založit celou populaci, jsou tyto obavy oprávněné.

Studii popisující schopnost přežití raka mramorovaného v chladných vodách není mnoho. Tyto studie především popisují schopnost přežít pouze u dospělých jedinců. Embryonální a postembryonální vývoj v nízkých teplotách nebyl doposud zaznamenán. Cílem této bakalářské práce je přinést poznatky a tím přispět ke komplexním znalostem o raku mramorovaném. Tyto údaje mohou být varovným signálem k dalšímu šíření raka nejen po Evropě, ale i dalších oblastech mírného pásma.

V případě výskytu by rak mramorovaný byl nebezpečný pro původní druhy raků, obojživelníky a pro životní prostředí, jelikož jsou známé případy, kdy došlo k šíření nových nepůvodních druhů raků, což vedlo k negativním dopadům na celé ekosystémy.

2. Literární přehled

2.1. Popis raka mramorovaného *Procambarus fallax* *f. virginalis*

Rak mramorovaný je rak neurčitého původu, který se poprvé objevil v německých akvaristických obchodech v polovině 90. let minulého století (Scholtz a kol., 2003). Jedná se o menší druh raka, jenž může v ojedinělých případech dosahovat 13 cm celkové délky, obvykle však bývají dospělí jedinci menší. Obvyklá délka nepřesahuje 10 cm (Holdich a kol., 2006). K optimálním podmínkám chovu patří teplota v rozmezí 18 – 25 °C. Rak je schopný tolerovat podstatně širší teplotní rozmezí, konkrétně 8 až 30°C, mimo teplotní optimum však může docházet k vyšší mortalitě a rovněž k zastavení reprodukce. V potravě není vybíravý, živí se téměř vším. Pokud má ovšem možnost příjmu rostlin a plžů, upřednostňuje tyto složky potravy (Vogt a kol., 2004). Rak mramorovaný se v laboratorních podmínkách dožívá průměrně dvou let. Nejdéle žijící zdokumentovaný jedinec se však dožil 4,5 roku. Mortalita je nejčastěji způsobena neúspěšně provedeným svlékáním. Riskantní období svlékání prodělá za svůj život celkem 25 krát (Vogt, 2010).

Tento rak je zajímavý hned z několika důvodů. Je to jediný desetinohý korýš rozmnožující se pouze apomiktickou partenogenezí (Martin a kol., 2007). Možné způsoby reprodukce jsou uvedeny v příloze č. 1. Nikdy nebyl využíván v akvakultuře ani jako konzumní druh (Chucholl, 2016). Tato skutečnost je dána jeho drobnými rozměry. Přesto si však svoji popularitu získal a to především u akvaristů, které zaujalo mramorování jeho karapaxu (Martin, 2016). Veškeré světové záznamy o výskytu raka mramorovaného se odvíjejí až od jeho představení v německých akvaristických obchodech. O výskytu tohoto druhu ve volné přírodě se do té doby nezmiňují žádné zdroje (Chucholl a kol., 2012).

Martin a kol. (2004) uvádějí, že první volně žijící zástupce raka mramorovaného byl uloven během vzorkování vidlonožce rodu *Limnomysis* v jezeře poblíž Karlsruhe v jihozápadním Německu roku 2003. Další zmínka o výskytu ve volných vodách pochází z Nizozemska z roku 2004 (Soes a van Eekelen, 2006). Dalším místem výskytu byla Itálie, kde se rak mramorovaný nachází společně s rakem červeným *Procambarus clarkii* (Nonnis Marzano a kol., 2009). Od roku 2010 počet lokalit s výskytem raka mramorovaného značně vzrostl. Chucholl a kol. (2012) zveřejnili přehled o jeho výskytu v Evropě. Na všech 15 lokalitách byl jeho výskyt potvrzen a zdokumentován. Celkem 12 lokalit se nacházelo v Německu, zbylé v Nizozemsku, Itálii a na Slovensku. Na 6 místech se jednalo o usazenou populaci, přičemž se jedna z nich nacházela i na Slovensku

(Stloukal, 2009). Tento druh se vyskytuje i mimo Evropu a to na Madagaskaru (Jones a kol., 2009) a v Japonsku (Faulkes a kol., 2012).

Nově zaznamenanou zemí s výskytem raka mramorovaného je i Ukrajina. Zde byly objeveny dvě lokality, přičemž na jedné z nich byla nalezena samice s vajíčky ve vodě, která měla teplotu pod 10 °C (Novitsky a Son, 2016). Další zemí, kde byl zaznamenán výskyt raka mramorovaného je Švédsko (Bohman a kol., 2013).

2.2. Reprodukční a životní cyklus vybraných původních a introdukovaných druhů raků žijících na území České republiky

Na dozrávání oocytů má vliv teplota vody a fotoperioda. Tyto faktory jsou rovněž stimulem pro páření (Reynolds, 2002). Neopomenutelným faktorem je vliv feromonů (Kozák a kol., 2014). Raci se vyznačují vnějším oplozením. Většina raků se řadí mezi gonochoristy, což znamená, že mají oddělené pohlaví. Lze se ovšem setkat s druhy, u nichž byla zaznamenána intersexualita. Většinou se jedná o zástupce čeledi Parastacidae (Vogt, 2002). Zvýšená aktivita je charakteristickým jevem v průběhu páření (Kozák a kol., 2014). Vývoj u raků je přímý, což znamená bez larválních stádií (Štambergová a kol., 2009).

*Rak říční *Astacus astacus**

Samice raka říčního pohlavně dospívá mezi třetím a pátým rokem života při celkové délce 76 až 95 mm (Skurdal a Taugbøl, 2002). Samci dosahují pohlavní dospělosti o rok dříve za celkové délky 70 mm (Mackevičienė a kol., 1999).

Po dosažení dospělosti začne docházet k dozrávání pohlavních produktů. U zástupců této skupiny se tak děje v pozdním létě. Samci a samice se v období páření vyznačují zvýšenou denní aktivitou (Taugbøl a Skurdal, 2002). K samotnému páření dochází na podzim v měsících září a říjnu, kdy se teplota vody snižuje a délka osvitů zkracuje. V laboratorních podmínkách je stimulačním faktorem pouze teplota (Westin a Gydemo, 1986). Na iniciaci páření mají mimo jiné vliv i feromony. Vyhovující teplota je 8 – 12 °C (Taugbøl a Skurdal, 1990a). Kozák a kol. (2008) udávají, že období páření na dané lokalitě trvá v závislosti na teplotě vody od 2 do 3 týdnů. Po spáření dochází ke kladení vajíček. To může trvat od několika hodin až po šest týdnů. Ke kladení dochází v nočních hodinách a celý proces zabere 2 – 3 hodiny (Skurdal a Taugbøl, 2002). Počet vajíček je

různý, u raka říčního se pohybuje v rozmezí od 70 až přes 300 kusů. Velikost snůšky závisí na velikosti samice. V průběhu inkubace samice čistí a odstraňuje odumřelá vajíčka (Burton a kol., 2007). Ztráty vajíček do jarního období mohou dosahovat až 55 – 90 % oproti původnímu počtu. Velikost vajíček nesouvisí s velikostí samice, obvykle se pohybuje od 2,8 – 3,1 mm v průměru (Holdich a kol., 2006).

Inkubační doba u raka říčního činí 1900 d°. Neopomenutelným stupněm vývoje je diapauza, jež nastává, když dojde ke snížení teploty vody ($< 5 - 6$ °C). Toto období způsobí pozastavení vývoje embrya a synchronizaci ve vývoji zárodku (Taugbøl a Skurdal, 1990b).

Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium*

Rak kamenáč je spolu s rakem říčním typickým představitelem životního cyklu čeledi Astacidae. Malí raci zůstávají s matkou po tři vývojová stádia. Ve třetím stádium přestávají být na své matce závislí.

Pohlavně dospívá mezi 3. – 5. rokem života při 35 – 50 mm celkové délky. Páření probíhá obvykle koncem října a pokračuje začátkem listopadu. Plodnost se pohybuje většinou v rozmezí 40 – 70 ks vajíček, obvykle nepřesahuje 100 vajíček. Velikost snůšky je ovlivněna velikostí samice (Holdich a kol., 2006). Stucki a Romer (2001) udávají, že průměrný počet snůšky činí 48 vajíček, která jsou poměrně velká, v průměrně dosahují 2,64 mm. Maguire a kol. (2010) uvádí, že velikost snůšky různých populací je ovlivněna trofií a teplotou vody, což jsou parametry závislé na konkrétním místě výskytu. Menší jedinci nosí menší snůšku. Ráčata se líhnou od května do července. Rychlost růstu v prvním roce života je obdobná jako u raka říčního (Holdich a kol., 2006). Je to jeden z pomaleji rostoucích druhů raků (Kozák a kol., 2009a).

Rak signální *Pacifastacus leniusculus*

Samci a samice raka signálního dospívají ve 2. – 3. roce života po dosažení 6 – 9 cm celkové délky (Holdich a kol., 2006). Období páření je určeno fotoperiodou a teplotou vody. Tyto faktory ovlivňují hladinu hormonů (Lewis, 2002). K páření v podmínkách střední Evropy dochází na přelomu září a října. Rak signální je v tomto období schopný migrovat až několik stovek metrů. Za 2 dny až 3 týdny po spáření nakladou samice vajíčka a nalepí si je na spodní stranu abdomenu. V tomto období se samice uchylují do děr nebo jiných úkrytů v březích, kde zůstávají téměř bez příjmu potravy až do jara (Kouřil a kol., 1997). Plodnost samic tohoto druhu je běžně od 100 do 400 kusů vajíček.

Za extrémní případ lze uvést 952 kusů, kterou zjistil Savolainen a kol. (1997). Inkubační doba se pohybuje od 166 do 280 dní (Holdich a kol., 2006). To odpovídá 1500 – 2200 D°. Nejčastěji však inkubace trvá okolo 1900 D°. K líhnutí dochází od konce března až do konce června (Lewis, 2002). Kouba a kol. (2014) udávají, že při stejných podmínkách dochází k líhnutí ráčat raka signálního o 3 až 4 týdny dříve než u raka říčního.

Rak pruhovaný *Orconectes limosus*

Rak pruhovaný může dosáhnout pohlavní dospělosti již po prvním roce života a dosažení 25 – 45 mm délky karapaxu (Holdich a kol., 2006; Hamr, 2002).

Rak pruhovaný je zajímavý svojí reprodukční biologii z mnoha důvodů. Pohlavní dospělost u něj nastupuje velmi brzy (Kozák a kol., 2006) a dochází ke střídání cyklů se sexuálně aktivní FI a sexuálně neaktivní FII formou (Holdich a kol., 2006). Dále dochází nejen k podzimnímu, ale i k jarnímu páření, přičemž kladení vajíček připadá vždy na jarní období (Kozák a kol., 2009a). Podčeleď Cambarinae se totiž vyznačuje útvarem zvaný annulus ventralis, který slouží jako schránka na spermatofory (Gherardi, 2002). Annulus ventralis vznikl ze sedmého hrudního (thorakálního) sternitu (Holdich, 2002). Rak pruhovaný je jediným známým zástupcem z řádu decapoda, který je schopný fakultativní partenogeneze (Buřič a kol., 2011). Tento jev je vyvolán v případě absence samců. Stále ovšem platí fakt, že primární způsob reprodukce je sexuální rozmnožování. Snůška ze sexuálního rozmnožování je větší než z partenogenetického způsobu rozmnožování (Buřič a kol., 2011) Druhý zástupce, který je schopný partenogenetického rozmnožování, je rak mramorovaný (Scholtz a kol., 2003).

Samička naklade vajíčka v dubnu až květnu. Těch bývá od 31 do 555 ks a ráčata se líhnou v červnu až červenci (Kozák a kol., 2006).

2.3. Reprodukce a životní cyklus raka mramorovaného

Rak mramorovaný je partenogeneticky se rozmnožující forma *Procambarus fallax* a nedávné studie nasvědčují, že se jedná o triploidní organismus (Martin a kol., 2016). Samice raka mramorovaného se množí tzv. apomyktickou partenogenezí (Martin a kol., 2007), což znamená zcela bez účasti samců, kteří u této formy nebyli nikdy upozorováni (Martin a Scholtz, 2012). Jako zajímavost lze uvést, že zvrát v samčí pohlaví se nepodařil ani v případě vystavení samic samčímu hormonu 17 – methyl testosteronu (Vogt, 2007).

Po vylíhnutí z vajíček čekají raka mramorovaného dvě fáze, během nichž nepřijímá potravu, a bezpočet fází, kdy potravu přijímá, než doroste celkové délky 4 cm a dosáhne

pohlavní dospělosti (Vogt a Tolley, 2004). Holdich a kol. (2006) uvádějí, že vaječníky jsou plně vyvinuty již ve věku dvou měsíců a velikosti pouhých 2 cm. K první snůšce dochází v intervalu 25 – 35 týdnů věku v závislosti na teplotě. Pokud je teplota vody 25 °C dochází ke kladení v 25. týdnu života, při snížení na 20 °C se tento proces opozdí oproti předešlé teplotě o deset týdnů. Rozmnožování raka mramorovaného může v dobrých podmínkách probíhat nepřetržitě po celý rok v 8 – 9 týdenním intervalu (Vogt a Tolley, 2004). Stimulačním faktorem pro dozrání vajíček je krátká doba osvitů, která činí 8 hodin světla a 16 hodin tmy. Pokud dojde k obrácení této fotoperiody (16 hodin světla 8 hodin tma), má na dozrávání oocytů inhibiční účinek. O velikosti snůšky obecně platí, že koreluje s velikostí samice. Snůška může obsahovat až 270 vajíček, běžný počet se u středně velkých samic pohybuje v rozmezí 50 až 150 kusů. Doba líhnutí ráčat se odvíjí od teploty vody, obvykle činí 2 – 3 týdny (Holdich a kol., 2006). Generační perioda tohoto druhu je přibližně 6 měsíců dlouhá (Vogt, 2011).

Životní cyklus můžeme rozdělit podle Vogta a Tolleyové (2004) do pěti fází. Tyto fáze jsou následující:

- 1) Embryonální vývoj
- 2) Fáze mateřské péče (od 1. do 3. vývojového stádia)
- 3) Perioda vývojového rozrůznění reprodukčních orgánů (4. stádium – 2 cm celkové délky)
- 4) Fáze dozrávání pohlavních orgánů (2 cm – 4 cm celkové délky)
- 5) Reprodukční perioda (od 4 cm celkové délky)

Embryonální vývoj trvá od 2 do 3 týdnů (Vogt a Tolley, 2004) v závislosti na teplotě vody (462 d°) (Pawlos a kol., 2010). Péče o potomstvo se pohybuje v intervalu dalších 2 – 5 týdnů (Vogt a Tolley, 2004).

Reprodukční specifika raka mramorovaného

Rak mramorovaný má krátkou inkubační dobu, pohlavně dospívá velmi brzy, a je schopen přežít i v zamrzajících nádržích. Vzhledem k výše zmíněným faktům je tento rak velkou potencionální hrozbou pro původní druhy raků na území České republiky (Kozák a kol., 2014).

2.4. Vliv teploty

Významným abiotickým faktorem, ovlivňujícím příjem potravy, přežití, reprodukci, rychlost a počet svlékání, je teplota vody (Kozák a kol., 2014). Schopnost tolerovat změny v teplotě vody je druhově specifická. Pro čeled' Astacidae jsou například typické daleko nižší letální teploty, než pro Cambaridae (Nyström, 2002). Teplota má zásadní význam pro dozrávání oocytů u samic raků (Reynolds, 2002). Nízké teploty znamenají pomalejší dozrávání oocytů, zatímco zvýšené teploty působí na dozrávání oocytů opačně (Gherardi, 2002). K optimálnímu růstu koryšů dochází pouze za určitých podmínek (Jussila a Evans, 1996). Pro raka říčního a raka signálního je za optimum považována teplota okolo 20 °C a vždy pod 25 °C (Jussila, 1997). Teplota ovlivňuje dobu trvání interekdyze. Raci žijící ve studené vodě jsou nároční na obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě, zatímco raci žijící v teplejších vodách jsou na kyslík méně nároční (Jussila a Evans, 1996).

Reynolds (2002) udává, že teplota je hlavním faktorem pro embryonální vývoj každého račího druhu. Mezi teplotou vody a embryonálním vývojem neplatí lineární závislost. Jussila (1997) uvádí, že juvenilové raka říčního a signálního vykazují nejrychlejší růst při 20 – 23 °C.

Kozák a kol. (2009b) uvádí, že u raka říčního a signálního ve dvou různých teplotách vody (14 a 20 °C) neovlivňovaly teploty velikost ani hmotnost mezi jednotlivými vývojovými stádii, ale jedinci chovaní ve vyšší teplotě vykazovali vyšší počet svlékání, tj. doba mezi svlékáními krunýře byla kratší, než v chladnější vodě.

U raka mramorovaného je nejvhodnější teplota pro růst 25 °C a k nejmenší mortalitě dochází při 20°C (Vogt a kol., 2004). Veselý a kol. (2015) uvádějí, že rak mramorovaný byl schopný přežít v kontrolovaných podmínkách simulujících zimní období v mírném klimatickém pásmu. Teploty v jejich pokusu klesly po dobu tří měsíců na 2 – 3 °C a poté došlo k postupnému oteplení až na 10 °C. Toto „jarní“ oteplovací období trvalo dva měsíce. Holdich a kol.(2006) uvádí, že rak mramorovaný je schopný přežít zimu i v rybníku, který zamrzne.

Rak mramorovaný je schopný přijímat potravu při teplotě vody do 7 °C. Kritickým bodem pro příjem potravy je pokles teploty vody na 4 °C, kdy raci po vyčerpání energetických zásob začínají postupně hynout (Hudec, 2015 nepublikováno). Například ve venkovních nádržích v Estonsku však došlo k pozastavení příjmu potravy již při poklesu teploty pod 10 °C. Pokles teploty pod 5 °C vedl v tomto experimentu k tomu, že raci využívali úkryty více než obvykle. Tito raci byli schopni přežít krátkodobé snížení

teploty na 1 – 2° C (méně než jeden týden). Dlouhodobé snížení (více než dva týdny) teploty vedlo k vysoké mortalitě. Autoři tohoto pokusu rovněž uvádí, že na mortalitu raků měla vliv také jejich velikost. Větší jedinci se zdály k nižším teplotám více tolerantní, než jedinci menší (Kaldre a kol., 2016).

2.5. Embryogeneze

Embryonální vývoj začíná naklazením vajíček a spirálním rýhováním, které trvá až do stádia blastuly a končí vylíhnutím (Reynolds, 2002). U raka mramorovaného trvá celá tato perioda od 17 do 22 dnů v závislosti na teplotě vody. Pro uchycení vajíček slouží čtyři páry pleopodů, nacházející se na 2. až 5. abdominálním článku. V období inkubace jsou vajíčka ovívána, aby byla zásobena kyslíkem (Vogt a Tolley, 2004).

Vývojová stádia jsou rozdělena podle externích morfologických znaků a jejich počty mohou být různé (Alwes a Scholtz, 2006). Například Rathke (1829) uvádí 5 vývojových stádií, zatímco Reichenbach (1888) 11. Tento proces je podrobně popsán pro každou čeleď raků (Reynolds, 2002). Zehnder (1934) uspořádal rozdělení vývoje zárodku raka říčního a raka kamenáče do 15 stádií. Kozák a kol. (2014) uvádějí, že toto rozdělení dosáhlo největšího významu, jelikož je hojně používané i ostatními autory.

Rozdělení embryonálního vývoje dle Zhendera (1934):

- I. Oplozené vajíčko
- II. Začátek buněčného dělení
- III. Stádium blastuly
- IV. Začátek gastrulace
- V. Embryo s polokruhovitými žaludečnými brázdami
- VI. Embryo s kruhovitými žaludečnými brázdami
- VII. Embryo s uzavírající se blastulou
- VIII. Embryo s mandibulárními základy
- IX. Embryo s naupliovými přívěsky
- X. Stádium formování končetin
- XI. Embryo se všemi končetinami
- XII. Embryo s pulzujícím srdcem
- XIII. Embryo s očním pigmentem
- XIV. Stádium s vyvinutými jaterními laloky
- XV. Líhnutí I. vývojového stádia

Rozdělení podle Sandemana a Sandemana (1991), které bylo vytvořeno na modelu australského raka *Cherax destructor*, je obecně použitelné pro všechny sladkovodní druhy raků. Vývoj zde byl zaznamenáván pomocí procentuálního vyjádření po 5 % a vylíhlý jedinec představoval vyjádření 100% (Alwes a Scholtz, 2006).

2.5.1. Embryonální vývoj u raka mramorovaného

Alwes a Scholtz (2006) vytvořili podrobný popis týkající se vývojových stádií raka mramorovaného. V tomto systému jsou jednotlivá stadia opět charakterizována externími změnami zárodku. Stádií je celkem 10.

Rozdělení podle Alwese a Scholtze (2006):

- I. První dělení a formování blastodermu
- II. Vznik zárodečného disku a začátek gastrulace
- III. Uzavírání blastoporu a vznik naupliárních přívěšků
- IV. Vznik prvních postnaupliárních segmentů
- V. Vznik kráčivých končetin
- VI. Diferenciace a vznik pleomeru
- VII. Prodlužování nohočelistí a kráčivých končetin
- VIII. Diferenciace pereopodů
- IX. Vznik očí
- X. Stádium embrya před vylíhnutím

Seitz a kol. (2005) vytvořili další popis založený na procentuálním vyjádřením embryonálního vývoje. Ve své práci porovnávají popis dle Sandemana a Sandemana (1991) s vývojem raka mramorovaného.

Vajíčka

Nově uložená vajíčka jsou stejně zbarvena a žloutek je viditelný přes průhledný chorion (Seitz a kol., 2005). Vajíčka tohoto druhu jsou charakteristická tím, že jsou relativně velká s poměrně značným obsahem žloutku (Seitz a kol., 2005; Alwes a Scholtz, 2006). Procházejí meroblastickým (povrchovým) rýhováním. Mají pravidelný kulovitý tvar a průměr 1,3 – 1,5 mm. Zbarvení žloutku se prolíná mezi tmavě hnědou a žlutohnědou barvou (Alwes a Scholtz, 2006).

První stádium embryonálního vývoje

V tomto stádiu dochází k prvnímu dělení a rýhování blastodermu (Alwes a Scholtz, 2006). Prvnímu mitotické dělení je intralecitální (Seitz a kol., 2005) což znamená, že probíhá uprostřed vajíčka (Alwes a Scholtz, 2006) bez vnějších známek. Prvotně se 128 jadýrek jeví jako bílé skvrny. V průběhu dalšího mitotického dělení se dostanou k povrchu vajíčka. Buněčná membrána se začne vrývat do žloutkové masy a vnější buněčná segmentace se stává viditelnou. Struktura žloutku začíná být více zrnitá. Nakonec, po proběhnutí synchronizované mitózy, je zformován blastoderm (Alwes a Scholtz, 2006).

Druhé stádium embryonálního vývoje

Tato fáze je charakteristická vznikem zárodečného disku a začátkem gastrulace. Vznik zárodečného disku je na žijícím vajíčku špatně pozorovatelný. Ten může být vidět, už když blastopor utvoří rýhu připomínající podkovu. Tato brázda se stále více prohlubuje do doby, než vytvoří orbitální rýhu. Kaudální papilu, která je přilehlá k blastopóru, lze vnímat jako shluk bílých buněk. Vpředu od kaudální papily vzniká zárodečný disk shloučením z buněk zrakových laloků. Tento disk má tvar písmena V (Alwes a Scholtz, 2006).

Třetí stádium embryonálního vývoje

Uzavírání blastopóru a vznik naupliárních končetin je charakteristickým znakem třetího embryonálního stádia. Na vajíčku lze pozorovat změnu v podobě tmavé vaječné skvrny. Naupliární přívěsky, optické laloky, antenuly, antény a mandibuly je možné spatřit, ještě když je blastopor otevřený.

Čtvrté stádium embryonálního vývoje

V tomto stádiu došlo k nárůstu naupliárního regionu v porovnání s embryem. Základ dutiny ústní, tzv. stomodeum, se (invaginuje) vchlípí dovnitř. Následně dochází ke vzniku prvoúst a antény se rozdělí do dvou laloků. Zárodečná tkáň, která bude tvořit budoucí karapax, lemuje v tomto stádiu hrudníkové končetiny.

Páté stádium embryonálního vývoje

V tomto stádiu lze poprvé zpozorovat přívěskovité končetiny, jako jsou čelisti II. páru, kráčivé končetiny a čelistní nožky. Během této fáze dochází taktéž k přerůstání prvoúst ústním otvorem. Dochází i ke vzniku řitního otvoru. Čelisti prvního páru zatím stále nejsou vyvinuty.

Šesté stádium embryonálního vývoje

Toto období je charakterizováno vznikem a rozlišením pleomeru. Dochází k otevírání konce proktodému. Pupeny vnitřní větve antén se nepatrně zvětšují. První diferenciaci přívěskových naupliárních pupenů začíná u druhých maxil a maxilipedů, k diferenciaci prvních maxil dochází později. Maxilipedy se vyvinou distálně do třech laloků (výběžků), z vnitřního vzniká endopodit, ze středního exopodit a z nejvzdálenějšího epipodit. Pupeny pereopodů jsou během této fáze nerozvětvené, pupeny na prvních pereopodech dají vzniku budoucích podobranchiálních žaber. Při pozorování vajíčka lze spatřit silný a pravidelný srdeční puls (Alwes a Scholtz, 2006).

Sedmé stádium embryonálního vývoje

V tomto stádiu dochází k prodlužování nohočelistí a kráčivých končetin. Při diferenciaci prvních a druhých maxil a maxilipedů se prodlužují endopodity a diferencují exopodity. Vrcholky endopoditů se zvětšují a začínají přerůstat ocasní část embrya. Embryo v tomto období stále nejeví známky pigmentace.

Osmé stádium embryonálního vývoje

V tomto období dochází k diferenciaci pereopodů a k růstu ocasní části. Její vrchol dosáhne úrovně prvních antén. První pár kráčivých končetin se diferencuje v klepeta. Obdobně tomu je u druhého a třetího páru pereopodů. První viditelná pigmentace se jeví jako začínající žlutý proužek na předním okraji retikulárních buněk. Roztroušené chromatoforové skvrny rozpínají od zadní části karapaxu.

Deváté stádium embryonálního vývoje

Toto stádium je charakteristické diferenciací očí. Oči charakterizuje výrazná pigmentace retikulárních buněk, které vypadají jako hnědý proužek. Rostoucímu embryu zbývá na konci tohoto stádia zhruba polovina vaječného žloutku. Větší část embrya je v tomto období již laterálně kryta karapaxem.

Desáté stádium embryonálního vývoje.

Toto období předchází líhnutí rácat (Foto 1). Při pohledu na vajíčka lze zpozorovat namačkané jedince, kteří se brzy vylíhnou (Alwes a Scholtz, 2006).

2.5.2. Postembryonální vývoj

Na počátku líhnutí praskne vaječný obal na protilehlé straně vaječné stopky, což je obvykle za hřbetní stranou hlavohrudi líhnoucího se jedince. Juvenil v prvním vývojovém stádiu poté pozadu vklouzne do vody. Vylíhlí jedinci jsou během a po vylíhnutí bezmocní a nepohybliví. V tomto choulostivém období jsou přichyceni k pleopodům samice pomocí dlouhé provazovité struktury, jež se nazývá telsonové vlákno. Stejně jako u ostatních druhů se toto vlákno u raka mramorovaného rozpíná od vnitřního povrchu vaječného obalu až na konec abdomenu. Zde je ukotveno pomocí háčků na zadním okraji telsonu. Úkolem tohoto vlákna je zabránění ztrátě zranitelných jedinců. Vlákno může přetrvat přes svlékání a vydržet do dalšího vývojového stádia (Foto 2), obvykle však mizí dříve. Jedinec je proti ztrátě chráněn dvojitě – telsonovým vláknem a pereopodálními háčky (Vogt a Tolley, 2004). Zástupci Parastacidae a severoamerických Cambaridae visí na pleopodech pod matčíným zadečkem o jedno vývojové stádium déle, než zástupci čeledi Astacidae a východoasijských Cambaridae (Reynolds, 2002).

Jedinec se ihned po vylíhnutí snaží zaháknout za jakoukoli strukturu pomocí roztáhnutého prvního páru pereopodu. K zaháknutí slouží dobře vyvinuté velké klepeto se zpětnými háčky na svém konci. Tyto háčky jsou ostré, aby snadno prošly vaječným obalem. Klepeta na druhém a třetím páru kráčivých končetin jsou taktéž vybavena zpětnými háčky, které jsou ovšem drobnější a méně zpětně ohnuté. S těmito končetinami se jedinec fixuje nejen k vaječnému obalu, ale rovněž na sousední jedince. Celková délka jedinců v tomto stádiu se pohybuje mezi 3,4 – 3,6 mm (Vogt a Tolley, 2004).

Druhé juvenilní stádium se od prvního liší velikostí jedinců, kteří jsou o 0,9 – 1,1 milimetrů delší. Dalším pozorovatelným rozdílem jsou stopkovité oči, antény a antenuly jsou rovněž delší (Vogt a Tolley, 2004).

Třetí stádium (Foto 3) má plně vyvinutý ocasní vějíř složený z uropodů a telsonu. Celková délka v tomto juvenilním stádiu činí 5,7 – 6 mm. V tomto stádiu začne jedinec přijímat potravu, je pohyblivý a objevuje své okolí. Často se dostává do konfliktu s jedinci svého druhu a přichází do styku s predátory (Vogt a Tolley, 2004). Během

třetího, čtvrtého a někdy pátého stádia se však stále příležitostně schovává pod matčin abdomen a využívá ho jako úkryt (Vogt a kol., 2004).

Vogt a Tolley (2004) uvádí, že pokud dojde k odebrání jedince v prvním postembryonálním stádiu z pleopodů samice, zůstane tento jedinec pouze ležet na boku. Je schopný hýbat končetinami, ale nemůže plavat ani chodit. Tato nepohyblivost je pravděpodobně způsobena nevyvinutím statocysty nebo jejím selháváním. Druhé postembryonální stádium je při odebrání z pleopodu schopné plavat a kráčet, nicméně má stále problémy s orientací v prostoru. Oproti druhému postembryonálnímu stádiu má třetí postembryonální stádium (první juvenilní) prostorovou orientaci téměř stejnou jako dospělý jedinec.

2.6.Cíl práce a hypotéza

Cílem této práce bylo ověřit, zdali budou raná vývojová stádia schopna přežít nízké teploty a schopna vývoje. Ověřit jsme chtěli následující vědeckou hypotézu:

H0 Teplota nebude mít vliv na rychlost embryonálního a postembryonálního vývoje.

H1 Teplota bude mít vliv na rychlost embryonálního vývoje, délku jednotlivých stádií a počet svlékání. Se snižující se teplotou bude vývoj pomalejší. Embryo raka mramorovaného se nebude v nízké teplotě (10 °C) schopné vyvíjet či jeho vývoj bude značně zpomalen.

3. Materiál a metodika

Pokus začal 13. 10. 2015 v laboratoři Etologie ryb a raků ve VÚRH ve Vodňanech. Byly použity tři teplotně regulovatelné inkubátory o rozdílně nastavených teplotách (10, 15, 20 °C). Experiment probíhal bez světelného režimu. Cílem tohoto pokusu bylo zaznamenat změny (délka jednotlivých stádií, deformace, rozdílná mortalita) v embryonálním a postembryonálním vývoji raka mramorovaného v závislosti na teplotě inkubace. Pokus byl ukončen 24. 11. 2015 z důvodu potřeby inkubátorů v pokusech pracovníků výzkumného ústavu. Celý pokus trval celkem 42 dní.

3.1. Péče o raky před experimentem

Raci byli získáni z vlastního chovu laboratoře Etologie ryb a raků na Experimentálním rybochovném pracovišti ve Vodňanech. Raci zde byli chováni ve stabilních světelných podmínkách (12 hodin světlo, 12 hodin tma) a teplotních (20 °C) a krmeni *ad libitum* larvami pakomárů a mrkví.

3.2. Popis raků

Do pokusu byla použita vajíčka ze dvou skupin raka mramorovaného. Vybráni byli jedinci s větší snůškou vajíček. Každá skupina byla v počtu třech jedinců. V první skupině byly samice hmotnostně a délkově nevyrovnané. Druhá skupina byla hmotnostně i délkově vyrovnaná. Údaje o délce těla a hmotnosti použitých jedinců udává tabulka č. 1. První skupině byla odebrána vajíčka k umělé samostatné inkubaci na makroplátech (Foto 4). Druhá skupina raků byla použita pro kontrolu, u nichž se využila maternální inkubace.

Tabulka č. 1. : Délka hlavohruď (CL, mm) a hmotnost (g) jedinců raka mramorovaného použitých v experimentu.

	První skupina	
	CL (mm)	Hmotnost (g)
Samice 1	25	5,4
Samice 2	27,8	6,2
Samice 3	26	5

	Druhá skupina (Kontrola)	
	CL (mm)	Hmotnost (g)
Samice 1	23	3,3
Samice 2	23,8	3,5
Samice 3	23,7	3,3

3.3. Odběr vajíček

Samici jsme uchopili za hlavohrud', obrátili ventrální stranou vzhůru a malíčkem stejné ruky jsme přidržovali abdomen, abychom zabránili prudkým pohybům abdomenu a tím zbytečným ztrátám na připevněných vajíčkách. Druhou rukou jsme pomocí entomologické pinzety opatrně uchopili každý pleopod u jeho báze a pomalým tahem šetrně odebrali vajíčka z pleopodů. Po odebrání se vajíčka dala do Petriho misky s malou vrstvou vody a napočítal se přesný počet potřebný pro experiment. Od každé samice jsme odebrali 72 kusů, celkový počet tedy činil 216 kusů vajíček. Vajíčka byla po jednom rozmístěna, opět za pomoci entomologické pinzety, do každé jednotlivé komůrky makroplátů. V pokusu jsme využili makropláty po 24 a 12 komůrkách. Objem vody v každé komůrce činil 20 ml.

3.4. Uložení do makroplátů

Do makroplátů byla nalita již předem odstátá vodovodní voda, o stejné teplotě, v níž byly raci před pokusem chováni. Jednotlivé komůrky byly naplněny 20 ml vody a každá z nich měla své číslo. Makropláty byly taktéž označeny čísly, aby bylo možné zjistit, od které samice pocházejí (Foto 5). Od každé samice byly nasazeny tři makropláty tzn., že celkem bylo nasazeno 9 makroplátů. V každé experimentální skupině byla použita vajíčka od všech tří samic.

Kontrolní samice byly rovněž uloženy do inkubátorů. Každá samice byla vložena do plastového boxu s objemem vody 2000 ml a umístěna do rozdílných teplot.

3.5. Popis a nastavení inkubátorů

Po naplnění plat, a umístění samic do boxů bylo přistoupeno k jejich uložení do inkubátorů. Na počátku pokusu byly inkubátory nastaveny na jednotnou teplotu 20 °C.

Do inkubátorů byly rovněž uloženy samice (v plastových boxech s objemem vody 2000 ml), od kterých jsme odebírali vajíčka. Jejich zbylá vajíčka a juvenilové na pleopodech sloužily nejen pro porovnávání vývoje s individuální inkubací, ale i k doplňování odumřelých nebo zaplísňených jedinců či vajíček. V neposlední řadě byla v každém inkubátoru tj. na každé teplotě i jedna samice z kontrolní skupiny. Ta měla sloužit pro porovnávání vývoje v maternální inkubaci a individuální inkubaci na makroplátech.

V každém inkubátoru byla rovněž nádoba se zásobním objemem vody pro pravidelnou výměnu vody u samic a pro doplňování odpařeného objemu vody z makroplátů. Veškerá

plata s vajíčky byla přikryta plastovým víkem, z důvodu snížení rychlosti odparu vody z makroplátů a zamezení vyschnutí (Foto 6).

Aby bylo zabráněno teplotnímu šoku, bylo zapotřebí provést postupné snižování teplot v jednotlivých inkubátorech. Teplota byla snížena pomocí ovladače teploty vně inkubátoru. Postupným ochlazováním o 2 °C za dva dny byly teplotní podmínky nastaveny na cílové hodnoty v každém inkubátoru.

V každém boxu se zásobní vodou byl umístěn teploměr. Při každé kontrole ukazoval teploměr stálou teplotu nastavenou na ovládacím panelu inkubátoru (10 °, 15 °C a 20 °C).

3.6. Technická specifikace inkubátorů

Pro udržování teploty 20 °C byl použit inkubátor Liebherr FK 5440 třídy SN a typu 2 6271 3 o objemu 544 litrů. Tento přístroj je schopen udržovat teplotu v rozsahu 2 – 40 °C s citlivostí 0,1 °C. Inkubátor byl napájen ze sítě o napětí 230V, frekvenci 50Hz a proudu 1,5 A.

Inkubátor nastavený na 15 °C byl značky Velp Scientifica a typu FOC-2151 o objemu 215 l. Na tomto přístroji lze využít teplotní rozmezí 3 – 50 °C s citlivostí 0,5 °C. Tento inkubátor byl napájen ze sítě o napětí 230V, frekvenci 50Hz a proudu 1,5 A.

Pro udržení teploty 10°C byl použit inkubátor Liebherr FKS 2600 třídy SN 2 30086 4 o objemu 260 l. U tohoto typu je možné nastavit teplotu v rozsahu 2 – 10 °C s citlivostí 0,1 °C. Přístroj byl napájen ze sítě o napětí 230V, frekvenci 50Hz a proudu 1,5 A.

Všechny inkubátory byly vybaveny ovladačem nastavení teploty.

3.7. Péče o vajíčka, juvenilů a dospělce

Kontrola a péče o nasazené jedince se konala třikrát v týdnu. Při každé návštěvě byly vyměněny přibližně dvě třetiny objemu vody. Odkalování exkrementů a zbytků potravy se provádělo za pomoci pipety. Jedinci od 3. vývojového stádia byli krmeni zmraženými nauplii artémie *Artemia salina*, jež byla vylíhnuta na začátku experimentu a zamrazena, vždy v takovém množství, aby byla zkonsumována a nedocházelo tak ke zhoršení kvality vody. Množství bylo do 15 nauplií na komůrku. Mrkev *Daucus carota* sloužila jako krmění pro dospělé kontrolní raky. Dospělým jedincům byla výměna vody prováděna každý kontrolní den.

3.8. Sběr dat

Sběr dat probíhal při každé kontrolní návštěvě. V průběhu experimentu byl dokumentován veškerý vývoj a změny jedinců. Data byla průběžně zaznamenána.

3.9. Změny a vývoj v průběhu experimentu

Vývoj jednotlivců byl pozorován třikrát v týdnu (pondělí, středa a čtvrtek). Sledování vývoje při maternální inkubaci probíhalo ve stejné dny jako sledování individuálního vývoje. Hlavním úkolem bylo zaznamenat dobu trvání vývoje mezi jednotlivými stádii embryonálního a postembryonálního vývoje. Teploty byly nastaveny na optimálních 20 °C, suboptimální teplotu 15 °C a hraniční teplotu 10 °C. Z důvodu velké mortality byli uhynulí jedinci v průběhu experimentu nahrazováni novými. Nově přidaní jedinci pocházeli od stejné samice jako uhynulí. Nahrazování bylo ukončeno 14. den pokusu z důvodu odebrání veškerého potomstva od samic. Výměna jedinců byla zaznamenávána. Samice, jež byly kompletně zbaveny potomstva, byly navráceny zpět do chovu.

Sledování vývoje při maternální inkubaci probíhalo ve stejné dny jako sledování individuálního vývoje.

3.10. Vyhodnocování dat

Vyhodnocování dat probíhalo v programu Microsoft Office 2013 Excel.

4. Výsledky

4.1. Výsledky

4.1.1. Délka trvání stádií u raka mramorovaného při individuální inkubaci

Délka trvání vývojových stádií v 10 °C byla pomalejší než v ostatních teplotách. Délka trvání prvního stádia činila 6,3 dne, což odpovídá 63 d°. Po dalších 9 dnech (90 d°) inkubace při této teplotě prodělal jeden jedinec druhé postembryonální stádium a přešel do třetího vývojového stádia. Tento jedinec později zahynul. Ostatními původními jedinci nebyl do konce pokusu prodělán další vývoj, zůstali tedy ve druhém vývojovém stádiu. Ve dni ukončení experimentu se v této teplotě nacházelo celkem 11 přeživších jedinců, 9 kusů ve druhém postembryonálním stádiu a 2 kusy v prvním juvenilním stádiu. Zůstalo zde rovněž 5 vajíček, která se vůbec nevyvinula. V teplotě 10 °C přežili celý experiment pouze tři původně nasazení jedinci, zbytek byl tvořen jedinci přidanými.

První postembryonální stádium v 15 °C trvalo v průměru 1,6 dne (24 d°). Délka druhého postembryonálního stádia v této teplotě odpovídala v průměru 8,9 dne (134 d°). První juvenilní stádium se vyznačovalo průměrnou dobou trvání 20,5 dne (308 d°). Pouze jeden jedinec prodělal druhé juvenilní stádium již za 14 dnů (210 d°). V pátém vývojovém stádiu zůstal do konce experimentu. V této teplotě přežilo celkem 14 jedinců – v prvním juvenilním stádiu 2 kusy, ve druhém juvenilním stádiu 11 kusů a ve třetím juvenilním stádiu 1 kus. Ve srovnání s ostatními teplotami přežilo v 15 °C nejvíce původních jedinců. Jejich počet činil 11 kusů.

Vývoj ve 20 °C se vyznačoval největší rychlostí. Všichni jedinci prodělali první postembryonální stádium do 1 dne (20 d°). K dalšímu vývoji a přechodu do třetího postembryonálního stádia (1. juvenilní) došlo průměrně za 7 dní od vylíhnutí, doba trvání druhého postembryonálního stádia odpovídá 120 d°. První juvenilní stádium trvalo v průměru 10,2 dne (204 d°). Druhé juvenilní stádium (4. postembryonální) bylo v průměru 14 dní dlouhé (280 d°). V této teplotě prodělal pouhý jeden jedinec celé 5. stádium, které trvalo 7 dní (140 d°). Následně tento jedinec zahynul. Na konci pokusu zůstali 2 jedinci v pátém vývojovém stádiu. Z původně nasazených vajíček se v této teplotě žádný jedinec nedožil konce experimentu. Přežili pouze přisazení jedinci. Celý průběh doby jednotlivých stádií v různých teplotách je patrný z Tabulky č. 2.

Tabulka č. 2: Délka trvání ve dnech u jednotlivých stádií raka mramorovaného *Procambarus fallax* f. *virginalis* v rozdílných teplotách ± SD směrodatná odchylka, (n) počet jedinců

Vývojové stádium	Teplota vody		
	10 °C	15 °C	20 °C
1. stádium	6,3 ± 0,7 (16)	1,6 ± 0,6 (11)	1,0 ± 0 (3)
2. stádium	9,0 (1)	8,9 ± 0,6 (27)	6,0 ± 0,4 (12)
3. stádium		20,5 ± 1,9 (11)	10,2 ± 0,7 (6)
4. stádium		14,0 (1)	14,0 ± 0 (2)
5. stádium			7,0 (1)

4.1.2. Průběh vývoje během maternální inkubace

Vývoj jedinců při maternální inkubaci probíhal naprosto stejně jako při individuální inkubaci. Po necelých dvou týdnech (13 dnech) došlo v 10 °C k úhynu a zaplísnění veškerých jedinců v druhém postembryonálním stádiu. Samice přežila. Další ztráty nastaly 20. den experimentu, došlo k náhlému úhynu veškerých juvenilů, společně s jejich matkou ve 20 °C. Úhyn nastal taktéž v teplotě 15 °C a to 22. den pokusu, zemřeli pouze juvenilní stádia raků. Veškerí nalezení uhynulí jedinci byli zaplísnění.

4.2. Přežití v průběhu pokusu

Přežití v průběhu pokusu individuální inkubace znázorňuje tabulka č. 3. Z těchto výsledků je patrné, že největší přežití vykazovala vajíčka a 4. stádium v 15 °C (nepočítaje 5. stádium v 15 a 20 °C pro malý počet jedinců). Vysoké přežití mělo rovněž první postembryonální stádium (1. stádium). Ostatní stádia vykazovala nižší hodnoty přežití než 1. vývojové stádium. Úmrtnost během experimentu byla velmi vysoká.

Tabulka č. 3: Přežití jednotlivých stádií raka mramorovaného *Procambarus fallax* f. *virginalis* v rozdílných teplotách procentuální vyjádření přežití %, (n) počet jedinců

Vývojové stádium	Teplota vody		
	10 °C	15 °C	20 °C
Vajíčka	38,4 % (86)	100 % (72)	72,2 % (72)
1. stádium	73,8 % (42)	92,3 % (78)	93,0 % (57)
2. stádium	30,3 % (33)	44,4 % (32)	41,3 % (63)
3. stádium	14,3 % (14)	43,8 % (32)	17,7 % (34)
4. stádium		100 % (12)	33,3 % (6)
5. stádium		100 % (1)	100 % (2)

5. Diskuze

Tato bakalářská práce se zaměřuje na raný postembryonální vývoj raka mramorovaného v různých teplotách. Je známo, že ačkoliv se jedná o exotický druh, jeho dospělí jedinci jsou schopni přežít i zimní období (Veselý a kol., 2015). Působení nižší teploty na vývoj raných stádií je však doposud velkou neznámou. Hlavním záměrem této práce bylo tedy zjistit, jakým způsobem ovlivní nižší teploty vývoj raných stádií raka mramorovaného. O výskytu tohoto druhu na území České republiky nebyly doposud k dispozici žádné písemné zmínky, přesto existuje oprávněný důvod se jej obávat. Výskyt raka mramorovaného byl totiž kromě Itálie (Marzano a kol., 2009), Švédska (Bohman a kol., 2013) a Ukrajiny (Novitsky a Son, 2016) zaznamenán i v Německu (Marten a kol., 2004) a dokonce i na Slovensku (Lipták a kol., 2016), tedy v sousedních státech České Republiky.

Mortalita byla během našeho pokusu velmi vysoká. Z tohoto důvodu bylo přikročeno k nahrazování uhynulých jedinců živými. Nejvíce přeživších jedinců se nacházelo v 15 °C. Dalo by se předpokládat, že nejmenší mortalita bude ve 20 °C, jelikož Seitz a kol. (2005) udávají, že při této teplotě je největší přežití. Vogt a kol. (2004) rovněž uvádějí, že při teplotě 20 °C by mělo docházet u raka mramorovaného k nejmenší mortalitě. V našem pokusu byla však úmrtnost paradoxně nejvyšší právě v této teplotě. S přihlédnutím k výsledkům zmíněných autorů je tedy opodstatněný důvod k domněnkám, že mortalita v našem pokusu nebyla způsobena teplotou. S největší pravděpodobností byla zaviněna spíše chemickými parametry vody. Jako hlavní faktor, který ovlivnil výsledek pokusu, by se mohlo jevit množství kyslíku ve vodě. Makropláty byly přikryty plastovým víkem, mohlo být tudíž zabráněno difuzi kyslíku do vody, která v našem experimentu představovala jeho jediný zdroj. Je obecně známo, že s rostoucí teplotou obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě klesá (Dubský a kol., 2003; Hartman a kol., 2005). Nyström (2002) uvádí, že pro raka červeného *Procambarus clarkii* je letálním limitem množství 0,4 – 1 mg.l⁻¹. Vzhledem k tomu, že rak mramorovaný je z taxonomického hlediska blízkým příbuzným s rakem červeným, lze předpokládat, že letální koncentrace rozpuštěného kyslíku ve vodě bude pro tento druh taktéž nízká. Během svlékání však potřeba kyslíku několikanásobně narůstá. Dalším faktorem, který mohl ovlivnit mortalitu, byl světelný režim. Jeho efekty jsou totiž, jak uvádí Kozák a kol. (2014), málo probádané. V našem pokusu probíhal vývoj jedinců v trvalé tmě. Kozák a kol. (2014) zmiňují, že podmínky stálého světla nebo tmy mají na raky spíše negativní

vliv. Také Franke a Hörstgen-Schwark (2015) uvádí, že podmínky trvalé tmy, které v jejich pokusu trvaly 5 dnů, ovlivnily aktivitu u raků, která se při těchto podmínkách signifikantně snížila.

Z výsledků vyplývá, že vývoj byl nejrychlejší ve 20 °C. Při této teplotě trvalo první postembryonální stádium v průměru jeden den. Výsledek však nepůsobí exaktně s přihlédnutím ke skutečnosti, že výsledný počet přeživších jedinců byl velmi nízký. Téměř všichni jedinci prodělali v průběhu experimentu první postembryonální stádium mezi jednotlivými kontrolami. Z tohoto důvodu nejsou zaznamenány žádné poznámky o změnách v postembryonálním vývoji. V porovnání s výsledky Vogta a Tolleyové (2004), kde byly teplotní podmínky experimentu podobné (18-21°C), byla v našem pokusu doba trvání prvního embryonálního stádia kratší. První postembryonální stádium trvalo v pokusu Vogta a Tolleyové (2004) mezi 4 až 5 dny.

Druhé postembryonální stádium trvalo v našem pokusu 6 dní. Tato doba se shoduje s výsledky Vogta a Tolleyové (2004). Doba trvání prvního juvenilního stádia se v našem experimentu shodovala s dobou trvání prvního juvenilního stádia nejrychlejších jedinců v pokusu Vogta a Tolleyové (2004). Nejpomalejším jedincům u nich tento vývoj trval o 18 dní déle. Délka trvání druhého juvenilního se od experimentu Vogta a Tolleyové (2004) lišila pouze o jeden den. V jejich případě byla tato doba o den delší. Vogt a Tolley (2004) rovněž popisují, že mateřská péče skončila po prvním juvenilním stádiu. Konec mateřské péče byl pravděpodobně iniciován matčinou vzrůstající agresí vůči potomstvu.

Délka trvání prvního postembryonálního stádia v 15 °C byla zhruba o půl dne delší než ve 20 °C. Lze tedy konstatovat, že délka vývoje prvního postembryonálního stádia se v těchto teplotách výrazně nelišila. Vývoj druhého postembryonálního stádia trval v 15 °C o tři dny déle než ve 20 °C. Znatelný rozdíl mezi vývojem v těchto dvou teplotách byl patrný u prvního juvenilního (3. postembryonálního) stádia. V 15 °C trvalo 10,2 dne, což bylo o 10 dní méně než při teplotě 20 °C. U druhého juvenilního (4. postembryonálního) stádia se však doby vývoje v 20 a 15 °C shodovaly. Z dosažených výsledků vyplývá, že pro vývoj raka mramorovaného není teplota 15 °C nepříznivá. Ačkoliv při ní byl vývoj oproti 20 °C o něco pomalejší, jedinci se stále vyvíjeli bez rozpoznatelných odlišností, z čehož lze usuzovat, že pro vývoj raka mramorovaného je teplota 15 °C přijatelná. Vyšší přežití raků v teplotě 15 °C může poukazovat na to, že kyslíkové poměry zde byly lepší než ve 20 °C, jelikož chladnější voda měla větší schopnost vázat kyslík než voda teplejší a dá se předpokládat, že spotřeba kyslíku raky byla nižší.

Inkubace vajíček při 10 °C vedla k úplné inhibici vývoje u 5 jedinců. Ačkoliv se však těchto 5 vajíček vůbec nevyvinulo, zbytek jedinců prodělával vývoj i navzdory nízké teplotě. Délka trvání prvního postembryonálního stádia, činila v 10 °C 6,3 dne, vývoj byl tedy ve srovnání s vyššími teplotami značně pomalejší. Do prvního juvenilního (3. postembryonálního) stádia přešel při této teplotě pouhý jeden jedinec. Z uvedených skutečností vyplývá, že teplota 10 °C je pro raka mramorovaného hraniční. Přesto se však i v této nízké teplotě několik jedinců vyvíjelo. Vystává zde tudíž otázka, zda by se jedinci vyvíjeli dále, pokud by experiment trval delší dobu. Porovnávání vývoje raka mramorovaného například s vývojem raka říčního se nejeví jako vhodné, jelikož se v jednotlivých stádiích vývoje těchto druhů nacházejí určité odlišnosti. Lze však obecně konstatovat, že teplota 10 °C má negativní vliv i na raka říčního, jelikož při ní u tohoto druhu dochází k poklesu růstu a zastavení svlékání. Můžeme tedy usuzovat, že i pro vývoj raka mramorovaného bude pravděpodobně zapotřebí vyšší teplota alespoň 15 °C. Jak uvádí Abrahamsson (1972) i u raka říčního nízká teplota limituje vývoj a je nutné období s teplotou převyšující 15 °C alespoň na dobu tří měsíců.

Chov akvarijských živočichů se těší velké popularitě po celém světě (Turkmen a Karadal, 2012). V posledním desetiletí si raci získali oblibu řady chovatelů (Patoka a kol., 2015). Atraktivita samotného raka mramorovaného vzrůstá ve vědě (Vogt, 2011) i v obchodu s domácími zvířaty (Faulkes, 2015). Z mnoha vědních oborů, v nichž našel tento druh uplatnění, lze jmenovat například neurobiologii (Vilpoux a kol., 2006) ekologii (Chucholl a Pfeiffer, 2010), toxikologii (Vogt, 2007), biologii kmenových buněk, biogerontologii (Vogt, 2010) a evoluční biologii (Sintoni a kol., 2007).

Česká republika je ve světovém měřítku jedním z předních importérů akvarijských živočichů. Import akvarijských živočichů do České republiky neustále roste. Obchod s domácími zvířaty a živočichy je však obecně jednou z hlavních příčin zavlečení nových nepůvodních druhů do volné přírody (Faulkes, 2015). Vystává zde riziko potenciálního úniku, ke kterému může dojít v případě raků například ze zahradních jezírek (Patoka a kol., 2014), nebo v důsledku úmyslného vypuštění do volné přírody (Patoka a kol., 2015). Obchod se ostatně stal hlavním nástrojem introdukce raků již v několika zemích (Chucholl, 2013). Samotný rak mramorovaný je nejběžnějším (Chucholl, 2013) a nejlevnějším okrasným druhem raka, jeho cena začíná u menších jedinců již od 0,55 eura za kus (Patoka a kol., 2015). Tento račí druh se vyznačuje vysokým reprodukčním potenciálem (Seitz a kol., 2005) a vykazuje toleranci vůči nízkým teplotám (Veselý a kol.,

2015; Kaldre a kol., 2016). Všechny tyto vlastnosti jen umocňují riziko zavlečení raka mramorovaného do volných vod České republiky.

Na základě výše uvedených skutečností je velmi pravděpodobné, že v momentě, kdy se tento rak dostane do volné přírody, bude schopný reprodukce a následného etablování. To by mohlo mít velmi negativní vliv na lokalitách s výskytem původních druhů raků. Schulz a kol. (2006) uvádí, že ustálená populace nepůvodních druhů raků je více soupeřivá než původní druhy raků. Populace původních druhů raků tak mohou být zanedlouho nahrazeny populacemi nepůvodních druhů (Holdich a kol., 2009). Rak mramorovaný je přenašečem račího moru, oomycety *Aphanomyces astaci*, (Keller a kol., 2014). Obecně se ví, že račí mor je nejznámějším a nejničivějším onemocněním evropských druhů raků (Kozubíková a Horká, 2014), mohl by tedy způsobit značné ztráty na astakofauně České republiky. Původní Evropské druhy raků mají totiž při infekci parazitem pomalejší imunitní reakci a parazit tak nezůstane v kutikule, ale prorůstá do těla raků, kde napadá vnitřní orgány a nervové tkáně, čímž raky poměrně rychle zahubí (Kozubíková a Horká, 2014). Zatím nelze vyloučit ani případný přenos původce chytridinomykózy, kterou způsobuje *Batrachochytrium dendrobatidis* (Chucholl, 2014) a tím pádem by mohl být nebezpečný i pro obojživelníky.

Chucholl a kol. (2012) uvádějí, že rak mramorovaný byl nalezen jak v lentických, tak i v lotických ekosystémech. Ustálené populace se však v Evropě našly pouze ve stojatých vodách. Tato skutečnost odpovídá tvrzení Chucholla a Pfeiffera (2010), kteří uvádějí, že rak mramorovaný nejraději kolonizuje teplejší stojaté vody. Chucholl a kol. (2012) dále uvádějí, že ustálené populace se nejčastěji nacházejí poblíž městských aglomerací. Příčinou bude nejspíš neuvážené jednání chovatelů, kterým se rak v chovu například příliš rozmnožil, nebo kteří se s chovem chystají skončit, a tak raky vypustí do volné přírody nedaleko místa svého bydliště. Výskyt raka mramorovaného na území České republiky je tedy případně možno předpokládat právě v městských oblastech. Rak mramorovaný by zde mohl obývat jezírka v parcích, přírodní koupaliště, revitalizované pískovny, zatopené lomy a slepá ramena řek. Je zde však značné riziko, že by byl schopný života a reprodukce i ve volných vodách a rybnících České republiky. K této teorii se lze přiklonit i na základě článku Kaldreho a kol. (2016), kteří uvádějí, že rak mramorovaný je schopný reprodukce a života i v podmínkách severní Evropy. Zde dokáže přežít pro něj nehostinné období nízkých teplot a následně se reprodukovat v letních měsících.

Pokud by došlo k úniku raka mramorovaného do volné přírody, zajisté by na něj byl vyvíjen i určitý predanční tlak. Buřič a kol. (2009) popisuje predanční tlak mezi blešivcem *Dikerogammarus villosus* a ranými stádii raka pruhovaného. Tento invazivní druh blešivce je schopen bez problémů požírat raka pruhovaného až do 4. vývojového stádia. Musseau a kol. (2015) zase uvádějí, že k biomanipulaci nepůvodních invazivních druhů raků je možné využívat úhoře říčního *Anguilla anguilla*. Ze strany ryb je na raky predanční tlak vyvíjen rovněž okounem říčním *Perca fluviatilis*, štikou obecnou *Esox lucius* a vyzou velkou *Huso huso*. Raci jsou predováni také savci, například mývalem severním *Procyon lotor*, vydrou říční *Lutra lutra* a norkem americkým *Mustela vison*. Pokud je ovšem v prostředí dostatek úkrytů, šance na přežití u juvenilních stádií se zvyšují. V prostředí s dostatkem úkrytů navíc dochází ke značné minimalizaci kanibalismu (Nyström, 2002). Je tedy otázkou, do jaké míry by byli predátoři schopni ovlivňovat růst a vývoj populací raka mramorovaného v pro raky ideálním prostředí s dostatkem úkrytů. Pokud by se rak ocitl v prostředí, kde se výše uvedené ryby nevyskytují, pravděpodobnost jeho přežití by byla značně vysoká. Dravé druhy ryb (štika, okoun) se vysazují převážně do údolních nádrží vodárenského typu, kde ovlivňují úroveň trofického řetězce (Søndergaard a kol., 1997) a tím napomáhají k udržení přijatelné kvality vody. V městských nádržích (jezířka a rybníky v parcích) se nedohlíží na kvalitu vody tolik jako v nádržích vodárenských a složení rybích obsádek se nezaciluje na biomanipulaci. Hlavním cílem vysazování ryb je v nádržích tohoto typu především estetika, proto se do těchto vod vysazují spíše ryby okrasné z čeledi Cyprinidae.

Úspěšnost kompetice mezi původními a introdukovanými druhy raků je jedním z faktorů, které určují, zda se introdukovaný druh stane zároveň invazivním (Jimenez a Faulkes, 2011). Kompetice začíná již v průběhu juvenilních stádiích raků. Vogt a kol. (2004) uvádějí, že inkubace raka mramorovaného v příznivých podmínkách trvá 2 – 3 týdny. Holdich a kol. (2006) udává, že optimální teplota vody je pro tento druh 18 – 25 °C. Tato teplotní hranice bývá na mnoha místech České republiky často překročována, k čemuž může docházet již koncem května a to obzvláště v mělkých nezastíněných vodách, kde se vodní sloupec velmi rychle prohřívá. Pokud by samice raka mramorovaného nakladla vajíčka v tomto období, ráčata by se vylíhla ve druhé půlce června. Postembryonální vývoj by v běžné letní teplotě vody 22 °C trval do 10 dnů, koncem června by se tedy ve vodách již mohli volně pohybovat juvenilní stádia raků mramorovaných. Kouba a kol. (2014) uvádějí, že u raka říčního dochází k líhnutí v červnu až v červenci a po 5 – 14 dnech jedinci přecházejí do druhého vývojového

stádia. Toto stádium je samostatné a schopné příjmu potravy. Velikost raků říčních se po prvním roce života pohybuje mezi 15 – 23 mm. Holdich a kol. (2006) uvádějí, že rak mramorovaný však dosáhne délky 20 mm již po 4 měsících. Ačkoliv Vogt a kol. (2004) popisují, že se při chovu v akváriu rak mramorovaný jeví jako méně agresivní druh vyhýbající se konfliktům, Jimenez a Faulkes (2011) udávají, že si tento rak při souboji v ničem nezadá se stejně velkým rakem červeným. Jimenez a Faulkes (2011) taktéž dodávají, že rak červený je invazivní račí druh, vyznačující se mimořádnou agresí. Je tedy možné, že rak mramorovaný by mohl vykazovat agresí i vůči původním druhům raků a úspěšně s nimi svádět souboje. K tomu by mu zajisté napomohla i jeho růstová schopnost v prvních měsících života, kdy například raka říčního výrazně „přeroste“. Díky ní by rovněž mohl využívat lepší úkryty a byl úspěšnější v boji o potravu. Tím vším by se rak mramorovaný zasloužil o možná pomalé, ale zcela jisté vytlačování původních druhů raků.

Rak mramorovaný má vysoký invazní potenciál a výskyt jediného kusu ve volných vodách může znamenat založení celé populace (Feria a Faulkes, 2011). Tento druh byl vyhodnocen jako nejnebezpečnější z obchodovaných druhů. Je tedy pouze na zodpovědnosti chovatelů, jak s potomstvem naloží a jak vyřeší otázku „Kam s ním?“. Každý chovatel by si měl dostatečně uvědomit riziko, jaké by mohl způsobit vypuštěním tohoto raka do volné přírody, nemluvě o vypuštění jedinců, jež na sobě mají patogeny výše zmíněných nemocí. Tito jedinci mohou být příčinou masivních úhynů ostatních živočichů (Chucholl, 2014). Celkový dopad na původní druhy raků, prostředí a celý ekosystém by byl značně nepříznivý. Podmínky v České republice nejsou pro raka mramorovaného nepříznivé, v posledních letech navíc dochází k růstu průměrných teplot. Pokud bude tento trend pokračovat, je možné, že rak mramorovaný bude mít ke svému životu optimální podmínky na více místech České republiky.

6. Závěr

Cílem této bakalářské práce v teoretické části bylo sepsat literární rešerši zaměřenou na podrobný embryonální a postembryonální vývoj raka mramorovaného. Literární přehled se dále zaměřuje na reprodukci raka mramorovaného, dva původní druhy raků (*A. astacus*, *A. torrentium*) a dva druhy introdukované (*O. limosus*, *P. leniusculus*). Cílem experimentu bylo ověřit, zda jsou raná stádia schopna odolávat nízkým teplotám a tudíž přežít ve vodách České republiky, což by mohlo znamenat hrozbu pro původní druhy raků. Tato bakalářská práce měla přinést výsledky o vývoji raka mramorovaného v různých teplotách. Z výsledků je patrné, že všechny tři zvolé teploty nebyly nevyhovující. Je pravdou, že v nejnižší teplotě byl vývoj velmi pomalý, ale i přes nízkou teplotu vody jedinci prodělali první postembryonální stádium. Tato skutečnost by měla poukázat na nebezpečnost raka mramorovaného. Je tedy velmi pravděpodobné, že pokud by byl rak vypuštěn do volné přírody, mohl by přežít zimní období i v České republice. Je důležité, aby si každý chovatel raků uvědomil riziko, jaké by mohl způsobit vypuštěním raka mramorovaného do volných vod.

V experimentu se nám podařilo potvrdit hypotézu H1. Teplota bude mít vliv na rychlost embryonálního vývoje, délku jednotlivých stádií a počet svlékání. Se snižující se teplotou bude vývoj pomalejší. Embryo raka mramorovaného se nebude v nízké teplotě (10 °C) schopné vyvíjet či jeho vývoj bude značně zpomalen. Dále se nám podařilo vyvrátit hypotézu H0, že teplota nebude mít vliv na rychlost embryonálního a postembryonálního vývoje.

7. Přehled použité literatury:

- Abrahamsson, S.A.A., 1972. Fecundity and growth of some populations of *Astacus astacus* Linné in Sweden with special regard to introductions in northern Sweden. Report of the institute of freshwater research, Drottningholm 52, 23–37.
- Alwes, R., Scholtz, G., 2006. Stages and other aspects of the embryology of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Petantia, Astacida). *Development Genes and Evolution* 216, 169–184.
- Bohman, P., Edsman, L., Martin, P., Scholtz, G., 2013. The first Marmorkrebs (Decapoda: Astacida: Cambaridae) in Scandinavia. *Bioinvasions Records* 3(2), 227–232.
- Burton, T., Knott, B., Judge, D., Vercoe, P., Brearley, A., 2007. Embryonic and juvenile attachment structures in *Cherax cainii* (Decapoda: Parastacidae): implications for maternal care. *The American Midland Naturalist* 157(1), 127–136.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2011. A successful crayfish invader is capable of facultative parthenogenesis: A novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE* 6(5) e20281.
- Buřič, M., Kočí, L., Petrusek, A., Kouba, A., Kozák, P., 2009. Invaders eating invaders: potential trophic interactions between the amphipod *Dikerogammarus villosus* and juvenile crayfish *Orconectes limosus*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 394-395, 05.
- Dubský, K., Kouřil, J., Šrámek, V., 2003. *Obecné rybářství*. 1 vyd. Informatorium, Praha, 311 s.
- Faulkes, Z., 2015. Marmorkrebs (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) are the most popular crayfish in the North American pet trade. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416(20), 1–15.
- Faulkes, Z., Feria, T.P., Muñoz, J., 2012. Do Marmorkrebs, *Procambarus fallax* f. *virginalis*, threaten freshwater Japanese ecosystems?. *Aquatic Biosystems* 8(1), e68653.
- Feria, T.P., Faulkes, Z., 2011. Forecasting the distribution of Marmorkrebs, a parthenogenetic crayfish with high invasive potential, in Madagascar, Europe, and North America. *Aquatic Invasions* 6(1), 55–67.
- Franke, R., Hörstgen-Schwark, G., 2015. Control of activity patterns in crowded groups of male noble crayfish *Astacus astacus* (Crustacea, Astacidea) by light regimes: A way to increase the efficiency of crayfish production?. *Aquaculture* 446, 103–110.

- Gherardi, F., 2002. Behaviour In: Holdich, D. M., Biology of freshwater crayfish. Blackwell Science Ltd. Oxford, pp. 258–290.
- Hamr, P., 2002. *Orconectes*. In: Holdich, D. M. (Ed.), Biology of Freshwater crayfish. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 585–608.
- Hartman, P., Příkryl, I., Štědranský, E., 2005. Hydrobiologie. 3. vyd. Informatorium, Praha, 359 s.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füreder, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbøl, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Scouty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P. (Eds), Atlas of Crayfish in Europe. Muséum national d'Historie naturelle, Paris, pp. 49–130.
- Holdich, D. M., Reynolds J. D., Souty-Grosset, C., Sibley, P. J., 2009. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. Aquatic Ecosystems 11, 394–395.
- Hudec, O., 2015. Tolerance exotických druhů raků vůči nízkým teplotám. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 104 s.
- Chucholl, Ch., 2013. Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. Biological Invasions 15, 125–141.
- Chucholl, Ch., 2014. Predicting the risk of introduction and establishment of an exotic aquarium animal in Europe: insights from one decade of Marmorkrebs (Crustacea, Astacida, Cambaridae) releases. Management of Biological Invasions 5(4), 309–318.
- Chucholl, C., 2016. Marbled crayfish gaining ground in Europe: the role of the pet trade as invasion pathway. In: Kawai, T., Faulkes, Z., Scholtz, G., (Eds.), Freshwater Crayfish a Global Overview. CRC New York, pp. 83–114.
- Chucholl, C., Morawetz, K., Groß, H., 2012. The clones are coming—strong increase in Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] records from Europe. Aquatic Invasions 7, 511–519.
- Chucholl, Ch., Pfeiffer, M., 2010. First evidence for an established Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) population in Southwestern Germany, in syntopic occurrence with *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817). Aquatic Invasions 5, 405–412.
- Jimenez, S.A., Faulkes, Z., 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorkrebs compete with other crayfish species in fights?. Journal of Ethology 29(1), 115–120.

- Jones, J.P., Rasamy, J.R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M.H., Raminosa, N., Ravoahangimalala, O.R., 2009. The perfect invader: a parthenogenetic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions* 11, 1475–1482.
- Jussila, J., 1997. Physiological responses of astacid and parastacid crayfishes (Crustacea: Decapoda) to conditions of intensive culture. *Disertační práce*. University of Kuopio, Kuopio, Finsko, 136 pp.
- Jussila, J., Evans, L.H., 1996. On the factors affecting marron, *Cherax tenuimanus*, growth in intensive culture. *Freshwater Crayfish* 11, 428–40.
- Kaldre, K., Meženin, A., Paaver, T., Kawai, T., 2016. A preliminary study on the tolerance of Marble crayfish *Procambarus fallax* f. *virginialis* to a low temperature in nordic climate. In: Kawai, T., Faulkes, Z., Scholtz, G., (Eds.), *Freshwater Crayfish a Global Overview*. CRC New York, pp. 54–62.
- Keller, N.S., Pfeiffer, M., Roessink, I., Schulz, R., Schrimpf, A., 2014. First evidence of crayfish plague agent in populations of the marbled crayfish (*Procambarus fallax* forma *virginialis*). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 414(15), 1–8.
- Kouba, A., Buřič, M., Petrusek, A., 2014. Druhy raků v Evropě. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 75–152.
- Kouřil, J., Hamáčková, J., Adámek, Z., 1997. Zahraniční zkušenosti s chovem raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*). *Edice Metodik (technologická řada)*, VÚRH JU, Vodňany, č. 51, 15 s.
- Kozák, P., Buřič, M., Kanta, J., Kouba, A., Hamr, P., Polícar, T., 2009b. The effect of water temperature on the number of moults and growth of juvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Czech Journal of Animal Science* 54(6), 286-292.
- Kozák, P., Buřič, M., Kouba, A., Polícar, T., 2008. Metodika chovu raka říčního. *Edice metodik (Technologická řada)*, VÚRH JU, Vodňany, č. 83, 36 s.
- Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Francias de la Pêche et de la Pisciculture* (380-381), 117–1182.
- Kozák, P., Pokorný, J., Polícar, T., Kouřil, J., 1998. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR. *Edice metodik (technologická řada)*, VÚRH JU, Vodňany, č. 56, 20 s.

- Kozák, P., Polícar, T., Buřič, M., Kouba, A., 2009a. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR. (2. přepracované vydání). Edice metodik (technologická řada), FROV JU Vodňany, č. 92, 27 s.
- Kozubíková, E., Horká, I., 2014. Nemoci, paraziti a komezálové raků. In: Kozák, P., (Ed.), Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp 249–280.
- Lewis, S.D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 511–534.
- Lipták, B., Mrugała, A., Pekárik, L., Mutkovič, A., Gruľa, D., Petrušek, A., Kouba, A., 2016. Expansion of the marbled crayfish in Slovakia: beginning of an invasion in the Danube catchment?. *Journal of Limnology*. DOI: 10.4081/jlimnol.2016.1313.
- Mackevičienė, G., Mickėnienė, L., Burba, A., Maeika, V., 1999. Reproduction of noble crayfish *Astacus astacus* (L.) in semi-intensive culture. *Freshwater Crayfish* 12, 462–470.
- Maguire, I., Lucić, A., Schletterer, M., Sint, D., Erben, R., Füreder, L., 2010. Fecundity of indigenous Stone Crayfish, *Austropotamobius torrentium*, Populations: Implications for crayfish conservation in Austria and Croatia. *Freshwater Crayfish* 17, 103–107.
- Marten, M., Werth, C., Marten, D., 2004. Der marmorkrebs (Cambaridae, Decapoda) in Deutschland-ein weiteres neozoon im einzugsgebiet des Rheins. *Lauterbornia* 50, 17–23.
- Martin, P., 2016. Reproductive Biology Parthenogenesis: Mechanisms, Evolution, and its Relevance to the Role of Marbled Crayfish as Model Organism and Potential Invader. In: Kawai, T., Faulkes, Z., Scholtz, G., (Eds.), *Freshwater Crayfish a Global Overview*. CRC New York, pp. 63–82.
- Martin, P., Kohlmann, K., Scholtz, G., 2007. The parthenogenetic Marmorkrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. *Naturwissenschaften* 94, 843–846.
- Martin, P., Scholtz, G., 2012. A case of intersexuality in the Parthenogenetic marmorkrebs (Decapoda: Astacida: Cambaridae). *Journal of Crustacean Biology* 32(3), 345–350.
- Martin, P., Thonagel, S., Scholtz, G., 2016. The parthenogenetic Marmorkrebs (Malacostraca: Decapoda: Cambaridae) is a triploid organism. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 54(1), 13-21.

- Musseau, C., Boulenger, C., Crivelli, A.J., Lebel, I., Pascal, M., Boulêtreau, S., Santoul, F., 2015. Native European eels as a potential biological control for invasive crayfish. *Freshwater Biology* 60(4), 636–645.
- Nonnis Marzano, F., Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Gibertini, G., 2009. The first record of the marbled crayfish adds further threats to fresh water in Italy. *Aquatic Invasions* 4, 401–404.
- Novitsky, R., A., Son, M., O., 2016. The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montegrina* 5, 44–46.
- Nyström, P., 2002. Ecology. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 192–235.
- Patoka, J., Kalous, L., Kopecký, O., 2015. Imports of ornamental crayfish: the first decade from the Czech Republic's perspective. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416, 4.
- Patoka, J., Petrtýl, M., Kalous, L., 2014. Garden ponds as potential introduction pathway of ornamental crayfish. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 414, 13.
- Pawlos, D., Korzelecka-Orkisz, A., Formicki, K., Durkowski, T., Winnicki, A., 2010. Egg volume and membrane resistance during embryogenesis of the marbled crayfish (*Procambarus* sp.). *Freshwater Crayfish* 17, 239–243.
- Rathke, H., 1829. *Untersuchungen über die Bildung und Entwicklung des Flusskrebsses*. Voss. Leipzig
- Reichenbach, H., 1888. Zur Embryonalentwicklung des Flußkrebsses. *Abh Senckenb Naturforsch Ges* 14, 1–137.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D. M., *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd. Oxford, pp. 152–191.
- Sandeman, R., Sandeman, D., 1991. Stages in the development of the embryo of the fresh-water crayfish *Cherax destructor*. *Developmental Biology* 200, 27–37.
- Savolainen, R., Westman, K., Pursianen, M., 1997. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11, 319–338.

- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., Maier, G., 2005. Ontogeny of the Marmor Krebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology* 303(5), 393–405.
- Scholtz, G., 1995. The attachment of the young in the New Zealand freshwater crayfish *Paranephrops zealandicus* (White, 1847) (Decapoda, Astacida, Parastacidae). *New Zealand Natural Sciences Journal* 22, 81–89.
- Scholtz, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature* 421, 806.
- Schulz, H.K., Smietána, P., Maiwald, T., Oidtmann, B., Schulz, R., 2006. Case studies on the cooccurrence of *Astacus astacus* (L.) and *Orconectes limosus* (Raf.): snapshots of a slow displacement. *Freshwater Crayfish* 15, 212–219.
- Sintoni, S., Fabritius-Vilpoux, K., Harzsch, S., 2007. The Engrailed-expressing secondary head spots in the embryonic crayfish brain: examples for a group of homologous neurons in Crustacea and Hexapoda? *Development Genes Evolution* 217, 791–799.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 467–510.
- Soes, D.M., van Eekelen, R., 2006. Rivierkreeften een opruend probleem? *De Levende Natuur*. 107, 2, 56–59.
- Søndergaard, M., Jeppesen, E., Berg, S., 1997. Pike (*Esox lucius* L.) stocking as a biomanipulation tool 2. effects on lower trophic levels in Lake Lyng. Denmark. *Hydrobiologia* 342, 319–325.
- Stloukal, E., 2009. Recent distribution of non-indigenous (sic) crayfish species in Slovakia. *Folia Faunistica Slovaca* 14, 119–122.
- Stucki, T.P., Romer, J., 2001. Will *Astacus leptodactylus* displace *Astacus astacus* and *Austropotamobius torrentium* in Lake Ägeri, Switzerland? *Aquatic Sciences* 63, 477–489.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990a. Effect of density on brood size in noble crayfish, *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. *Aquaculture and Fisheries Management* 21, 17–23.

- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990b. Reproduction, molting and mortality of female noble crayfish, *Astacus astacus* (L., 1758), from five Norwegian populations subjected to indoor culture conditions (Decapoda, Astacoida). *Crustaceana* 58(2), 113–23.
- Turkmen, G., Karadal, O., 2012. The survey of the imported freshwater decapod species via the ornamental aquarium trade in Turkey. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 11, 2824–2827.
- Veselý, L., Buřič, M., Kouba, A., 2015. Hardy exotics species in temperate zone: can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Scientific Reports* 5, 16340 1–7.
- Vilpoux, K., Sandeman, R., Harzsch, S., 2006. Early embryonic development of the central nervous system in the Australian crayfish and the Marbled crayfish (Marmorkrebs). *Development Genes and Evolution* 216, 209–223.
- Vogt, G., 2002. Functional Anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd. Oxford, pp. 53–151.
- Vogt, G., 2007. Exposure of the eggs to 17 α -methyl testosterone reduced hatching success and growth and elicited teratogenic effects in postembryonic life stages of crayfish. *Aquatic Toxicology* 85(4), 291–296.
- Vogt, G., 2010. Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans. *Biogerontology* 11, 643–669.
- Vogt, G., 2011. Marmorkrebs: Natural crayfish clone as emerging model for various biological disciplines. *Journal of Biosciences* 36(2), 377–382.
- Vogt G, Huber, M., Thiemann, M., van den Boogaart, G., Schmitz, O.J., Schubart, C.D., 2008. Production of different phenotypes from the same genotype in the same environment by developmental variation. *Journal of Experimental Biology* 211, 510–523.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring’s sensory deficiencies. *Journal of Morphology* 262, 566–582.
- Vogt, G., Tolley, L., Scholtz, G., 2004. Life stages and reproductive components of the marmorkrebs (Marbled crayfish), the first parthenogenetic decapod crustacean. *Journal of Morphology* 261, 286–311.
- Westin, L., Gydemo, R., 1986. Influence of light and temperature on reproduction and moulting frequency of the crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture* 52, 43–50.

Zehnder, H., 1934. Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebsees. *Acta zoologica* 15, 261–408.

8. Seznam tabulek, obrázků a příloh

Tabulky:

Tabulka č. 1.....	20
Tabulka č. 2.....	25
Tabulka č. 3.....	25

Přílohy:

Rozdělení způsobů reprodukce dle Martina (2016).....	42–43
--	-------

Fotografie:

Foto 1	44
Foto 2	44
Foto 3	44
Foto 4	45
Foto 5	45
Foto 6	45

9. Přílohy

Rozdělení způsobů reprodukce dle Martina (2016).

I) Sexuální reprodukce:

Hlavními předpoklady jsou meióza, spáření a splynutí samčí a samičí gamety pro vznik zygoty. K páření nedochází pouze ve vzácných případech (samooplození hermafroditů). Sexuální reprodukce má dvě formy.

- 1) Gonochorismus: jedinci mají rozdělené pohlaví – samec, samice.
- 2) Hermafroditismus: jedinec produkuje obě gamety – vlastní samčí i samičí pohlavní buňky. Existují dvě formy hermafroditismu. Při simultánním hermafroditismu v organismu nalezneme současně samčí i samičí gamety. Druhá forma je postupný hermafroditismus. V tomto případě dochází během života ke změnám pohlaví. V závislosti na tom, zda se pohlaví mění ze samičího na samčí nebo naopak, je hermafroditismus nazýván protogynie nebo protoandrie.

II) Asexuální reprodukce:

Reprodukce bez páření. Potomstvo vznikne pouze od jediného jedince.

- 1) Agametická reprodukce: Nový jedinec vznikl ze somatických buněk jednoho z rodičů. Synonymem tohoto pojmu je vegetativní rozmnožování.
 - 1.1 Pučení: jedinci vznikají z rodičovských pupenů.
 - 1.2 Fragmentace: množení z úlomků.
- 2) Partenogeneze*: vývoj nového jedince z neoplozeného vajíčka.
 - a) Trychopartenogeneze: občasný způsob vývinu nového jedince z neoplozeného vajíčka, synonymem je spontánní nebo příležitostná partenogeneze.
 - b) Cyklická partenogeneze: střídání partenogeneze a sexuálního rozmnožování. Tento způsob je také označován jako heterogamie.
 - c) Obligátní partenogeneze: veškeré generace se rozmnožují výhradně partenogeneticky.

2.1 Nekompletní partenogeneze: je nutná přítomnost spermie, ale ve vyvíjejícím se vajíčku nedojde k uplatnění paternálního genomu.

2.1.1 Gynogeneze: přítomnost spermie je nezbytná pro aktivaci vývoje vajíčka, nedochází však ke splynutí gamet.

2.1.2 Hybridogeneze: dochází ke splynutí vajíčka a spermie, geny z obou rodičů se projeví v potomstvu. V další generaci se však uplatní pouze maternální genom, k uplatnění paternálního nedojde.

2.2 Pravá partenogeneze*: přítomnost spermie není nutná pro vývin vajíčka

2.2.1 Deuterotokye: Neoploďné vajíčko se může vyvinout jak do samce, tak do samice. Synonymem je amphitokye.

2.2.2 Arrhenotokye: tento způsob je také nazýván haplodiploidií. Z neoploďného vajíčka se vyvinou haploidní samci. Naopak je tomu při vzniku diploidních samic, ty vznikají ze sexuálního způsobu rozmnožování.

2.2.3 Thelytokye*: v tomto případě dochází k líhnutí celosamičí populace z neoploďných vajíček. Tento jev se označuje pojmem all-female reproduction.

Automixie: probíhá meióza a diploidie je obnovena splynutím vajíčka a polárního tělíska.

Apomixie*: V tomto případě nedochází k prodělání meiózy.

Embryo vzniká z neredukovaného vajíčka pouze mitózou.

* označené termíny jsou způsoby využité při reprodukci raka mramorovaného.

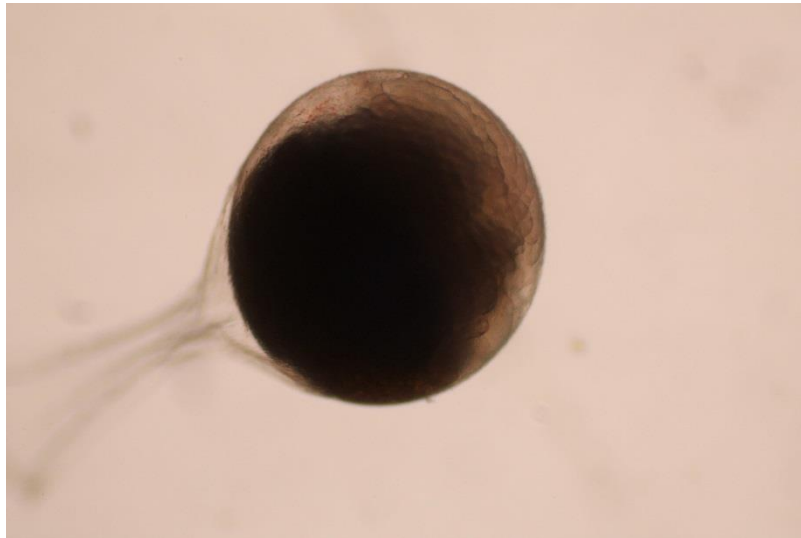


Foto 1: Vajíčko raka mramorovaného, ve kterém je vidět embryo před vylíhnutím (foto M. Fojt, 2015).

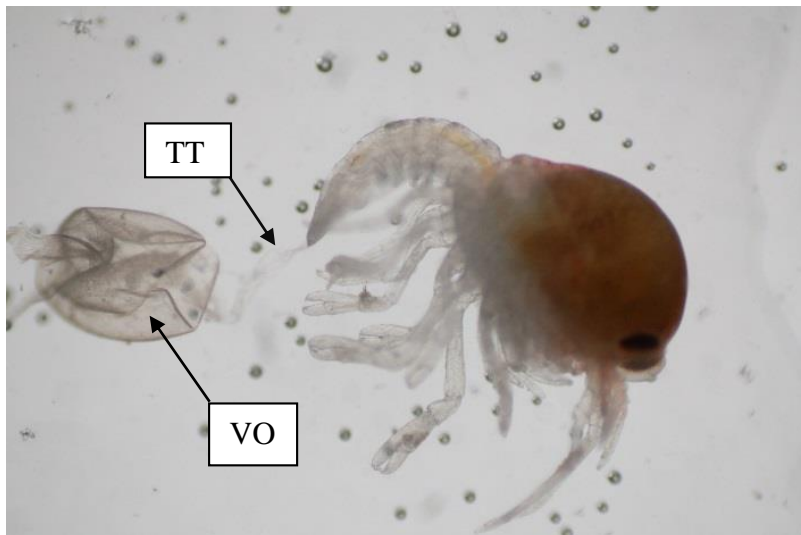


Foto 2: Jedinec v prvním postembryonálním stádiu. Na obrázku je patrné telsonové vlákno (TT) a prázdný vaječný obal (VO) (foto M. Fojt, 2015)



Foto 3: Fotografie zachycuje jedince ve třetím vývojovém stádiu (foto M. Fojt, 2015).



Foto 4: Juvenil v komůrce makroplátu (foto M. Fojt, 2015).



Foto 5: Celkový pohled na makroplát (foto M. Fojt, 2015).



Foto 6: Uložení makroplátů, plastového boxu s kontrolní samicí a plastový box s teploměrem v inkubátoru (foto M. Fojt, 2015).

10. Abstrakt

Cílem této bakalářské práce bylo charakterizovat životní cyklus partenogeneticky se rozmnožujícího raka mramorovaného *Procambarus fallax* f. *viriginalis* se zaměřením na jeho embryonální a postembryonální vývoj v různých teplotách.

V literární části se práce zaměřuje na reprodukční biologii raků, embryonální a postembryonální vývoj raka mramorovaného. Teoretická část taktéž pojednává o reprodukci původních druhů raků a introdukovaných druhů raků na území České republiky.

Praktická část odkazuje na podmínky dodržované při experimentu, změny ve vývoji a zhodnocení vývoje v rozdílných teplotách. V pokusu bylo potvrzeno, že postembryonální stádia raka mramorovaného přežila nízkou teplotu (10°C). Jedinci sice prodělali první postembryonální stádium, ale vyvíjeli se velmi pomalu. V 15 °C se jedinci vyvíjeli bez problémů dál. Doba, kterou trval postembryonální a embryonální vývoj byla sice o málo delší než v nejvyšší teplotě. V teplotě 20 °C se předpokládalo podle dostupné literatury nejvyššího přežití. Ovšem v našem experimentu se tak nestalo. V této teplotě byla úmrtnost nevyšší, tato skutečnost pravděpodobně nebyla způsobena teplotou vody, ale jinými fyzikálně-chemickými parametry používané vody. Přežití bylo nevyšší v 15 °C. Práce dále pojednává, na základě písemně doložených zmínek, o predikci raka mramorovaného v České republice. Zjištěné výsledky mohou odkazovat na schopnost tolerance nízkých teplot u raných vývojových stádií raka mramorovaného v přírodních podmínkách České republiky.

Klíčová slova: rak mramorovaný, nízké teploty, embryonální a postembryonální vývoj, šíření raka mramorovaného, NICS.

11. Abstract

The aim of this bachelor thesis was to characterise the life cycle by parthenogenetic reproduction of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginialis* and to focus on the effects of its life cycle at different temperatures.

The theoretical part of this thesis is focused on the reproductive biology of crayfish, with emphasis on embryonic and postembryonic development of marbled crayfish. It also acquaints us with the reproduction of indigenous crayfish and introduced crayfish species occurring in the territory of the Czech Republic.

The practical part acquaints us with the conditions that need to be adhered during the experiment, changes in embryo development and assessing embryo development at different temperatures. Our experiment confirmed that the postembryonic stages of marbled crayfish were able to survive at low temperature (10 °C). Individuals were able to undergo the first postembryonic stadium at the lower temperature, but they developed slowly. Individuals develop without problems at 15 °C. The duration of postembryonic development was a little bit longer than in warmer temperature. There were expectations that the highest survival rate would be at higher temperatures, but our experiment showed that our predictions were false. Temperature of 20 °C was shown as the lowest survival rate, but we suspect that this poor result wasn't caused by the effect of water temperature, but rather by other physical-chemical water parameters which were not controlled. The highest survival rate of embryos in our experiment was at 15 °C.

This thesis deals with the prediction of survival rates of marbled crayfish in the Czech Republic as written in the scientific literature and the obtained results refer to the ability in hatched individuals of marbled crayfish to tolerate the natural conditions of low temperatures in the Czech Republic.

Key words: Marbled crayfish, low temperatures, embryonic and postembryonic development, prediction of Marbled crayfish, NICS.