

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

Diplomová práce

Interakce nepůvodních druhů koryšů ve vodách ČR: Lovec nebo kořist?

Autor práce: Bc. Kateřina Švagrová

Vedoucí práce: Ing. Miloš Buřič, Ph.D.

Konzultant: Ing. Lukáš Veselý

Studijní program a obor: Zootechnika, rybářství

Forma studia: kombinované

Ročník studia: 2016/2017

Prohlášení autora diplomové práce

Prohlašuji, že svoji bakalářskou práci jsem vypracovala 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 5. 5. 2017

.....

Kateřina Švagrová

Poděkování:

Ráda bych poděkovala svému vedoucímu diplomové práce Ing. Miloši Buřičovi, Ph.D. za zodpovědný a obětavý přístup a také za odborné vedení celé práce. Dále děkuji mému konzultantovi Ing. Lukáši Veselému za cenné rady a za zpracování funkčních odpovědí v programu R. Velké poděkování patří mým rodičům, kteří mě podporovali během celého studia a také mému příteli a babičce, která již bohužel není mezi námi, za psychickou a morální podporu v průběhu studia a především v průběhu psaní diplomové práce.

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

Jméno a příjmení: **Kateřina ŠVAGROVÁ**
Osobní číslo: **V14N010K**
Studijní program: **N4103 Zootechnika**
Studijní obor: **Rybářství**
Název tématu: **Interakce nepůvodních druhů korůšů ve vodách ČR: Lovec
nebo kořist?**
Zadávací katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

Cílem diplomové práce je experimentální sledování interakcí dvou druhů invazních korůšů (*Orconectes limosus*, *Dikerogammarus villosus*), kteří se sympatricky vyskytují ve vodách ČR s potenciálem dalšího rozšiřování areálu výskytu. Sledován bude zejména vliv přítomnosti jednoho druhu na přežití a růst druhého druhu, včetně detekce predace v závislosti na velikosti jedinců a předchozí ne/zkušenosti s intreagujícím druhem. Experiment bude probíhat formou různých variant obsádek invazních druhů ve statických nádržích bez průtoku vody. Dalším cílem bude stanovit predační tlak jednotlivých druhů (+ při vzájemné mezidruhové interakci) na předkládanou kořist o různé denzitě. S přihlédnutím ke scénářům budoucích možných klimatických změn budou tyto parametry evaluovány ve dvou různých teplotách vody. Experiment bude probíhat v malých nádržích s obsádkou predátora/ů a kořisti o různé hustotě, které budou umístěny do termostatických inkubátorů pro přesné udržování teploty. Výsledky budou zpracovány a evaluovány pomocí vhodných statistických postupů. Součástí práce budou rovněž terénní odlovy experimentálních organismů na lokalitách výskytu s popisem lokality a hustoty populace.

Rozsah grafických prací: **dle potřeby**
Rozsah pracovní zprávy: **45-65 stran textu**
Forma zpracování diplomové práce: **tištěná**
Seznam odborné literatury:

Mlíkovský, J., Stýblo, P., 2006. **Nepůvodní druhy flóry a fauny České republiky. Český svaz ochránců přírody, Praha, 496 s.**
Gherardi, F., 2007. **Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats: Profiles, Distribution and Threats (Vol. 2), Springer, 764 s.**
Souty-Groset, C., Holdich, D.M., Noël, P., Reynolds, J.D., Haffner, P., 2006. **Atlas of Crayfish in Europe. Publications Scientifiques du MNHN, Paris, 198 s.**
Rewicz, T., Grabowski, M., MacNeil, C., Bšcela-Spychalska, K., 2014. **The profile of a 'perfect' invader-the case of killer shrimp, Dikerogammarus villosus. Aquatic Invasions 9(3): 267-288 s.**
Devin, S., Piscart, C., Beisel, J.N., Moreteau, J.C., 2004. **Life history traits of the invader Dikerogammarus villosus (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. International Review of Hydrobiology 89(1), 21-34 s.**
+ další dostupné relevantní zdroje

Vedoucí diplomové práce: **Ing. Miloš Buřič, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický
Konzultant diplomové práce: **Ing. Lukáš Veselý**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický
Datum zadání diplomové práce: **12. prosince 2014**
Termín odevzdání diplomové práce: **30. dubna 2016**


prof. Ing. Otomar Linhart, DrSc.
děkan

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
FAKULTA RYBÁŘSTVÍ A OCHRANY VOD
Zátiší 723/II
389 25 Vodňany (2)


doc. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
ředitel

dne

Obsah

1. Úvod	8
2. Literární přehled	10
2.1 Raci v Evropě a v ČR	10
2.2 Rak signální (<i>Pacifastacus leniusculus</i>)	11
2.2.1 Původ raka signálního	12
2.2.2 Historie a současný stav raka signálního v ČR.....	13
2.2.3 Biologie	14
2.2.4 Ekologie	16
2.3 Rak mramorovaný (<i>Procambarus fallax</i> f. <i>virginalis</i>)	17
2.3.1 Původ a rozšíření raka mramorovaného v Evropě.....	17
2.3.2 Rak mramorovaný v České republice	19
2.3.3 Biologie a ekologie	20
2.4 Různonožci v České Republice	21
2.5 Blešivec velkohrbý (<i>Dikerogammarus Villosus</i>)	22
2.5.1 Původ a rozšíření v Evropě	22
2.5.2 Rozšíření v ČR.....	24
2.5.3 Biologie a ekologie	25
2.5.4 Interakce se společenstvem makrozobentosu	26
2.6 Funkční odpověď jako metoda pro evaluaci vztahů mezi organismy	27
3. Materiál a metodika	29
3.1 Experimentální organismy	29
3.2 Odlov a aklimatizace experimentálních organismů.....	29
3.2.1 Blešivec velkohrbý.....	29
3.2.2 Rak signální	30
3.2.3 Rak mramorovaný.....	30
3.3 Experimentální podmínky	31
3.3.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raků	31
3.3.1.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka mramorovaného.....	31
3.3.1.2 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka signálního	32
3.3.2 Blešivec velkohrbý vs. inkubující samice raků	32
3.3.3. Blešivec velkohrbý vs. ráčata	33
3.3.3.1 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka mramorovaného.....	33
3.3.2.3 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka signálního	34
3.3.4. Predace raků na blešivci velkohrbém.....	34
3.3.4.1 Predace raka signálního na blešivci velkohrbém	34
3.3.4.2 Predace raka mramorovaného na blešivci velkohrbém.....	35
3.4 Statistické vyhodnocení	35
4. Výsledky	36
4.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka signálního	36
4.2 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka signálního	37
4.3 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka mramorovaného	37
4.4 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka mramorovaného	38
4.5 Blešivec velkohrbý vs. inkubující samice raků	40
4.6 Predace raků na blešivci velkohrbém	44
5. Diskuze	47

6. Závěr	54
7. Přehled použité literatury.....	56
8. Přílohy	66
9. Abstrakt.....	71
10. Abstract.....	72

1. Úvod

Korýši (Crustacea) tvoří ve vodním prostředí velmi důležitou skupinu živočichů. Mají nezastupitelnou roli v potravních řetězcích a přispívají k druhové rozmanitosti vodních ekosystémů (Grabowski a kol., 2007). V Evropě, potažmo v České republice, se setkáváme s mnoha původními druhy korýšů. Jejich výskyt je však ohrožován odolnějšími a velice adaptabilními nepůvodními druhy. Tyto druhy k nám byly introdukovány několika způsoby. Primární roli v rozšiřování nepůvodních druhů však převážně sehrává lidský faktor, ať už přímo (záměrné či náhodné přemístění a vysazení) nebo nepřímo (změny prostředí, propojování říčních systémů apod.).

V rámci sladkovodních ekosystémů hrají důležitou roli dva řády korýšů, desetinožci a různonožci. V obou řádech jsou zastoupeny jak druhy původní, často i s bioindikačním potenciálem kvality vody, tak druhy nepůvodní vyznačující se značnou agresivitou a invazivitou. Ve své diplomové práci se zabývám nepůvodními druhy z těchto dvou řádů, a to především blešivcem velkohrbým (*Dikerogammarus villosus*) a rakem signálním (*Pacifastacus leniusculus*), kteří za několik desítek let úspěšně osídlili některé vodní toky a nádrže nejen v České republice, ale i v celé Evropě. Dalším druhem, kterým se tato práce zabývá, je rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginialis*), jehož stabilní populace již byly potvrzeny v sousedních zemích v Německu a na Slovensku a jeho výskyt byl nově potvrzen i ve vodách České republiky. Je nebezpečný především tím, že je schopen partenogenetického rozmnožování, kdy jedna samice může založit novou populaci bez přítomnosti samce. K této teorii přispívá i jeho oblíbenost mezi akvaristy, kteří ho kdykoliv mohou, ať už vědomě či nevědomě, vypustit do volných vod.

Jak bylo již výše zmíněno, nepůvodní druhy negativně narušují biodiverzitu původních ekosystémů. Jedním z mnoha faktorů, které ohrožují původní populace, je přímá predace. Ale nejenom přímý predanční tlak je důvodem jejich nebezpečnosti. Nepůvodní druhy ohrožují původní společenstva i nepřímo, konkurencí o prostor, o potravu anebo přenosem nebezpečných onemocnění.

Cílem diplomové práce je především prokázat vysokou agresivitu blešivce velkohrbého a poukázat na to, že tento druh je schopen negativně ovlivnit (přímou predací na raných vývojových stádiích) i velikostně větší bezobratlé (raky) a zároveň posoudit, zda může být i jejich vhodnou potravou. To znamená posoudit hledisko jejich

koexistence ve vodním prostředí, kde se již nyní (rak signální a blešivec velkohrbý) vyskytují, jako je tomu např. v povodí Dunaje. Tyto informace by mohly být přínosné i v případě, pokud by se později blešivec velkohrbý rozšířil i do lokalit s výskytem původních druhů raků (byl lokalizován i v menších přítocích řek a stojatých vodách), kde by mohl negativně ovlivnit přirozené populace naší astakofauny.

V laboratorních podmínkách budou sledovány druhové interakce různých vývojových stádií zmíněných dvou druhů raků (vajíčka, ráčata ve 2. a 3. vývojovém stádiu a subadultní jedinci) s blešivcem velkohrbým za definovaných experimentálních podmínek (prostor, objem vody, densita potravy, teplota, světlo). Výsledek této práce by měl poukázat na nebezpečnost nepůvodních druhů vodních organismů, a to především na nevyzpytatelné a destruktivní chování blešivce velkohrbého, který v České republice stále rozšiřuje svůj areál výskytu.

.

2. Literární přehled

2.1 Raci v Evropě a v ČR

V Evropě se v dnešní době setkáváme s pěti druhy původních raků (některé jsou ovšem považovány za druhové komplexy) z čeledi Astacidae a nejméně s deseti druhy nepůvodních raků (Kouba a kol., 2014). V České republice mezi původní druhy řadíme raky čeledi Astacidae: raka říčního (*Astacus Astacus*), raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*) a raka bahenního (*Astacus leptodactylus*; Štambergová a kol., 2009). Raka bahenního považujeme ale spíše za zdomácnělého, neboť k nám byl introdukován koncem 19. století z Haliče (Lohniský, 1984; Kozák a kol., 2015). Všechny tyto druhy jsou u nás zákonem chráněné. Podle zákona 114/1992 Sb. řadíme raka říčního a raka kamenáče mezi kriticky ohrožené druhy v naší republice. Zdomácnělý rak bahenní patří mezi druhy ohrožené (Kozák a kol., 2015).

V průběhu 19. a 20. století byly do Evropy z různých důvodů (nahrazení račím morem zdecimovaných populací původních druhů, akvakulturní a akvaristické účely) postupně zavlečeny nepůvodní druhy raků z čeledi Astacidae, Cambaridae a Parastacidae (Chucholl a Daudey, 2008; Kozák a kol., 2015). Nepůvodní druhy začínají zhruba trojnásobně převyšovat druhy původní a předpokládá se, že během několika desítek let může dojít k další významné eliminaci původních račích populací (Holdich a kol., 2009; Kouba a kol., 2014). V České republice je prozatím potvrzen výskyt tří nepůvodních druhů raků: raka pruhovaného (*Orconectes limosus*), raka signálního (*Pacifascatus leniusculus*) a raka mramorovaného (*Procambarus fallax f. virginalis*; Kouba a kol., 2014; Patoka a kol., 2016). Je ale více než pravděpodobné, že dojde k dalšímu narušení naší astakofauny v průběhu několika let novými nepůvodními druhy (Patoka a kol., 2014). V úvahu připadá introdukce raka červeného (*Procambarus clarkii*), nebo australského raka ničivého (*Cherax destructor*). Ačkoliv se jedná o teplomilné druhy raků, jsou překvapivě adaptabilní a dokáží snášet podmínky zimního období mírného podnebného pásu (Veselý a kol., 2015). Všechny tyto druhy jsou hojně rozšířenými akvariijními druhy a jejich výskyt se tak může objevit skokově na více lokalitách (Patoka a kol., 2014). Zejména znepokojivý je postupující výskyt raka červeného, který byl monitorován v Německu a v Rakousku a je jen otázkou času, kdy se objeví i ve vodách České republiky (Souty-Grosset a kol., 2006; Štambergová a kol., 2009; Kozák a kol., 2015).

Hlavním problémem u nepůvodních račích druhů je, že jsou mnohem adaptabilnější, aktivnější a agresivnější, než naše původní druhy (Kozák a kol., 2015). Nepůvodní druhy raků (severoamerické) jsou rovněž přenašeči oomycety hnilečka račího (*Aphanomyces astaci*), který způsobuje onemocnění známé jako tzv. račí mor a zároveň jsou proti této nákaze imunní. Pro naše původní raky má toto onemocnění fatální následky. V důsledku dobré a rychlé adaptace na naše podmínky a také na měnící se podmínky prostředí, severoameričtí raci vytlačují naše původní populace raků ze svých přirozených biotopů (Kozubíková a kol., 2008). Legislativní opatření řešící biologické invaze jsou ale nedostatečná a ohrožení původních populací raků ve volné přírodě je stále vyšší (Kozák a kol., 2015).

V současnosti se již začíná řešit otázka interakcí většího množství invazních druhů na jedné lokalitě, což je i případem této práce. Pro účely experimentů byl využit rak signální jako zástupce čeledi Astacidae a rak mramorovaný jako zástupce čeledi Cambaridae. Původně uvažovaný rak pruhovaný nebyl bohužel v průběhu experimentálních prací dostupný.

2.2 Rak signální (*Pacifastacus leniusculus*)

Tab. 1: Systematické zařazení raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) podle Kozáka a kol. (2009).

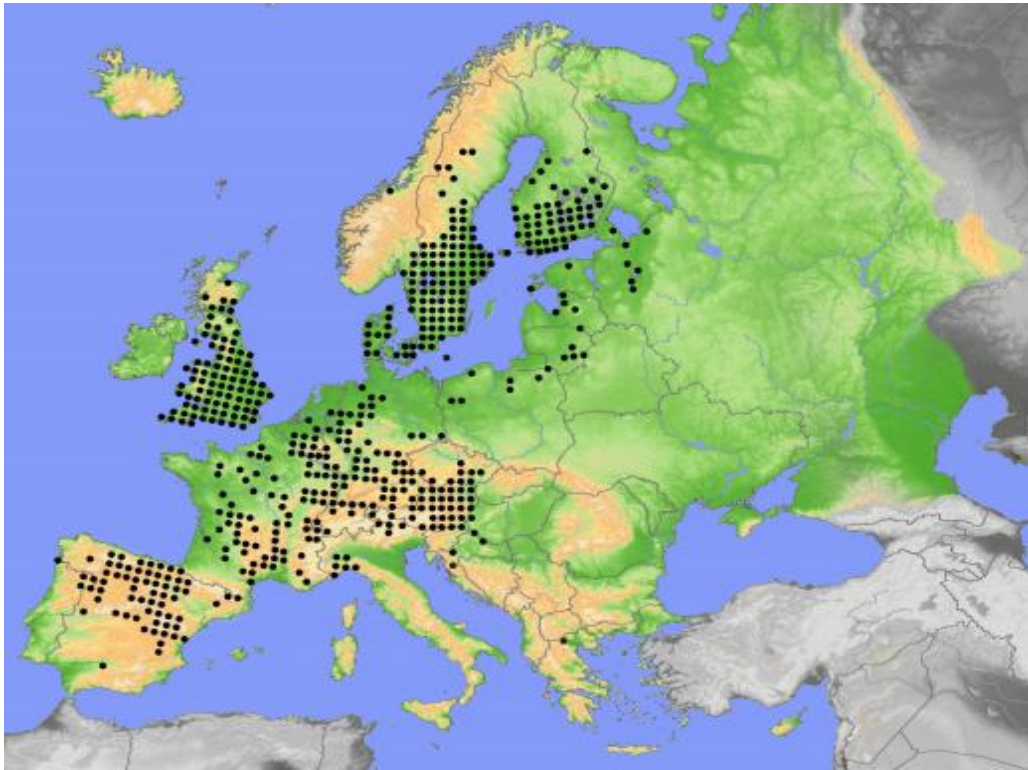
<u>Kmen:</u>	Arthropoda	členovci
<u>Podkmen:</u>	Crustacea	korýši
<u>Třída:</u>	Malacostraca	rakovci
<u>Řád:</u>	Decapoda	desetinožci
<u>Čeleď:</u>	Astacidae	
<u>Podčeleď:</u>	Pacifastacinae	
<u>Rod:</u>	<i>Pacifastacus</i>	
<u>Druh:</u>	<i>Pacifastacus leniusculus</i>	rak signální

2.2.1 Původ raka signálního

Původním biotopem raka signálního jsou chladné vody Severozápadu USA a Jihovýchodu Kanady. Jeho výskyt se vymezuje na řeku Columbia a Puget Sounds ve státě Washington (Kozubíková a kol., 2009). Jeho výskyt je zaznamenán v 6 státech USA, od Washingtonu až po část jižního Utahu a Kalifornie, kam byl uměle vysazen do řeky Sacramento River v roce 1912 (Goldman, 1973). Rak signální obývá habitaty Severní Ameriky od velkých řek a jezer, až po malé říčky a potoky, a je schopen obývat i brakické vody. Tento druh byl kromě introdukcí v rámci USA úspěšně vysazen také v Japonsku a Evropě (Souty-Grosset a kol., 2006).

Ve Švédsku byl poprvé vysazen v roce 1960, aby zde nahradil původní populaci raka říčního, jehož počty byly v Evropě výrazně sníženy invazí račího moru (Štambergová a kol., 2009). Po úspěšném prvním pokusu o vysazení a začlenění raka signálního do evropské astakofauny bylo vysazeno dalších 10 000 juvenilních raků. Raci pocházeli z jezera Tahoe, ležícího na západě USA, a byli vysazeni do 67 přírodních lokalit ve Švédsku. Dnes se jen ve Švédsku nachází okolo 3000 lokalit s výskytem raka signálního (Souty-Grosset a kol., 2006) a udává se, že především díky tomuto nepůvodnímu druhu došlo ve Švédsku až k 95% úbytku původní račí populace (Edsman, 2004).

Postupně se rak signální rozšířil (zejména dalším vysazováním na nové lokality) do volných vod Finska, Rakouska, Francie, České Republiky, Anglie, Belgie, Dánska, Itálie, Litvy, Lotyšska, Lucemburska, Polska, Maďarska, Německa, Nizozemska, Portugalska, Řecka, Skotska, Španělska, Švýcarska, Slovinska a Walesu (obr. 1; Souty-Grosset a kol., 2006; Holdich a kol., 2009). Je ale zřejmé, že jeho expanze bude pokračovat i díky narůstajícím záznamům o jeho výskytu za několik posledních let z Ruska, Chorvatska, Estonska, Slovenska či Kypru (Souty-Grosset a kol., 2006; Kouba a kol., 2014;). Kouba a kol. (2014) uvádí, že rak signální osídlil již téměř 30 teritorií napříč Evropou a je považován za nejrozšířenější nepůvodní druh raka v Evropě.

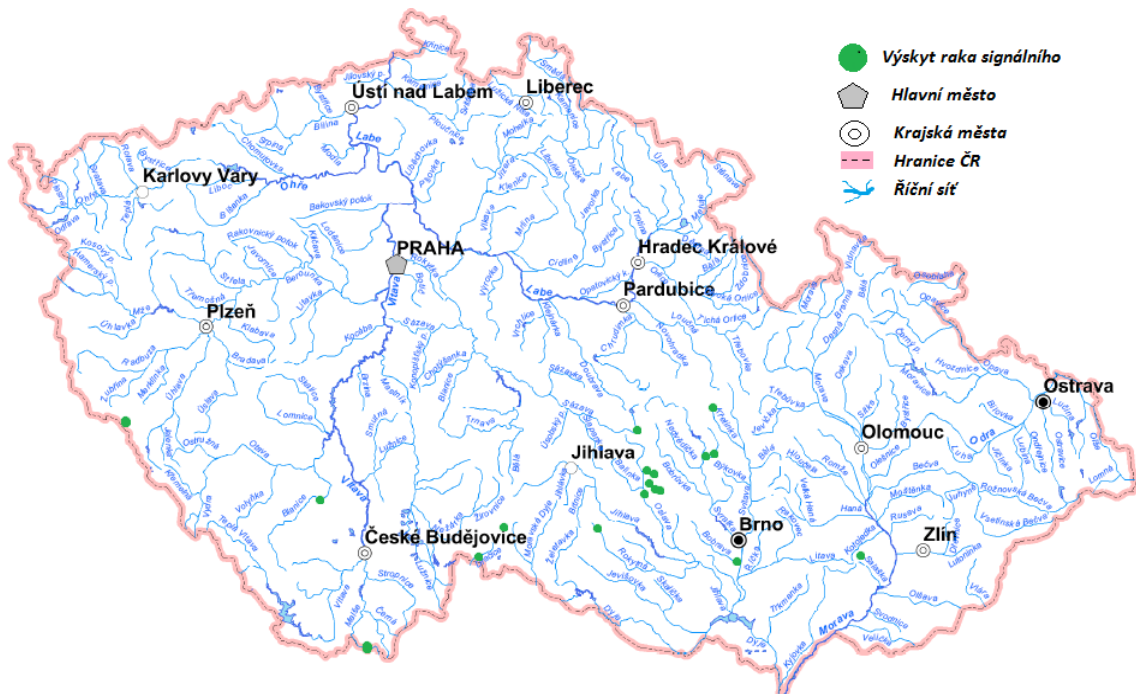


Obr. 1: Mapa rozšíření raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) v evropských zemích (Kouba a kol., 2014).

2.2.2 Historie a současný stav raka signálního v ČR

Po dvaceti letech od prvního vysazení raka signálního v Evropě byl tento rak v roce 1980 poprvé vysazen i do vod tehdejšího Československa. Rybářský svaz vysadil juvenilní raky na čtyřech různých lokalitách. Část ráčat byla vysazena do rybníka Spustík u Křižanova (400 ks), další ráčata putovala do rybníka Skříňka u Velké Bíteše (150 ks) a na slepé rameno řeky Jihlavy u Ivančic (150 ks). Pro zbylou část ráčat (300 ks) se stal domovem nejmenovaný rybník na Třebíčsku. Dohromady bylo vysazeno 1000 ks juvenilních ráčat (Policar a Kozák, 2000). Svoji roli zde sehrála především nevědomost lidí. Mezi lety 1987 až 1990 byl rak signální vysazen do rybníka u obce Chvalatice poblíž Vranova nad Dyjí a na lokalitu poblíž Rosic u Brna, v roce 1998 byl rak signální také vysazen do retenční nádrže Lubná u Kroměříže (Policar a Kozák, 2000). Raci byli následně dál záměrně vysazováni do nových lokalit. Docházelo i k nechtěnému přesazování s rybími obsádkami nebo k přemísťování raků v rámci „záchraných“ akcí obyvatelstva (Filipová a kol., 2006).

V současné době obývá rak signální několik lokalit napříč Českou republikou a jeho výskyt by se dal označit jako nesouvislý (obr. 2). Dalšími potvrzenými lokalitami s výskytem tohoto druhu jsou např. potok Staviště ve Žďáře nad Sázavou, rybník Olešnička poblíž Štěpánova nad Svatkou, rybník Nový u obce Čáslavice či potok Bobrava na jižní Moravě (Štambergová a kol., 2009; Kouba a kol., 2013). Ve východních Čechách se tento druh vyskytuje v rybnících Rybářství Litomyšl (Filipová a kol., 2006). Výskyt raka signálního není znám pouze z lokalit jižní Moravy a Vysočiny, ale byly potvrzeny i lokality výskytu v západních Čechách. Na Domažlicku se jedná o potok Kouba u obce Sruby. V jižních Čechách byl jeho výskyt potvrzen na horním toku řeky Malše, která zde odděluje Českou Republiku a Rakousko (Jurek, 2014) a v řece Blanici ve Vodňanech (Štambergová a kol., 2009).



Obr. 2 : Mapa České republiky s výskytem raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*; upraveno podle Jurek (2014)).

2.2.3 Biologie

Jedná se o poměrně velký druh raka. Dospělí samci mohou za vhodných podmínek dorůst celkové délky 16 – 18 cm (bez klepet). Samice jsou o něco menší a dosahují maximální velikosti okolo 12 cm. Váha se u dospělého jedince může pohybovat až okolo 250 g. Je to dlouhověký druh dožívající se až 20 let (Souty-Grosset a kol., 2006).

Zbarvení raka signálního je z části dáno prostředím, ve kterém žije. Zpravidla se setkáváme s hnědým až tmavohnědým zbarvením. Mohou se však vyskytovat i modrohnědé nebo červenohnědé odstíny. Klepeta jsou robustní a hladká. Spodní strana klepet je vždy červená, načervenalá nebo červenohnědá. Důležitým determinačním znakem je bílá nebo modrobílá skvrna na horní straně kloubu klepet, která je dobře zřetelná na obrázku 3. U juvenilních stádií ovšem skvrna nemusí být plně vyvinutá. Z toho důvodu jsou hlavním determinačním znakem dva páry postorbitálních lišt a hladká hlavohruď. Rostrum je středně dlouhé a na jeho bocích se nachází ostré trny (Kozák a kol., 2009).



Obr. 3: Rak signální *Pacifastacus leniusculus*; foto: Lukáš Jurek.

Rak signální pohlavně dozrává ve 2 – 3 letech, samec dozrává dříve než samice. K páření a kladení vajíček dochází většinou v průběhu října. Pleopodální plodnost se pohybuje v rozmezí 200 – 400 ks vajíček, výjimečně počet vajíček přesáhne 500 ks. Ráčata se v našich podmínkách líhnou od poloviny května do poloviny června (Souty-Grosset a kol., 2006; Kozák a kol., 2015). Vylíhlá ráčata jsou plně závislá na matce. Přibližně po týdnu dochází k prvnímu svlékání do II. vývojového stádia, které se osamostatňuje a začíná shánět potravu. Ve III. stádiu už jsou ráčata podobná dospělci, zcela samostatná a mají velikost 12 mm (Kozák a kol., 2015).

2.2.4 Ekologie

Způsobem života je rak signální nejbliže rakovi říčnímu, ovšem je mnohem odolnější k vnějším podmínkám prostředí. Obývá tekoucí i stojaté vody a dokáže přežít i v brakické vodě. Je schopen snášet větší teplotní rozmezí cca na úrovni od 5°C do 30°C (Štambergová a kol., 2009). Teplota vody nad 33 °C je již pro raka signálního letální (Rutledge a Pitchard, 1981).

Raku signálnímu obecně nevyhovuje nižší pH vody (Souty-Grosset a kol., 2006). Svobodová a kol. (1987) udává, že tento druh raka nepřežívá ve vodě s dlouhodobě nižším pH než 6,5. Stejně jako rak říční má vyšší nároky na obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě (Goldman, 1973), ale oproti němu je mnohem aktivnější, agresivnější a přežívá i v biotopu se zabahněným dnem (Hager, 1996). Dále rak signální vykazuje výrazně vyšší noční i denní aktivitu než rak říční, která vzrůstá se zvyšující se teplotou vody (Lozan, 2000; Kozák a kol., 2015). Poproudové i protiproudové migrační schopnosti u raka signálního se uvádějí v řádu kilometrů za rok. Pokud se vyskytnou migrační překážky na toku, je schopen krátkodobě migrovat i po souši (Banha a Anastácio, 2014).

Rak signální je, jako všichni ostatní raci, všežravec. Spektrum jeho potravy se mění v závislosti na věku raka a na potravních příležitostech (Kozák a kol., 2015). Raná věková stadia preferují potravu v podobě drobných vodních bezobratlých a řas. Dospělí jedinci se soustřeďují spíše na vyšší rostliny a detrit. Živí se však i vodním hmyzem, jinými bezobratlými, jikrami a plůdkem ryb, vývojovými stádii obojživelníků i uhynulými živočichy. Díky široké potravní základně a agresivnímu chování může působit negativně vodní ekosystémy (Peay a kol., 2009; Kozák a kol., 2015).

2.3 Rak mramorovaný (*Procambarus fallax f. virginalis*)

Tab. 2 : Systematické zařazení raka mramorovaného (*Procambarus fallax f. virginalis*) podle Kozáka a kol. (2009).

<u>Kmen:</u>	Arthropoda	členovci
<u>Podkmen:</u>	Crustacea	korýši
<u>Třída:</u>	Malacostraca	rakovci
<u>Řád:</u>	Decapoda	desetinožci
<u>Čeleď:</u>	Cambaridae	
<u>Rod:</u>	<i>Procambarus</i>	
<u>Druh:</u>	<i>Procambarus fallax</i>	rak mramorovaný
<u>Poddruh:</u>	<i>Procambarus fallax f. virginalis</i>	

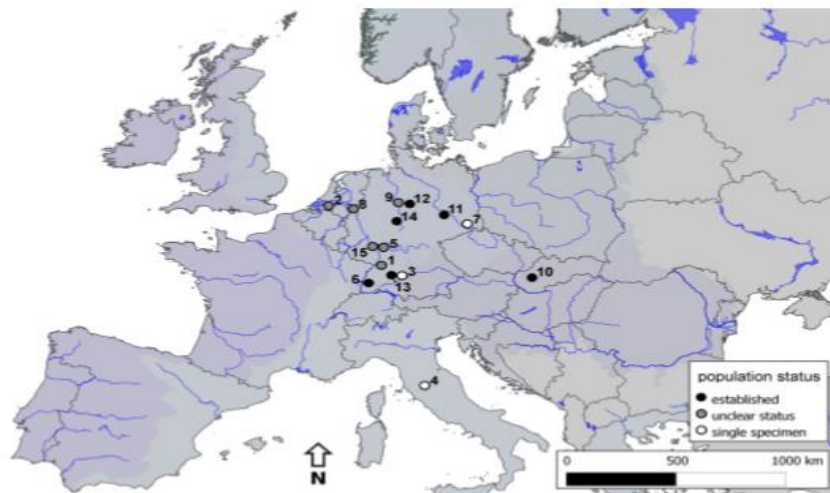
2.3.1 Původ a rozšíření raka mramorovaného v Evropě

Rak mramorovaný byl dlouho záhadným druhem rodu *Procambarus*, u něhož nebyl známý ani jeho původ, ani areál původního rozšíření. Na základě přímého porovnání externí morfologie a sekvencí dvou mitochondriálních genů se dvěma druhy raků, *Procambarus alleni* a *Procambarus fallax*, bylo ale potvrzeno, že se jedná o partenogenetickou formu raka *P. fallax* (Martin a kol., 2010). Původním areálem rozšíření tohoto druhu jsou vody Severní Ameriky konkrétně státy Georgia a Florida (Chucholl a Pfeiffer 2010; Martin a kol., 2010). Rak mramorovaný je triploidním „potomkem“ normálně (pohlavně) se rozmnožujícího raka *P. fallax* a je formou od něho reprodukčně separovanou (Vogt a kol., 2015). Rak mramorovaný s největší pravděpodobností vznikl náhodnou autopolyloidizací u jediného předchůdce, tzn. všechny jeho exempláře mají jednotný původ a jsou geneticky identičtí (Vogt a kol., 2015). Jedinou zásadní změnou oproti *P. fallax* je vyšší plodnost a zejména výskyt výhradně pouze samic, které se množí apomiktickou partenogenezí, tj. samy plodí identické potomky (Martin a kol., 2010). Díky tomu se rak mramorovaný v současnosti považuje za nový vysoce kvalitní modelový organismus pro výzkum, stejně jako za nebezpečný invazní druh sladkovodních ekosystémů (Vogt a kol., 2015).

V Evropě byl rak mramorovaný poprvé zaznamenán v roce 1990 v akvaristických řetězcích v Německu. Tito raci byli chováni především pro svoje typické „mramorované zbarvení a nenáročnost chovu“. Jejich oblíbenost a snadná reprodukce v akvariálních chovech i v domácích akváriích pravděpodobně vedla

k vypuštění několika jedinců do volné přírody (Chucholl a kol., 2012). Přestože tento rak patří spíše mezi teplomilné druhy raků, byl jeho výskyt potvrzen na území Evropy. V listopadu roku 2003 byl nalezen jedinec o délce 1 cm v zatopeném štěrkovém lomu na jihozápadě Německa, v blízkosti Karlsruhe, jen 1 km od řeky Rýn. Opakované průzkumy v této lokalitě ale nepřinesly žádný další nález tohoto druhu (Marten a kol., 2004). Soes a van Eekelen (2006) zato potvrdili výskyt tohoto druhu v Holandsku v roce 2004, kde byl rak odchycen při migraci po souši mezi kanály. O čtyři roky později byl v Bavorsku náhodou odchycen jedinec při odchytu ryb elektrickým agregátem (Chucholl a kol., 2012). Téhož roku byl jeho výskyt potvrzen i v Itálii v oblasti Toskánska (Marzano a kol., 2009). V roce 2009 bylo v německém jezeře Moosweiher odchyceno 56 jedinců, kteří signalizovali první zaznamenanou skutečně stabilní populaci (Chucholl a Pfeiffer, 2010). Mezi lety 2009 až 2011 byl ještě několikrát potvrzen jeho výskyt v Německu a většinou se jednalo o celé stabilní populace. Mimo Evropu byla přítomnost raka mramorovaného potvrzena na Madagaskaru, kde výrazně ohrožuje místní unikátní biodiverzitu, a také v některých částech Japonska (Jones a kol., 2009, Chucholl a kol., 2012).

Do roku 2010 byly stabilní populace v Evropě známy pouze z Německa, ale zprávy o dalším šíření se objevují od roku 2010 z různých míst Evropy např. na Slovensku (Jansky a Mutkovic, 2010; Lipták a kol., 2016), ve Švédsku (Kouba a kol., 2014) nebo na Ukrajině (Nowitzky a Son, 2016). Bohužel počet populací raka mramorovaného v Evropě neustále roste, představu o situaci představuje mapa na obrázku 4 (Kouba a kol., 2014), která již ale nezahrnuje recentně zjištěné a výše zmíněné nálezy. Rozšíření tohoto druhu v Evropě je dále znázorněno v příloze 1.



Obr. 4 : Mapa výskytu raka mramorovaného (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) v Evropě (Chucholl a kol., 2012).

2.3.2 Rak mramorovaný v České republice

V České republice se kromě původních račích druhů setkáváme i s druhy nepůvodními, které rozdělujeme na dvě skupiny tzv. Old NICS „Old non-indigenous crayfish species“ a New NICS „New non-indigenous crayfish species“. Celkem jsou v České republice potvrzeny dva druhy tzv. old NICS. Raka mramorovaného řadíme do tzv. new NICS, kteří byli do Evropy introdukováni až po roce 1980 (Holdich a kol., 2009). Výskyt toho druhu v České republice byl potvrzen na zatopené výsypce Bílina v Praze, kde pravděpodobně došlo k vypuštění jedinců z akvarijních chovů (Patoka a kol., 2016). Kvůli výskytu stabilních populací v sousedních zemích v Německu a na Slovensku lze předpokládat jeho další rozšíření přirozenou migrací i dalším vysazením z akvarijních chovů (Lipták a kol., 2016). Rak mramorovaný je běžně dostupným druhem v akvaristických řetězcích a u maloobchodníků v Německu i v ČR (Chucholl a kol., 2012; Patoka a kol., 2014), kde se cena jedince pohybuje na úrovni od 20 do 100 Kč. V dnešní době je rak mramorovaný v Evropě také populární potravou pro okrasné želvy (Chucholl a kol., 2012).

2.3.3 Biologie a ekologie

Rak mramorovaný je středně velkým druhem, který dosahuje délky maximálně 10 – 12 cm (Vogt, 2008). Jeho životní cyklus je oproti našim původním druhům velmi rychlý. Vyznačuje se rychlým růstem s brzkou pohlavní zralostí a je schopen se rozmnožovat každých 8 týdnů, přičemž pleopodální plodnost se pohybuje obvykle okolo 120 ks vajíček, ale může dosáhnout i více než 400 ks vajíček. K líhnutí dochází po 22 – 42 dnech (Marten a kol., 2004; Vogt, 2008). Hlavní výhodou tohoto druhu je, že se rozmnožuje partenogeneticky, tj. bez přítomnosti samce. Veškeré potomstvo pak ponese pouze genetickou informaci matky a je geneticky identické. Nebezpečnost tohoto způsobu rozmnožování tkví hlavně v tom, že pouhý jeden jedinec může založit novou populaci (Martin a kol., 2007).

Stejně jako ostatní druhy rodu *Procambarus* je schopen přežít v širokém rozmezí teplot od 8 do 30 °C, přičemž optimální teplota se pohybuje mezi 18 – 25 °C. Souty-Grosset a kol. (2006) také uvádí, že jsou schopni v evropských podmínkách přežít zimu v zamrzlých rybnících. Optimální teplota pro rozmnožování je o něco vyšší, než průměrná teplota vod v evropských podmínkách a to 20 – 25 °C. Z tohoto důvodu preferuje spíše stojaté mělké vody, které se v letních měsících poměrně rychle prohřívají (Chucholl a Pfeiffer, 2010). Odchycen byl jak v tekoucích, tak ve stojatých sladkých vodách, ale stabilní populace tohoto druhu byly v Evropě zaznamenány pouze ve vodách stojatých. Během celého roku se pohybuje výhradně ve vodním prostředí, ale při extrémních podmínkách je schopen hloubit jednoduché nory, ve kterých nevhodné podmínky přečká (Dorn a Violin, 2009). Je znám také tím, že dokáže krátkodobě migrovat po souši, což mu jen dodává na nebezpečnosti (Soes a van Eekelen, 2006).

Tento druh získal své jméno díky typickému světlému „mramorovanému“ zbarvení na hnědém – šedohnědém nebo olivovém podkladu (obr. 5). Mezi další determinální znaky patří hladký krunýř s drobnými výstupky po bocích, jeden pár postorbitálních lišt a trojúhelníkovité rostrum (Souty - Grosset a kol., 2006).

Jako všechny ostatní druhy raků je i tento druh omnivor. Živí se jak rostlinnou, tak živočišnou potravou. Potrava se skládá především z řas, z částí vyšších rostlin, zooplanktonu, zobentosu a detritu (Kawai a kol., 2009). Kawai a kol. (2009) dále uvádí, že u deseti adultních jedinců tohoto druhu, kteří byli odchyceni na Madagaskaru, byla potvrzena v zažívacím traktu převážně rostlinná složka.

Rak mramorovaný představuje vážnou hrozbu pro naše původní račí populace, a to především díky rychlému růstu, zvýšené denní i noční aktivitě, partenogenetickému rozmnožování a schopnosti přenášet račí mor (Chucholl a kol., 2012).



Obr. 5: Rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginallis*; foto: Lukáš Jurek).

2.4 Různonožci v České Republice

Různonožci (Amphipoda) mají v přírodě nezastupitelnou roli. Setkáváme se s nimi ve všech typech vod od tekoucích a stojatých až po mořské nebo podzemní. V ekosystému zastávají důležitou úlohu především v potravním řetězci (Grabowski a kol., 2007).

V České republice se prozatím setkáváme s 6 druhy původních blešivců, mezi které řadíme blešivce potočního (*Gammarus fossarum*), který je našim nejběžnějším druhem. Dále pak blešivce karpatského (*Niphargus tatrensis*), blešivce Arndtova (*Niphargellus arndti*), blešivce studničního (*Niphargus aquilex*) a (*Crangonyx subterraneus*). Za původní druh teoreticky můžeme považovat i blešivce obecného (*Gammarus pulex*) v západní části naší republiky (Berezina a Ďuriš, 2008).

Velkými konkurenty našich blešivců jsou však invazivní druhy, které prostřednictvím potravní a prostorové kompetice nebo přímé predace, negativně ovlivňují biologickou rozmanitost ve vodním prostředí (Dick a kol., 2013).

Mezi invazivní druhy na našem území řadíme blešivce velkohrbého (*Dikerogammarus villosus*), blešivce hřebenatého (*Gammarus roeselii*) a blešivce trubkovitého (*Chelicorophium curvispinum*; Bacela-Spychalska a Van Der Velde, 2013).

2.5 Blešivec velkohrbý (*Dikerogammarus Villosus*)

Tab. 3 : Systematické zařazení blešivce velkohrbého (*Dikerogammarus villosus*; upraveno podle Rewicze a kol. (2014)).

<u>Kmen:</u>	Arthropoda	členovci
<u>Podkmen:</u>	Crustacea	korýši
<u>Třída:</u>	Malacostraca	rakovci
<u>Řád:</u>	Amphipoda	různonožci
<u>Čeleď:</u>	Gammaridae	blešivcovití
<u>Druh:</u>	<i>Dikerogammarus villosus</i>	blešivec velkohrbý

2.5.1 Původ a rozšíření v Evropě

Blešivec velkohrbý (*Dikerogammarus villosus*) je původním druhem pontokaspické oblasti, konkrétně na pobřežních oblastech Kaspického, Černého a Azovského moře. Zde obývá brakické vody, zátoky a dolní ústí řek. Za posledních 22 let se však značně rozšířil i do evropských vnitrozemských vod (obr. 6; Rewicz a kol., 2014).

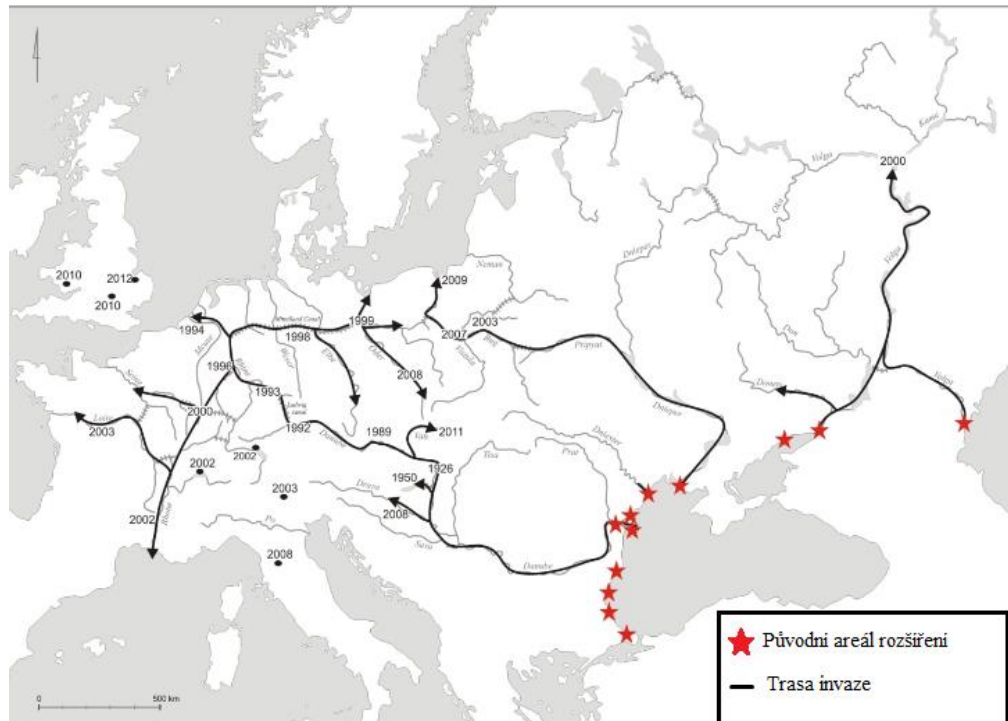
Jazdżewski a kol. (2005) nebo Bij de Vaate a kol. (2002) popisují jeho introdukci do Evropy především třemi hlavními plavebními kanály, které jsou znázorněny na obrázku 6. Jižním kanálem Mohan-Dunaj, který propojuje Černé moře se Severním mořem přes řeky Rýn, Mohan a Dunaj. Druhý kanál je nazýván centrální kanál a slouží jako spojka Baltského moře s Černým mořem přes řeky Vislu, Bug, Pripjat' a Dněpr. Třetím kanálem je Volžsko-Baltský kanál, který spojuje řeku Volhu a Něvu s Baltským mořem (Bij the Vaate a kol., 2002; Rewicz a kol., 2014).

Dále ale pokračuje propojování říčních systémů. V roce 1992 byla dokončena výstavba plavebního kanálu Ludwig, který spojuje Dunaj a Mohan v Dolním Bavorsku s Rýnem a Černým mořem (Eckoldt, 1998). O další dva roky později už byl zaznamenán hojný výskyt blešivce velkohrbého v dolním Rýnu (Bavorsko) a v horním Rýnu (Nizozemsko; Bij de Vaate a kol., 2002). V roce 1996 se pak blešivec velkohrbý

rozšířil i do francouzských řek Mázy a Saôny (Devin a kol., 2001). V roce 1999 tvořil v řece Máze již 25 – 55 % všech zástupců čeledi Gammaridae (Devin a kol., 2001). O rok později ve Francii kolonizoval i řeky Sein a Loiru.

Invaze plavebními kanály pokračovala dále. Jeho výskyt byl potvrzen i v Polsku, v celém úseku řeky Odry a řeky Bug (Konopacka, 2004; Grabowski a kol. 2007), v Belgii (Bollache a kol., 2004), Rakousku, Švýcarsku (Bij de Vaate, 2003), Maďarsku (Musko, 1993) a Slovensku (Bollache a kol., 2004). Z Rýna se pravděpodobně dostal přes Středoněmecký průplav i do Labe a následně do řeky Vltavy (Berezina a Ďuriš, 2008). Kromě řek obývá i některá velká jezera. Byl zaznamenán ve dvanácti alpských jezerech v Itálii (Casellato a kol., 2014), Francii (Devin a kol., 2001), Německu, Nizozemsku, Švýcarsku a Rakousku (Rewicz a kol., 2014). Jeho výskyt byl také zaznamenán v roce 2010 ve Velké Británii v řece Great Ouse (Gallardo a kol., 2012).

V dnešní době se výskyt tohoto invazivního druhu vymezuje prozatím na Evropu. Rychlost jeho migrace je překvapivě rychlá a dá se předpokládat, že se jeho počty v Evropě budou stále zvyšovat (Boets a kol., 2014). Díky lodní dopravě je pravděpodobné i jeho rozšíření do Severní Ameriky (Dick a kol., 2002).



Obr. 6: Areál rozšíření blešivce velkohrbého (*Dikerogammarus villosus*) v Evropě (upraveno podle Rewicze a kol. 2014).

2.5.2 Rozšíření v ČR

Výskyt blešivce velkohrbého byl v České republice poprvé zaznamenán v roce 2003 na dolním toku řeky Labe v úseku 40 km mezi Hřenskem, Loubím a Střekovem. O dva roky později byl výskyt potvrzen na Labi u obce Kly na Mělnicku cca. 105 km proti proudu od státní hranice s Německem (Špaček a kol., 2003), pouhých 5 km od soutoku Vltavy s Labem. Ve Vltavě byl jeho výskyt potvrzen v roce 2008 (obr. 7), kdy byla poblíž Karlova mostu a Mánesova mostu v Praze prokázána průměrná hustota 214 – 247 jedinců na m² (Berezina a Ďuriš, 2008). Dynamika invaze tohoto druhu blešivce je velmi rychlá a může dosahovat postupu až 30 – 40 km za rok (Josens a kol., 2005). Jeho šíření v rámci hlavního toku Labe stále pokračuje a v několika letech se očekává rapidní nárůst jeho stabilních populací (Řezníčková a kol., 2011).



Obr. 7 : Rozšiřování blešivce velkohrbého (*Dikerogammarus villosus*) po řece Labi (Berezina a Ďuriš, 2008).

2.5.3 Biologie a ekologie

Blešivec velkohrbý roste a pohlavně dozrává rychleji než původní druhy různonožců. Nejen díky této vlastnosti můžeme tento druh zařadit k nejlépe kolonizujícím nepůvodním druhům. Průměrně se dožívá 1,5 – 2 let. Velikost dospělých jedinců se pohybuje mezi 18 mm (samice) a 22 mm (samci). Dospělý jedinec je zobrazen na obrázku 8. Vyznačuje se brzkou pohlavní zralostí, která nastává někdy mezi 33. – 60. dnem života (Füreder a Pöckl, 2007). Devín a kol. (2004) uvádí, že samice dosahovaly pohlavní zralosti už při délce okolo 6 mm. Reprodukce probíhá po celý rok mimo říjen, listopad a prosinec, kdy dochází k tzv. reprodukčnímu odpočinku. U samic je běžná snůška 50 – 60 vajíček (max. 194 vajíček) inkubovaných v „plodové komůrce“ samic. Juvenilní jedinci dosahují při líhnutí délky přibližně 1,5 mm (Pöckl, 2007).

Blešivec velkohrbý je považován za nejinvazivnějšího a nejagresivnějšího predátora mezi blešivci a je řazen mezi 100 nejobávanějších invazních druhů v Evropě (DAISIE, 2016). Spektrum jeho kořisti je široké. Živí se makrozobntosem (larvy vážek, larvy jepic, pijavice, jiní blešivci), juvenilními stádii a jikrami ryb nebo juvenilními raky. Potravní nároky však nejsou jediným důvodem jeho agresivních útoků na ostatní živočichy. Blešivec velkohrbý zraňuje a zabíjí ostatní živočichy, aniž by je následně nutně musel zkonzumovat (Rewicz a kol., 2014).

Místem jeho výskytu jsou většinou pomalu tekoucí řeky, kde osidluje jak litorální, tak hlubší části toku. Ukryvá se mezi kameny a pod ponořeným substrátem (Schönborn a Risse-Buhl, 2013). Devín a kol. (2003) uvádí jeho výskyt ve šterkovém i bahnitém dně a v ponořených kořenech makrovegetace, kde se zdržují především mladí jedinci. Často se vyskytuje i ve stojatých vodách v blízkosti osídlených řek popř. i v menších přítocích (Mlíkovský a Stýblo, 2006).

Blešivec velkohrbý je odolným velmi adaptabilním druhem, který snáší různé teplotní podmínky, zvýšenou salinitu a snížený obsah kyslíku. Přežívá v rozmezí teplot od 0 – 30 °C (optimum 20 – 23 °C), přičemž teplota nad 35°C je pro něj letální (Devín a Beisel, 2006). Toleruje salinitu vody vyšší jak 12 ‰ (optimum 0 - 10‰). Jako letální hodnota je uváděna salinita vody vyšší než 25 ‰ (Brujjs a kol., 2001). Obecně preferuje vyšší obsah kyslíku ve vodním prostředí, ale oproti původním druhům Gammaridae je mnohem více tolerantní ke snížené saturaci kyslíkem (Boets a kol., 2010).



Obr. 8 : Blešivec velkohrbý (*Dikerogammarus villosus*; foto: Lukáš Jurek).

2.5.4 Interakce se společenstvem makrozobentosu

Blešivec velkohrbý je pro svoji vysokou agresivitu v anglické literatuře označován jako „killer shrimp“ či „killer machine“. Jeho agresivita, odolnost, rychlý životní cyklus, vysoká plodnost a dobré růstové schopnosti jsou hlavními faktory, díky kterým negativně ovlivňuje přirozená společenstva makrozoobentosu. Silně konkuruje nejen původním druhům různonožců, ale i ostatním vodním bezobratlým. Vytlačuje původní druhy makrozoobentosu z jejich přirozeného prostředí a to především přímým predančním tlakem. Často svou kořist pouze usmrtí, aniž by ji přijmul jako potravu. Pro svoji velikost nemá v přírodě tolik přirozených predátorů, jako ostatní druhy blešivců. I tento fakt přispívá k jeho dominantnímu postavení ve vodním ekosystému (Dick a Platvoet, 2000; Mlíkovský a Stýblo, 2006).

Kromě přímých predančních vlivů na ostatní korýše je také přenašečem mikrospor parazitické houby *Cucumispora dikerogammari*, která způsobuje vážné onemocnění korýšů. Bylo prokázáno, že i původní evropští korýši jsou k tomuto onemocnění citliví (Bacela-Spychalska a kol., 2012). I to může napomáhat jeho rychlejšímu šíření.

V podmínkách evropských řek lze také předpokládat vzájemné interakce blešivce velkohrbého s nepůvodními druhy raků. Například v povodí Labe se vyskytuje společně s rakem pruhovaným, v povodí Dunaje se potom může setkat s rakem signálním, rakem pruhovaným (Kouba a kol., 2014) a v nedaleké budoucnosti i s rakem mramorovaným, který se již vyskytuje na přítoku Dunaje - řece Nitře a nově také v České republice (Lipták a kol., 2016). Tyto druhy raků silně ohrožují naše původní populace, ale zároveň obývají podobné říční habitaty jako blešivec velkohrbý. Je tedy velice pravděpodobné, že dochází ke vzájemné interakci mezi těmito druhy. Již bylo prokázáno, že mezi rakem pruhovaným a blešivcem velkohrbým může docházet k reciproční predaci a omezování úspěšnosti raných vývojových stádií raka pruhovaného v závislosti na množství potravy, a vývojovém stádiu jedinců (Buřič a kol., 2009).

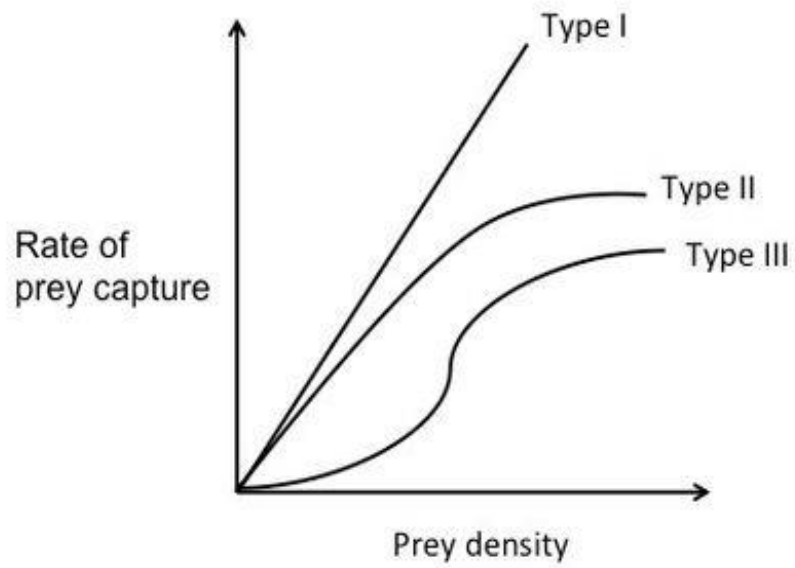
2.6 Funkční odpověď jako metoda pro evaluaci vztahů mezi organismy

Funkční odpověď je široce používaným modelem pro ekologické hodnocení příjmu potravy v závislosti na hustotě potravy v daném ekotopu. Funkční odpověď bezobratlého predátora na hustotu kořisti se skládá ze čtyř bodů. Prvním bodem je rychlost úspěšného hledání kořisti, druhým bodem je doba, po kterou se predátor vyskytuje v přítomnosti kořisti, třetím bodem je doba strávená zpracováním každé jednotlivé kořisti a posledním bodem je nasycení predátora (Holling, 1965). Podle Hollinga (1959) rozlišujeme 3 typy funkčních odpovědí. Pro náš experiment byla využita funkční odpověď typu II, která je názorně zobrazena na obrázku 9.

Ve funkční odpovědi typu II roste počet lovené kořisti s hustou populací až do určité míry, kdy už zůstává množství ulovené kořisti stálé. Nárůst spotřeby kořisti tudíž není lineární, ale je asymptotický.

Čím je populační hustota kořisti větší, tím je pro predátora snažší kořist najít. Ale doba zpracování kořisti zůstává pořád stejně dlouhá pro každou jednotlivou kořist, takže pokud má predátor k dispozici více kořisti, tak zpracování kořisti zabírá predátorovi stále více času. Z toho vyplývá, že při velkém počtu kořisti tráví predátor téměř veškerý čas jejím zpracováním. Dosažené maximum spotřeby je tedy určováno maximálním množstvím časových úseků využitých na zpracování kořisti, která se

započítává do celkové doby, kterou má predátor k dispozici. Dlouhá doba zpracování kořisti tak vede ke snížení dosaženého maxima ve spotřebě kořisti.



Obr. 9: Znárodnění křivek funkčních odpovědí (Staddon, 1983).

3. Materiál a metodika

3.1 Experimentální organismy

V průběhu řešení diplomové práce byli použiti dospělí jedinci blešivce velkohrbého (*Dikerogammarus villosus*) a různá vývojová stádia raka mramorovaného (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) a raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*). Experimentální práce měla za cíl zjistit vzájemné druhové interakce invazních druhů na různých úrovních. Konkrétně se jednalo o schopnost a míru predace blešivce velkohrbého na vajíčkách a juvenilních stádiích raků, ale zároveň o predaci adultních a subadultních raků na dospělých blešivce velkohrbého. Zvolené modelové druhy zastupují dvě skupiny invazních organismů s výskytem na území ČR. U raků se jedná o zástupce dvou čeledí, a to čeledi Cambaridae a Astacidae. Ty se mimo jiné liší velikostí kladených vajíček a velikostí prvních vývojových stádií ráčat, která byla použita v experimentech.

3.2 Odlov a aklimatizace experimentálních organismů

3.2.1 Blešivec velkohrbý

Odlov blešivce velkohrbého proběhl dne 15. 4. 2015 na řece Labi na lokalitě v Ústí n. Labem. První odlovy v tomto místě nebyly úspěšné vzhledem k vysokému stavu vody. Následně byl odlov uskutečněn na dolním toku Milešovského potoka, který se nedaleko Lovosic vlévá do řeky Labe. Odlovy zároveň pokračovaly na hlavním toku Labe nedaleko ústí potoka. Postupovalo se proti proudu, kdy se obracely kameny a předměty na dně potoka a vířil se šterkovitý substrát. Pro odlov jedinců takto unášených proudem byly použity jemné akvaristické sítky. Po obrácení byl každý kámen zároveň prohlédnut, zda na něm nezůstal přichycený jedinec. Sítka, která byla zpravidla naplněna drobným šterkem, kameny a vodními rostlinami, byla pečlivě prohlédnuta, blešivci byli vybráni a přesunuti do plastových kýblů, ve kterých byli po dobu odlovu přenášeni. Výška vodního sloupce v místě odlovu byla variabilní a pohybovala mezi 5 – 40 cm. Blešivci byli odlovováni i v příbřežních partiích mezi vodní vegetací. Celkem bylo proloveno přibližně 80 m toku a 20 m břehové partie řeky Labe. Nejhojnější výskyt blešivců byl zaznamenán pod většími kameny a v kořenech makrovegetace v klidnějších partiích toku. Naopak v některých spíše přejetých

částech toku bylo problémem ulovit i jediného blešivce. Blešivci byli přepravováni v polyethylenových vacích s vodou a vzduchem. Byla snaha o to, aby samotná přeprava trvala co nejkratší dobu, aby se co nejvíce eliminovaly ztráty způsobené přepravou. Nalovení blešivci byli dopraveni na Experimentální a rybochovné pracoviště a pokusnictví do Vodňan, kde byli aklimatizováni na laboratorní podmínky před zahájením experimentu. Jedinci blešivce velkohrbého byli nasazeni individuálně do misek o objemu 100 ml, naplněných do poloviny odraženou pitnou vodou. Voda byla denně vyměňována. Krmení probíhalo jednou denně mraženými patentkami s výjimkou 24 hodin před začátkem pokusu. Teplota vody byla nastavena na 15 °C v případě pokusů s rakem signálním a na 20 °C při pokusech s rakem mramorovaným.

3.2.2 Rak signální

Jedinci raka signálního byli odloveni v dubnu 2015 z rybniční soustavy nedaleko Velkého Meziříčí pomocí vrší s návnadou. Po převozu na Experimentální a rybochovné pracoviště a pokusnictví ve Vodňanech byli nasazeni do průtočných žlabů. Následně byly vytrženy samice inkubující vajíčka a umístěny individuálně do klíček pro zamezení rušení samic ostatními raky. Tyto samice byly před experimenty individuálně rozsazeny a aklimatizovány na laboratorní podmínky v plastových boxech o objemu 2500 ml s 2000 ml vody při teplotě 15 °C. Teplota byla udržována pomocí uchovávání boxů v inkubátoru s nastavitelnou teplotou. Světlo bylo zabezpečeno pomocí zářivek uvnitř inkubátoru a časovým spínačem v režimu 12 h světlo a 12 h tma.

V aklimatizačním chovu samice strávily různou dobu s ohledem na různé typy experimentů, pro které bylo nutné opatřit vajíčka. Vajíčka byla odebírána entomologickou pinzetou z pleopodů samic. Dále byly pro experiment použity samice s vylíhlými ráčaty na pleopodech a ráčata ve druhém vývojovém stádiu, kdy se již osamostatňují od samice.

3.2.3 Rak mramorovaný

Jedinci raka mramorovaného pocházeli z akvarijního odchovu na Experimentálním a rybochovném pracovišti a pokusnictví ve Vodňanech. Vzhledem k tomu, že tento druh je schopný reprodukce téměř po celý rok, nebyl problém vybrat samice s vajíčky krátce před pokusem. Samice byly aklimatizovány podobným

způsobem jako u raka signálního, jen s tím rozdílem, že teplota vody byla nastavena na 20 °C.

V aklimatizačním chovu raci strávili různé časové období, vzhledem k typu experimentu, pro který bylo nutné opatřit vajíčka (odebráním entomologickou pinzetou z pleopodů samice), samice inkubující vajíčka na pleopodech a ráčata ve 3. vývojovém stádiu, kdy se osamostatňují od samice.

3.3 Experimentální podmínky

3.3.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raků

3.3.1.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka mramorovaného

Před započítáním pokusu byla samicím raků mramorovaných odebrána vajíčka pomocí entomologické pinzety a byly nasazeny testovací koncentrace 20, 30 a 40 ks vajíček (každá koncentrace 2 × opakovaná) na krabičku (objem 500 ml, plocha dna 7,5 × 6 cm, 300 ml vody). Do krabiček byl následně nasazen jeden jedinec blešivce velkohrbého, který se zde mohl živit vajíčky po dobu 24 h při teplotě vody 20 °C a světelném režimu 12 h světlo, 12 h tma (nastaveno v inkubátoru značky Velp Scientifica-FOC 215e). V žádné z koncentrací nedošlo k pozření všech vajíček. Maximální počet byl 9 zkonsumovaných vajíček za 24 h. Dle tohoto testu byly stanoveny koncentrace pro vlastní pokus: 1, 3, 6, 10, 15, 20 a 25 vajíček. Každá koncentrace byla osmkrát opakovaná. Vajíčka byla 23. 4. 2015 nasazena do jednotlivých popsaných krabiček. Následně byl přisazen jedinec blešivce velkohrbého. Podmínky pro pokus byly shodné s podmínkami popsanými pro předcházející test. Za 24 hodin byly krabičky opět vyjmuty z inkubátoru. Hned poté byli vyjmuti blešivci ze všech krabiček a umístěni do označených misek pro jejich následné zvážení na analytických vahách. V jednotlivých krabičkách byl spočten počet zbylých nenarušených vajíček, počet poškozených (vajíčko pouze rozseklé - otevřené) a zkonsumovaných vajíček. Po zjištění počtů vajíček byly tyto údaje zaneseny do protokolů a blešivci použítí v experimentu byli zváženi.

3.3.1.2 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka signálního

Experiment probíhal obdobně a ve stejný den jako výše popsany pokus s vajíčky raka mramorovaného. Jen s tím rozdílem, že byl použit druhý inkubátor nastavený na teplotu 15 °C (tj. teplota vody, při které dochází k poslední fázi inkubace vajíček i v přírodních podmínkách; Kozák a kol., 2013). Koncentrace vajíček byly použity stejné, přestože v testovacím pokusu (provedeném obdobně jako u raka mramorovaného) byli blešivci schopni zkonzumovat maximálně jen dvě vajíčka. Stejně koncentrace vajíček byly použity především z důvodu lepší porovnatelnosti mezi dvěma použitými račími druhy.

Vzhledem k tomu, že na vajíčkách raka signálního byla zjištěna poměrně malá míra predace – pouze někteří jedinci byli schopni se do vajíčka dostat, byl do krabiček se čtyřmi nejvyššími koncentracemi (10, 15, 20, 25) blešivec vrácen. Krabičky byly vráceny do inkubátoru a ponechány zde za stejných podmínek. Krabičky byly následně kontrolovány 30. 4. a 7. 5. 2015. Záměrem bylo zjistit, jestli jsou blešivci schopni se naučit při delším hladovění vajíčka otevřít a živit se na nich.

3.3.2 Blešivec velkohrbý vs. inkubující samice raků

V návaznosti na předchozí experiment bylo vybráno z aklimatizovaných raků sedm samic raka mramorovaného a sedm samic raka signálního s vajíčky. U raka mramorovaného byly nasazeny přímo samice s vajíčky (potvrzena predace na vajíčkách). U raka signálního se vajíčka nechala dolíhnout a použily se samice s přichyceným prvním vývojovým stádiem (neschopnost blešivců otevřít vajíčko). Vybrané samice byly nasazeny do plastových krabiček o objemu 2500 ml (dno 25,4 × 17,3 cm, plocha dna 0,044 m²) s 2000 ml vody. Do krabičky byl umístěn rozpuštěný květináč o průměru 11 cm, který sloužil jako úkryt pro samici. Dno akvária bylo pokryto 100 ml šterku (172 g). Před vlastním nasazením byla samicím odebrána vajíčka (juvenilové) ze třetího páru pleopodů. Od každého druhu bylo použito 14 samic.

K sedmi samicím od každého druhu bylo přisazeno 16 dospělců blešivce velkohrbého. Tato hustota přibližně odpovídá populační hustotě blešivce velkohrbého v podmínkách volných vod jak uvádí MacNeil a kol. (2010). Konkrétní hustota byla zvolena proto, že se nejednalo o období, kdy je jejich populace nejvíce početná (konec léta) a může čítat i více jak desetinásobek, tj. 4 000 – 10 000 ks na m² (van Riel a kol.,

2006; Gallardo a kol., 2012;). Zbýlých sedm samic od každého druhu bylo ponecháno bez obsádky blešivce jako kontrola.

Po zahájení pokusu byla u 15 ks samic raka mramorovaného a 15 ks raka signálního spočtena plodnost. Plodnost byla spočítána tak, že byl nejprve spočten počet vajíček/juvenilů na 3. páru pleopodů a poté i celková plodnost. Získal se tak podklad pro výpočet regresní rovnice předpokládané lineární závislosti celkové plodnosti na počtu vajíček na 3. páru pleopodů. Tento údaj následně posloužil pro porovnání samic s nasazenými blešivci a kontrolních samic, u kterých byla odebrána vajíčka/juvenilové před pokusem pro dopočtení celkové počáteční plodnosti.

Nasazené krabičky byly vloženy do inkubátorů do stejných teplotních i světelných podmínek, jaké byly popsány u předchozích experimentů. Celková doba expozice byla 72 hodin. Po uplynutí této doby byl spočten počet zbylých a živých blešivců a celkový počet vajíček/juvenilů u každé samice. Tyto počty byly poté porovnávány s plodností dopočtenou pomocí rovnice lineární regrese. Vyhodnocen byl rozdíl v % od vypočítané počáteční hodnoty, ale i konkrétní rozdíly v plodnosti mezi jednotlivými samicemi v kontrole a v experimentu.

3.3.3. Blešivec velkohrbý vs. ráčata

3.3.3.1 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka mramorovaného

Experiment s ráčaty raka mramorovaného probíhal obdobně jako experiment s vajíčky raků. Samicím raků mramorovaných byla odebrána ráčata ve 3. vývojovém stádiu. Testovací koncentrace byly nasazeny po 20, 30 a 40 kusech ráčat, přičemž každá s koncentrací byla 2 × opakována. Plastové krabičky měly objem 500 ml, plocha dna byla 7,5 × 6 cm a krabičky byly naplněny 300 ml vody. Do každé z krabiček byl následně nasazen jeden jedinec blešivce velkohrbého, který se zde mohl živit ráčaty po dobu 24 h při teplotě vody 20 °C a světelném režimu 12 h světlo, 12 h tma (nastaveno v inkubátoru značky Velp Scientifica-FOC 215e). Dle testovací koncentrace byly stanoveny koncentrace ráčat pro vlastní pokus: 1, 3, 6, 10, 15, 20 a 25 ráčat. Pro každou koncentrací bylo vytvořeno osm opakování. Dne 21. 8. 2015 byla ráčata nasazena do jednotlivých plastových krabiček, krabičky byly označeny čísly dle jednotlivých koncentrací a poté byl přidán jedinec blešivce velkohrbého. Podmínky pro pokus byly shodné s podmínkami popsanými pro předcházející test pro stanovení

koncentrací. Po 24 hodinách byly krabičky vyjmuty z inkubátoru. Blešivci byli z krabiček odstraněni pomocí entomologické pinzety a následně byli umístěni do označených misek, které byly poté zváženy na analytických vahách pro zjištění jednotlivých hmotností blešivců. V jednotlivých krabičkách byl spočten počet zbylých nenarušených ráčat, počet mrtvých ráčat, narušených ráčat a následně byl stanoven celkový počet zkonsumovaných ráčat a celkový počet zahubených ráčat. Po přepočítání ráčat byla ráčata zvážena na analytických vahách pro zjištění jejich hmotnosti. Po spočtení a zvážení všech použitých organismů byly výslední hodnoty zaznamenány do protokolů.

3.3.2.3 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka signálního

Experiment, kde byla testována predace blešivce velkohrbého na ráčatech raka signálního, probíhal 14. 5. 2015. Postupovalo se stejně jako u předchozího experimentu, kdy se stanovovala míra predace na ráčatech raka mramorovaného. Jediným rozdílem bylo, že teplota vody byla nastavena na 20 °C a ráčata raka signálního byla samicím odebrána již ve 2. vývojovém stádiu.

3.3.4. Predace raků na blešivci velkohrbém

3.3.4.1 Predace raka signálního na blešivci velkohrbém

Blešivci byli do experimentu nasazeni 28. 5. 2015. Experiment probíhal obdobně jako výše popsáný pokus s vajíčky raka signálního. Blešivci byli před nasazením do jednotlivých krabiček zváženi na analytických vahách a jejich hmotnosti byly zaznamenány do protokolu. Stejně tak byli zváženi a změřeni adultní a subadultní jedinci raka signálního. Do krabiček se 1000 ml vody a 100 ml (188g) šterku byli nasazeni dospělí jedinci blešivců v koncentracích 1, 3, 6, 10, 15, 20, 25 ks na jednu krabičku. Každá koncentrace byla osmkrát opakována. Do každé krabičky byl přisazen jeden adultní, či subadultní jedinec raka. Během pokusu byl nastaven světelný režim 12 h světlo a 12 h tma. Teplota v inkubátoru byla nastavena stejně jako u vajíček na teplotu 15 °C. Krabičky byly následně přepočítávány 29. 5. 2015 a byl stanoven počet zbylých živých, mrtvých a nedožraných blešivců v jednotlivých koncentracích.

Záměrem tohoto experimentu bylo zjistit, zda i rak signální může predovat na blešivci velkohrbém a v jaké míře.

3.3.4.2 Predace raka mramorovaného na blešivci velkohrbém

U raka mramorovaného probíhal experiment obdobně jako výše popsany experiment s rakem signálním s jediným rozdílem, že teplota vody byla nastavena na 20 °C a do krabiček byli nasazeni pouze adultní jedince raka mramorovaného. Experiment byl nasazen 28. 5. 2015 a následné přepočítání proběhlo po 24 hodinách 29. 5. 2015.

3.4 Statistické vyhodnocení

Experimenty byly vyhodnoceny pomocí programů R a Statistika 12. Analýza funkční odpovědi organismů a jejich parametrů byla provedena v programu R (R Core team, 2016) s pomocí Ing. Mgr. Lukáše Veselého a Dr. A. Sentise, neboť tato analýza vyžaduje znalosti a zkušenosti, které přesahují rámec magisterského studia oboru Rybářství. Použita byla logická regrese mezi množstvím pozřené kořisti a původní denzitou kořisti pro odhad typu funkční odpovědi v daném experimentu.

Pro výpočet celkové plodnosti samic byla použita rovnice jednoduché lineární regrese určující závislost plodnosti na počtu vajíček/juvenilů na 3. páru pleopodů. Pro porovnání velikostí samic v kontrole a v experimentu, vystavených predaci blešivce velkohrbého byl použitý t-test pro nezávislé vzorky. Plodnost samic, které byly a nebyly vystaveny blešivci velkohrbému, byla porovnána párovým t-testem pro závislé vzorky. Tento test byl použit i pro kontrolní samice. Pro porovnání rozdílů vypočítaných původních plodností a plodností po 72 h experimentu mezi exponovanými a kontrolními samicemi bylo použito Mann and Whitney neparametrického testu. Pro všechny použité statistické testy byla použita hladina významnosti $\alpha = 0,05$. Uvedená data jsou prezentována jako průměr \pm směrodatná odchylka.

4. Výsledky

4.1 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka signálního

Během 24 hodin trvajících experimentu byla zjištěna poměrně nízká schopnost blešivce velkohrbého dostat se do vajíček raka signálního. Pouze 10 blešivců bylo schopno vajíčko zkonsumovat, tj. pouze 18,5 % jedinců. Počet blešivců, kteří vajíčko alespoň narušili, byl vyšší – 14 ks, tj. 25,9 % jedinců. Nebyla zjištěna závislost počtu zkonsumovaných (Spearmanova korelace, $R = -0,284$; $P > 0,05$) ani poškozených vajíček (Spearmanova korelace, $R = 0,243$; $P > 0,05$) na velikosti blešivce. Velikost blešivců, kteří úspěšně napadli nebo zkonsumovali vajíčko (a) raka signálního se ale významně lišila od blešivců neúspěšných (Mann and Whitney test; $Z = 2,68$; $P < 0,05$). Maximální množství zkonsumovaných a napadených vajíček bylo 2 (ve čtyřech případech a velikosti blešivců 49 – 90 mg), respektive 3 ks vajíček (ve čtyřech případech a velikosti blešivců 59 – 131 mg). Minimální velikost blešivce, který úspěšně poškodil (36 mg) nebo dokonce zkonsumoval vajíčko (40 mg) byla ale velice nízká v porovnání s nejmenším použitým (33 mg) a průměrem hmotnosti všech použitých blešivců ($55,6 \pm 28,4$ mg). Zajímavým zjištěním byl fakt, že blešivci zkonsumovali stopky vajíček (jsou jimi připojeny k pleopodům samice) ve všech případech a nemuseli být již motivováni k další aktivitě.

Z důvodu zjištění, zda jsou blešivci schopni se naučit otevřít a zkonsumovat vajíčka raka signálního, byly koncentrace 10, 15, 20 a 25 dále sledovány během doinkubace. Doinkubace probíhala týden a 14 dní po experimentu (30. 4. 2015 a 7. 5. 2015). Tabulky doinkubace vajíček raka signálního s blešivcem velkohrbým jsou uvedeny v příloze 2. Po týdnu bylo schopno 52,9 % původně neúspěšných blešivců otevřít a zkonsumovat vajíčko raka signálního. Po 14 dnech mělo tuto schopnost již 88,2 %, i když počet jimi zkonsumovaných vajíček je neúměrný době, po kterou experiment probíhal - v průměru $2,5 \pm 2,4$ vajíček což je statisticky významně méně (Mann and Whitney; $Z = 2,26$; $P < 0,05$) než u blešivců, kteří toho byli schopni již na počátku sledování ($5,6 \pm 4,2$ vajíček).

Vzhledem k nízkému počtu zkonsumované potravy nebylo možné provést analýzu potravního chování z hlediska závislosti na různých hustotách kořisti, tzn. křivku funkční odpovědi, search rate (úsilí vynaložené na vyhledání kořisti) ani handling time (doba po kterou predátor zpracovává kořist).

4.2 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka signálního

Byla zjištěna poměrně nízká schopnost blešivce velkohrbého predovat na poměrně velkých ráčatech raka signálního. Hmotnost ráčat tvořila v průměru $42,5 \pm 12,0$ % hmotnosti blešivců nasazených v experimentu. Pouze 13 z 63 blešivců bylo schopno ráčata zkonsumovat, tj. pouze 20,6 % jedinců. Počet blešivců, kteří raka pouze usmrtili a poškodili (zkonsumovali jen z části), byl vyšší – 18 ks, tj. 28,6 % jedinců. Nebyla zjištěna závislost počtu zkonsumovaných (Spearmanova korelace, $R = 0,192$; $P > 0,05$) ani poškozených ráčat (Spearmanova korelace, $R = 0,400$; $P > 0,05$) na velikosti blešivce. Velikost blešivců, kteří úspěšně napadli nebo zkonsumovali ráčata raka signálního se ale významně lišila od blešivců neúspěšných (Mann and Whitney test; $Z = 2,96$; $P < 0,05$). Maximální množství zkonsumovaných a usmrcených ráčat bylo 3 (v jednom případě a velikosti blešivce 149 mg), respektive 4 ks ráčat (stejný blešivec). Minimální velikost blešivce, který usmrtil (47,5 mg) nebo zkonsumoval ráče raka signálního (47,7 mg) byla ale velice nízká v porovnání s velikostí ráčat raka signálního (22,5 mg). To znamená, že hmotnost kořisti v těchto případech činila 47,4 %, respektive 47,2 % hmotnosti predátora.

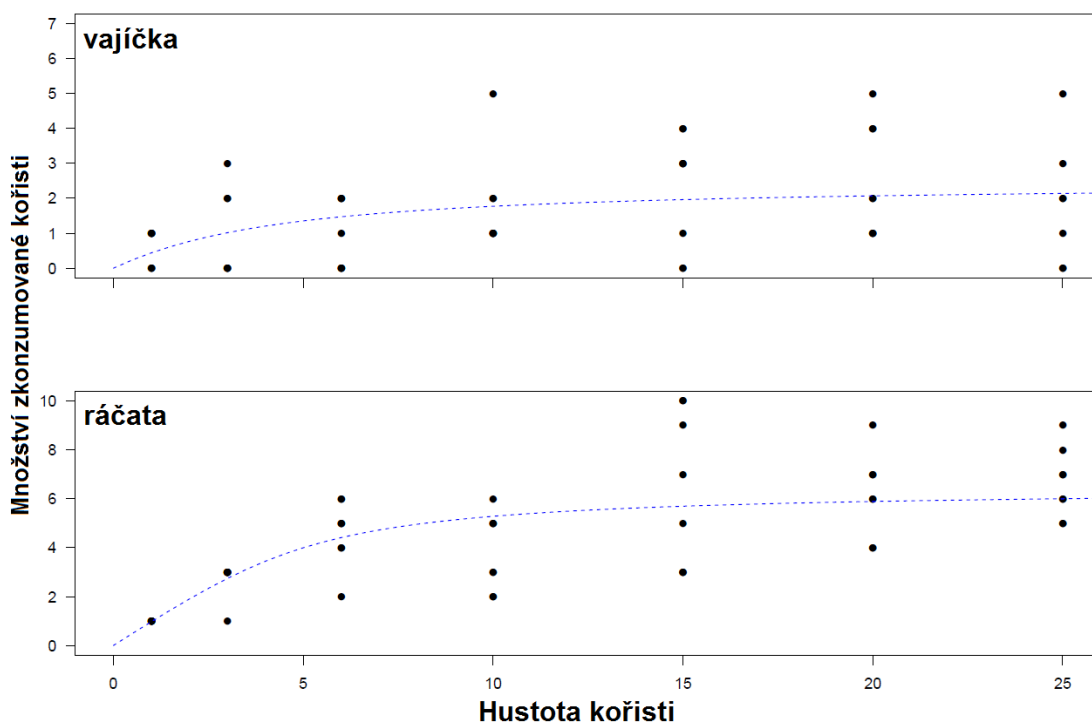
Vzhledem k nízkému počtu zkonsumované potravy nebylo možné provést analýzu potravního chování z hlediska závislosti na různých hustotách kořisti, tzn. křivku funkční odpovědi, search rate (úsilí vynaložené na vyhledání kořisti) ani handling time (doba po kterou predátor zpracovává kořist).

4.3 Blešivec velkohrbý vs. vajíčka raka mramorovaného

Na rozdíl od experimentu s vajíčky raka signálního, v tomto pokusu byl jen jeden jedinec blešivce velkohrbého z 54 použitých ks (tj. 1,9 %), který nezkonsumoval ani nepoškodil ani jedno vajíčko raka mramorovaného. Nebyla zjištěna závislost počtu zkonsumovaných vajíček (Spearmanova korelace, $R = 0,336$; $P > 0,05$) na velikosti blešivce. V případě počtu poškozených vajíček již byla korelace statisticky významná (Spearmanova korelace, $R = 0,386$; $P < 0,05$). Maximální množství zkonsumovaných a napadených vajíček bylo 5 (ve 3 případech a velikosti blešivců 40 – 154 mg), respektive 11 ks vajíček (v jednom případě a velikosti blešivce 61 mg). Minimální velikost blešivce, který úspěšně poškodil a dokonce zkonsumoval vajíčko, byla ale velice nízká (35 mg) a rovnala se velikosti nejmenšího použitého blešivce. Blešivci byli schopni

během 24 hodin trvajících experimentu zkonsumovat vajíčka tvořící $11,4 \pm 5,4$ % jejich hmotnosti (max. 21,3 %).

Analýzou získaných dat byla získána křivka funkční odpovědi odpovídající Hollingovu typu II ($P_1 = -4,03$; $SE = 1,07$; $P < 0.001$), což je patrné z obrázku 10. Oba další kalkulované parametry byly velmi nízké (search rate = $0,70 \pm 0,36$; handling time = $0,41 \pm 0,09$), tzn. úsilí pro vyhledání kořisti i její zpracování bylo nízké (obr. 11).



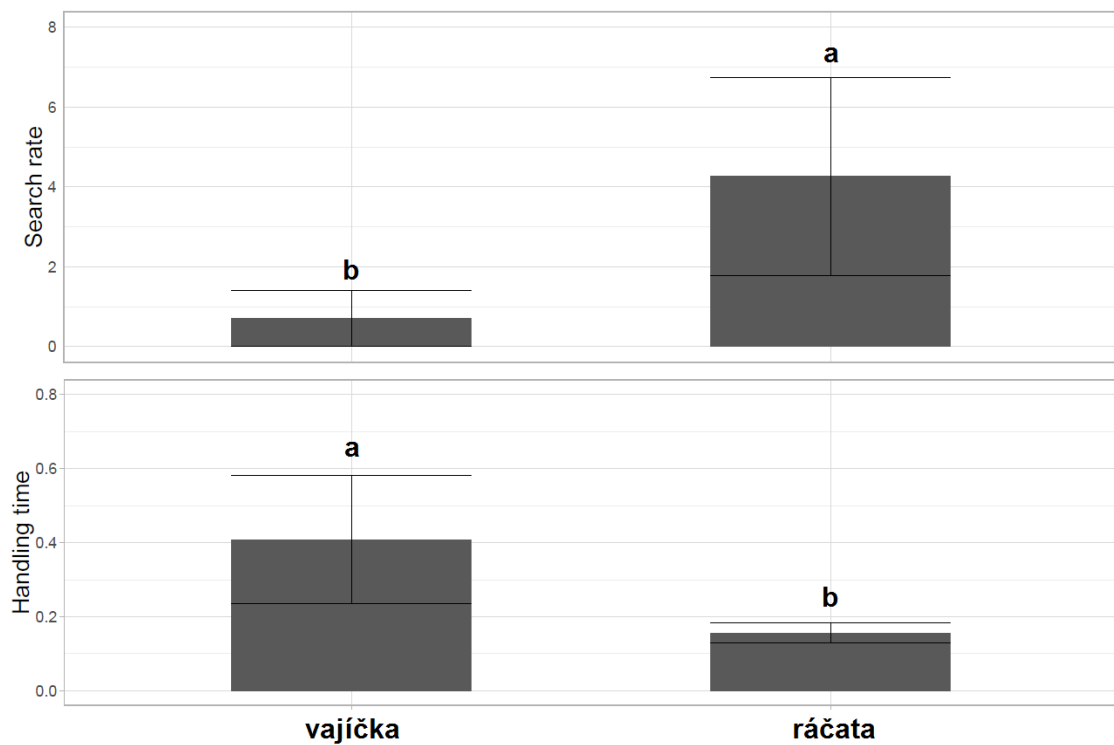
Obr. 10 : Křivka funkční odpovědi, tj. závislost množství zkonsumované potravy na její hustotě, odpovídající Hollingovu typu II. Nahoře křivka pro predaci blešivce velkohrbého na vajíčkách raka mramorovaného, dole na ráčatech raka mramorovaného ve třetím vývojovém stádiu.

4.4 Blešivec velkohrbý vs. ráčata raka mramorovaného

Každý jedinec blešivce velkohrbého (minimální velikost použitého blešivce byla 38 mg) dokázal zkonsumovat alespoň jedno ráče raka mramorovaného. Byla zjištěna závislost počtu zkonsumovaných ráčat (Spearmanova korelace, $R = 0,436$; $P < 0.05$) na velikosti blešivce. V případě počtu usmrcených ráčat byla korelace rovněž statisticky významná (Spearmanova korelace, $R = 0,490$; $P < 0.05$). Maximální množství zkonsumovaných a usmrcených ráčat bylo 10 (ve 2 případech a velikosti blešivců 89

a 125 mg), respektive 13 ks rácat (ve dvou případech a velikosti blešivců 105 a 107 mg). Blešivci byli schopni během 24 hodin trvajícíchho experimentu zkonsumovat rácata raka mramorovaného tvořící $27,2 \pm 10,0$ % jejich hmotnosti (max. 43,8 %).

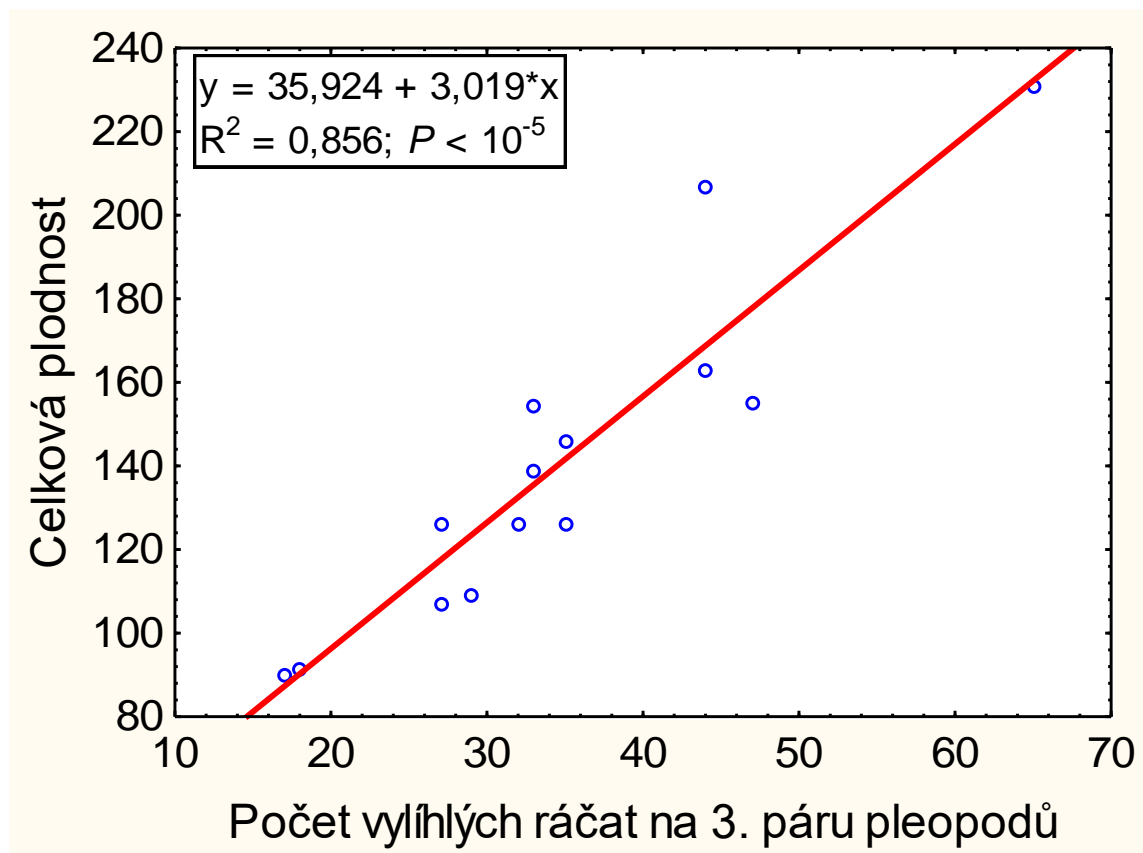
Analýzou získaných dat byla získána křivka funkční odpovědi odpovídající Hollingovu typu II ($P_1 = -3,71$; $SE = 0,77$; $P < 0,001$), což je patrné z obrázku 10. Oba další kalkulované parametry byly statisticky významně odlišné (search rate = $4,26 \pm 1,27$; handling time = $0,16 \pm 0,01$) než ty zjištěné u experimentu s vajíčky raka mramorovaného. Blešivec velkohrbý proto musel vyvinout významně vyšší úsilí pro vyhledání kořisti, ale její zpracování bylo signifikantně rychlejší (obr. 11), což vedlo i k většímu množství zkonsumované kořisti.



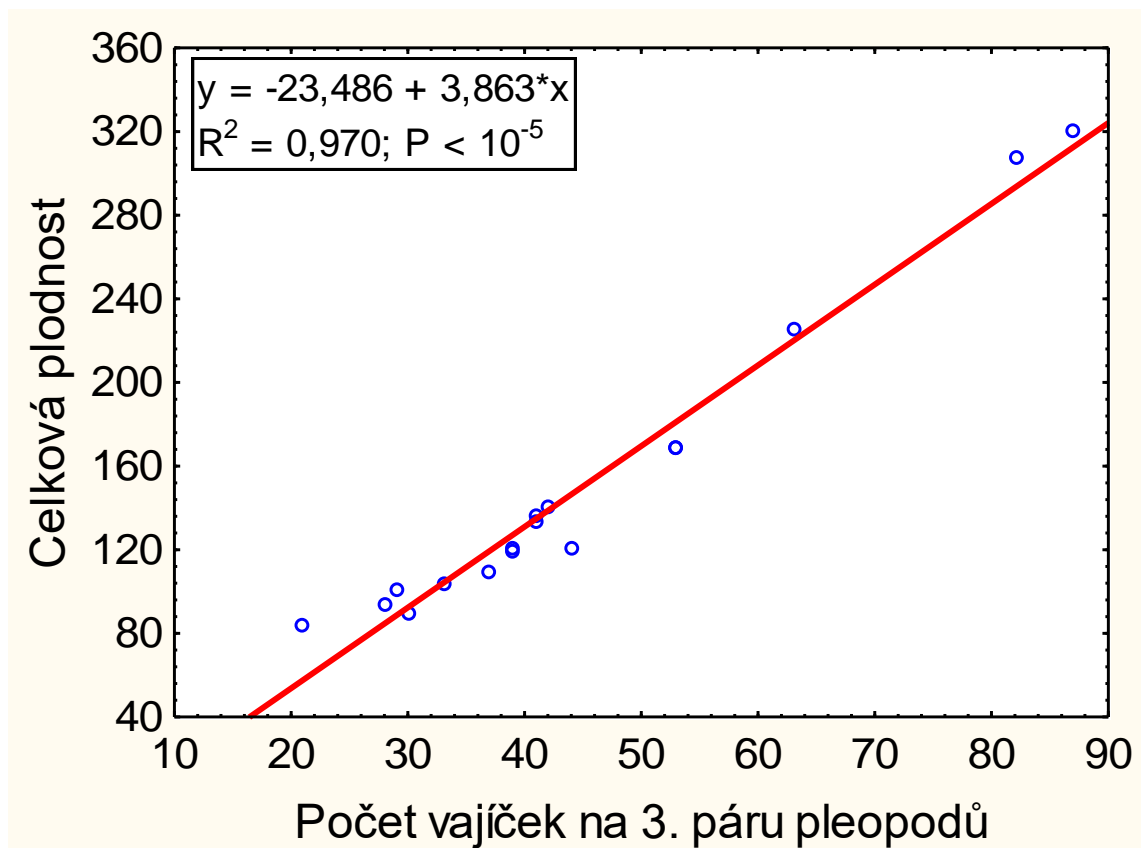
Obr. 11 : Porovnání úsilí pro vyhledání kořisti (Search rate) a doby zpracování kořisti (Handling time) v případě predace blešivce velkohrbého na vajíčkách a rácatech raka mramorovaného. Hodnoty označené různými písmeny se statisticky významně liší ($P < 0,05$).

4.5 Blešivec velkohrbý vs. inkubující samice raků

Proto, aby bylo možné experiment provést, bylo nejprve nutné co nejpřesněji odhadnout plodnost použitých samic. K tomu byla použita regresní rovnice lineární závislosti celkové plodnosti samic (ve stejném stádiu inkubace jako experimentální jedinci) na množství vylíhlých ráčat v 1. vývojovém stádiu připevněných na 3. páru pleopodů samic raka signálního (obr. 12), respektive na množství vajíček připevněných na 3. páru pleopodů samic raka mramorovaného (obr. 13).



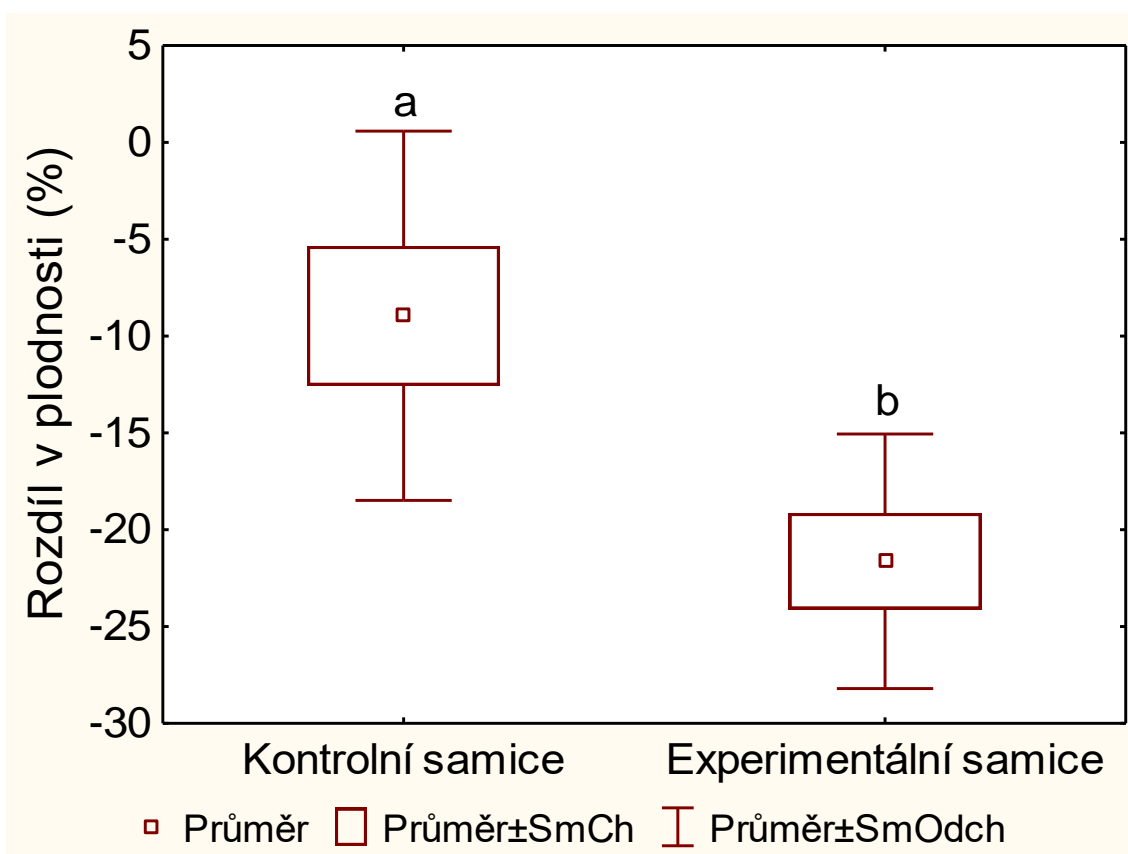
Obr. 12 : Graf lineární závislosti celkové plodnosti samic na množství vylíhlých ráčat v 1. vývojovém stádiu připevněných na 3. páru pleopodů samic raka signálního s uvedením regresní rovnice, indexu determinace a p-value.



Obr. 13 : Graf lineární závislosti celkové plodnosti samic na množství vajíček připevněných na 3. páru pleopodů samic raka mramorovaného s uvedením regresní rovnice, indexu determinace a p-value.

Samice raka signálního použité v experimentu společně s blešivcem velkohrbým se nelišily od samic kontrolních v délce hlavohruď (Mann and Whitney test; $Z = -0,77$; $P > 0,05$), hmotnosti ($Z = -1,02$; $P > 0,05$) ani počtu vylíhlých ráčat na 3. páru pleopodů ($Z = -0,64$; $P > 0,05$). Proto se od sebe statisticky nelišily ani dopočtené celkové plodnosti použitých samic ($Z = -0,64$; $P > 0,05$). U experimentálních samic se statisticky významně lišila (párový t-test; $t = 7,39$; $P < 0,05$) odhadnutá plodnost na počátku experimentu ($151,1 \pm 49,3$ ráčat) od plodnosti spočtené na konci experimentu ($119,3 \pm 42,0$ ráčat). U kontrolních samic tento rozdíl v plodnosti před ($133,4 \pm 16,1$ ráčat) a po 72 hodinách ($122,1 \pm 23,7$ ráčat) zjištěn nebyl (párový t-test; $t = 2,43$; $P > 0,05$). U experimentálních a kontrolních samic se zároveň statisticky významně lišil procentuální rozdíl odhadnuté plodnosti a plodnosti zjištěné na konci experimentu (Mann and Whitney test; $Z = 2,30$; $P < 0,05$). Průměrný rozdíl mezi odhadem a dopočtenou plodností činil u experimentálních samic $-21,6 \pm 6,6$ %

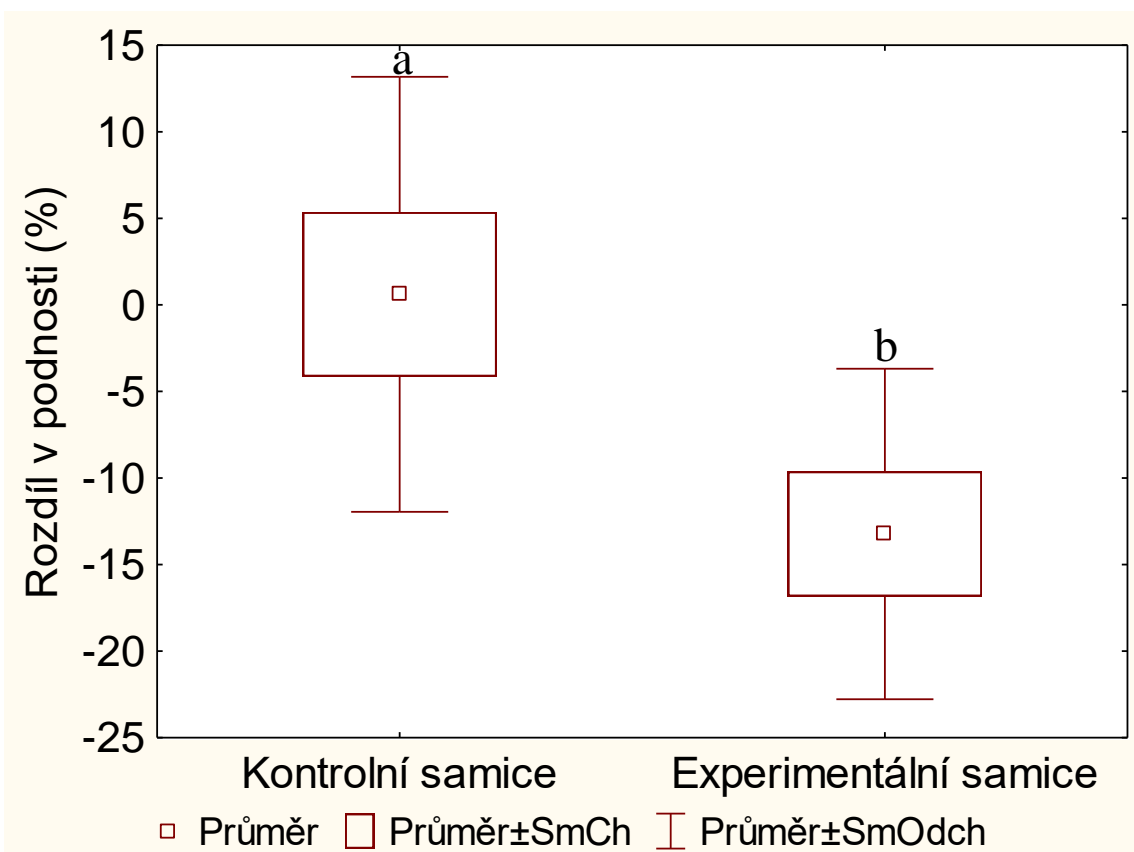
a u kontrolních $-9,0 \pm 9,5\%$ (obr. 14). Blešivec velkohrbý byl tedy schopen úspěšně predovat přímo na ráčatech připevněných na pleopodech samic raka signálního, což vedlo v průměru ke ztrátě 12,7 % vylíhlých rácat během experimentu. To bylo rovněž ověřeno přítomností částečně požíraných rácat (příloha 3) na pleopodech samic zjištěných při jejich počítání na konci pokusu. V průběhu experimentu byly však samice raka signálního schopny redukovat počet blešivců na méně než polovinu z původních 16 ks na $7,4 \pm 6,1$ ks blešivců.



Obr. 14 : Průměrný procentuální rozdíl mezi plodností kontrolních a experimentálních samic (s přítomností blešivce velkohrbého) raka signálního. Hodnoty označené písmeny a) a b) se statisticky významně liší ($P < 0,05$).

Samice raka mramorovaného použité v experimentu společně s blešivcem velkohrbým se nelišily od samic kontrolních v délce hlavohruď (Mann and Whitney test; $Z = -0,06$; $P > 0,05$), hmotnosti ($Z = 0,13$; $P > 0,05$) ani počtu vajíček na 3. páru pleopodů ($Z = 0,06$; $P > 0,05$). Proto se od sebe statisticky nelišily ani dopočtené celkové plodnosti použitých samic ($Z = 0,06$; $P > 0,05$). U experimentálních samic se

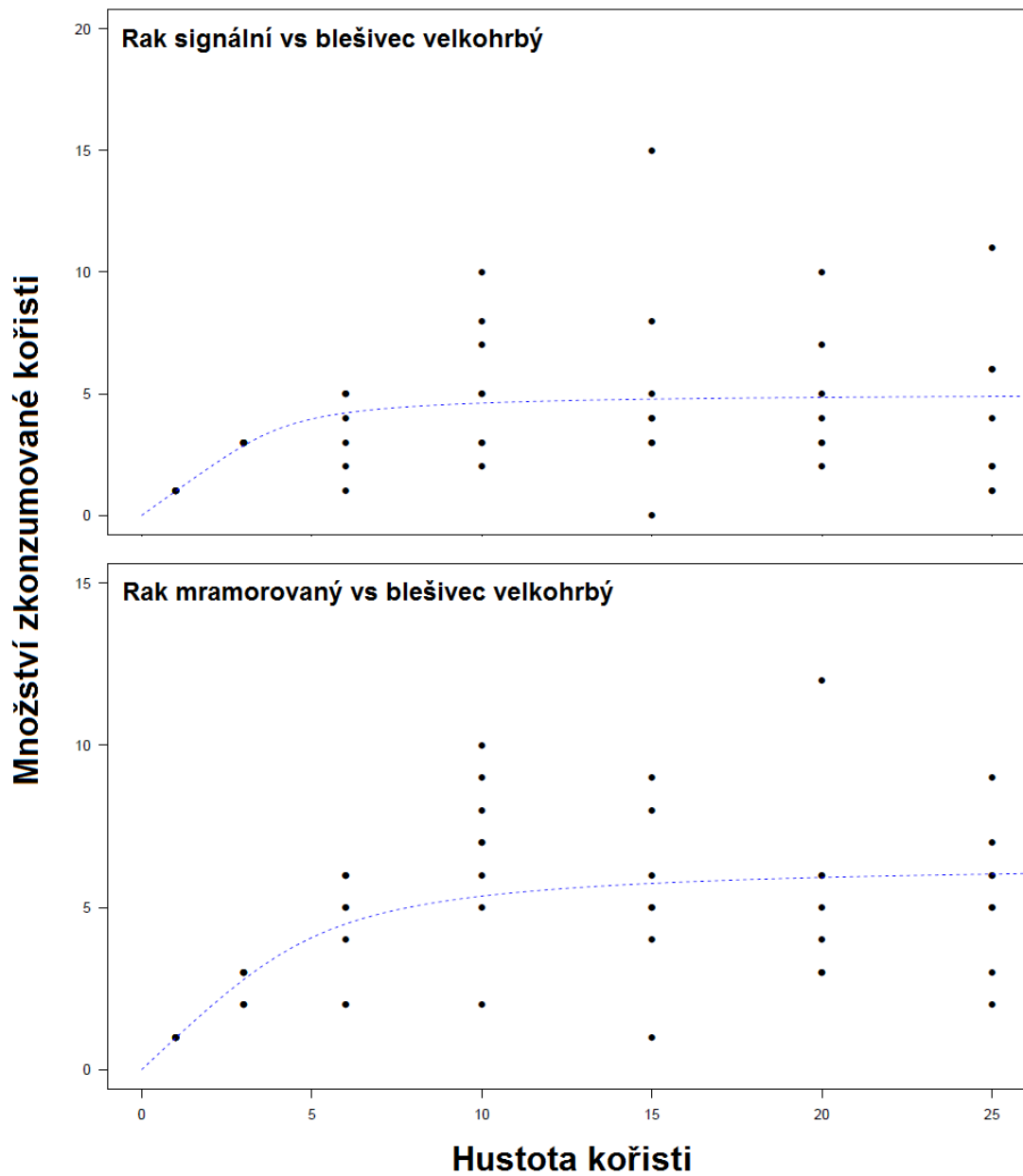
statisticky významně lišila (párový t-test; $t = 3,79$; $P < 0,05$) odhadnutá plodnost na počátku experimentu ($193,9 \pm 109,1$ vajíček) od plodnosti spočtené na konci experimentu ($164,9 \pm 95,5$ vajíček). U kontrolních samic tento rozdíl v plodnosti před (197,2 ± 115,5 vajíček) a po 72 hodinách ($191,7 \pm 106,2$ vajíček) zjištěn nebyl (párový t-test; $t = 1,18$; $P > 0,05$). U experimentálních a kontrolních samic se zároveň statisticky významně lišil procentuální rozdíl odhadnuté plodnosti a plodnosti zjištěné na konci experimentu (Mann and Whitney test; $Z = 2,30$; $P < 0,05$). Průměrný rozdíl mezi odhadem a dopočtenou plodností činil u experimentálních samic $-13,2 \pm 9,5$ % a u kontrolních $0,6 \pm 12,6$ % (obr. 15). Blešivec velkohrbý byl tedy schopen úspěšně predovat přímo na vajíčkách připevněných na pleopodech samic raka mramorovaného, což vedlo v průměru ke ztrátě 13,8 % vajíček během experimentu. V průběhu experimentu byly ale schopny samice raka signálního redukovat počet blešivců na méně než polovinu z původních 16 ks na $6,9 \pm 1,1$ ks blešivců.



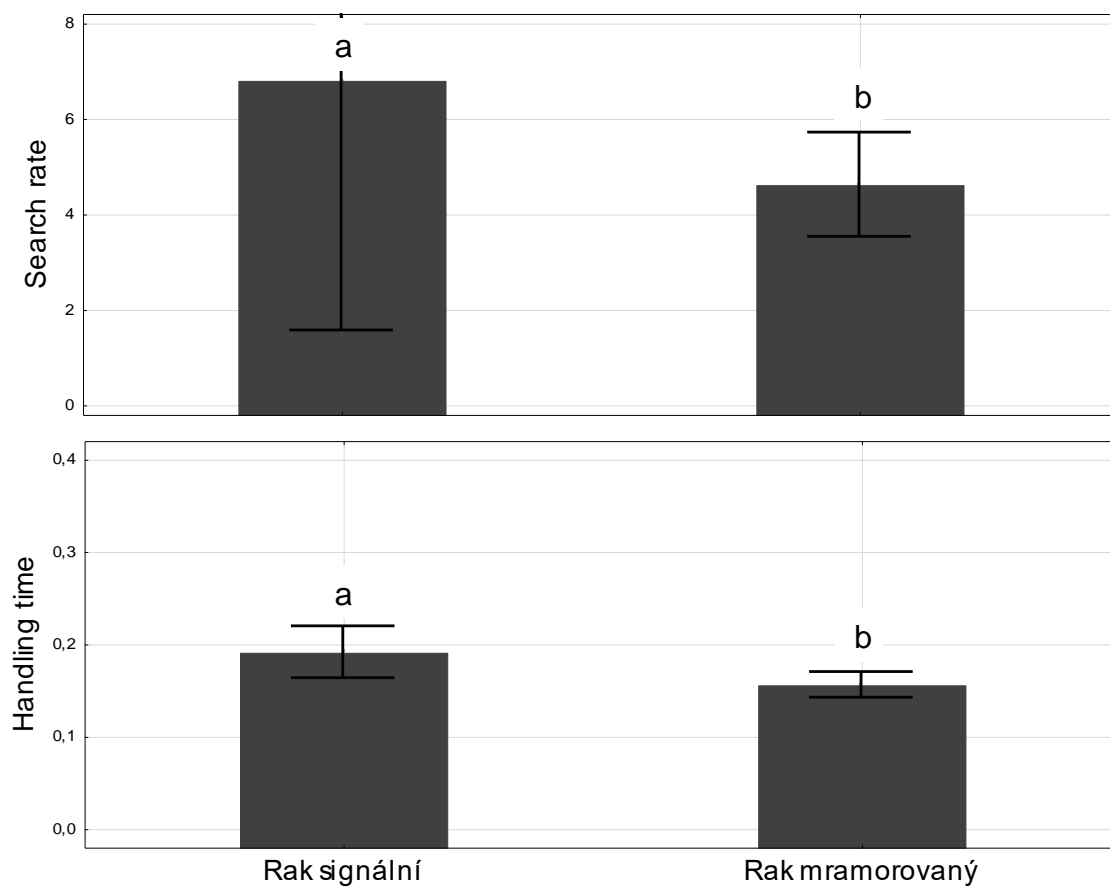
Obr. 15: Průměrný procentuální rozdíl mezi plodností kontrolních a experimentálních samic (s přítomností blešivce velkohrbého) raka mramorovaného. Hodnoty označené písmeny a) a b) i písmeny se statisticky významně liší ($P < 0,05$).

4.6 Predace raků na blešivci velkohrbém

Analýzou získaných dat byla získána křivka funkční odpovědi odpovídající Hollingovu typu II (obr. 16) jak pro raka signálního ($P1 = -4,56$; $SE = 0,79$; $P < 0.001$), tak pro raka mramorovaného ($P1 = -4,09$; $SE = 0,78$; $P < 0.001$). Vypočítaná míra úsilí pro vyhledání kořisti se mezi rakem signálním (search rate = $6,80 \pm 5,22$) a rakem mramorovaným (search rate = $4,61 \pm 1,12$) statisticky významně nelišila. Doba zpracování kořisti byla statisticky významně menší u raka mramorovaného (handling time = $0,19 \pm 0,03$) než u raka signálního (handling time = $0,16 \pm 0,01$). Rak mramorovaný proto zpracovával kořist signifikantně rychleji (obr. 17), což vedlo i k většímu množství zkonzumované kořisti.



Obr. 16 : Křivka funkční odpovědi, tj. závislost množství zkonsumované potravy na její hustotě, odpovídající Hollingovu typu II. Nahoře křivka pro predaci raka signálního na dospělých blešivce velkohrbého dole raka mramorovaného na dospělých blešivce velkohrbého.



Obr. 17 : Porovnání úsilí pro vyhledání kořisti (Search rate) a doby zpracování kořisti (Handling time) v případě predace raka signálního a raka mramorovaného na dospělých blešivce velkohrbého. Hodnoty označené různými písmeny se statisticky významně liší ($P < 0,05$).

5. Diskuze

Výsledky byly dosaženy ve zjednodušených experimentálních podmínkách, tudíž vzájemné interakce mezi organismy mohly být z části ovlivněny vnitřními i vnějšími faktory s projevy potenciálně odlišnými od reálných podmínek. Přesto jsou dosažené výsledky zpracovány tak, aby ilustrovaly potenciál druhů v daných simulovaných podmínkách, kde bylo zajištěno stabilní prostředí pro jednotlivé organismy. Pro zpracování výsledků byly využity rovněž metody, které jsou široce používány v ekologických studiích. Proto se domnívám, že výsledky jsou relevantní.

V průběhu série experimentů se testovala schopnost blešivce velkohrbého predovat na vajíčkách a ráčatech dvou druhů raků, raka signálního a raka mramorovaného, a zároveň predace těchto druhů na blešivci velkohrbém. První jmenovaný druh je severoamerickým zástupcem čeledi Astacidae a je široce rozšířený v evropských vodách (Kouba a kol., 2014) i v České republice (Kozák a kol., 2015). Jeho použití je relevantní ze dvou hledisek. Jednak je zástupcem nepůvodních druhů raků s možným překryvem rozšíření s blešivcem velkohrbým (povodí Dunaje) a zároveň má podobné reprodukční charakteristiky (velikost vajíček, doba líhnutí) jako původní rak říční (Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2015). Může tak ilustrovat potenciální efekt blešivce velkohrbého i na původní druhy raků. Oproti tomu rak mramorovaný je zástupcem čeledi Cambaridae a druhem, který v současnosti masivně proniká do evropských vod a byl nově potvrzen i ve vodách České republiky (Patoka a kol., 2016). Zároveň je použit jako modelový druh pro čeleď Cambaridae, kde je hlavním invazním druhem spolu-vyskytujícím se s blešivcem velkohrbým v evropských vodách rak pruhovaný (Kouba a kol., 2014; Rewicz a kol., 2015). Ten měl být původně použit v experimentech, ale jeho dostupnost v jednotlivých fázích vývoje byla v daném období nedostačující. Proto byl jako modelový druh použit rak mramorovaný. Oba tyto druhy reprezentují spíše menší druhy raků s menšími vajíčky, ale s vysokým reprodukčním potenciálem (Vogt a kol. 2004; Kozák a kol., 2006). Všechny testované druhy jsou významnými invazními druhy v Evropě s velice negativním efektem na vodní společenstva (Chucholl, 2014; Kouba a kol., 2014).

V tomto experimentu byla zjištěna poměrně nízká schopnost blešivce velkohrbého otevřít a zkonzumovat nasazená vajíčka raka signálního. Tato skutečnost byla pravděpodobně dána větší velikostí vajíček, která měřila v průměru 2,5 – 3 mm

(Lewis, 2002), a jejich poměrně silnou slupkou. Většina blešivců nebyla schopna vajíčka raka signálního vůbec otevřít, přibližně pouze čtvrtina blešivců byla schopna vajíčko alespoň narušit. Zároveň všichni blešivci byli schopni najít alternativní zdroj potravy, kdy zkonsumovali stopky, což je pravděpodobně nemuselo již dále motivovat k další aktivitě. Tuto skutečnost potvrzuje i Dick a Platvoet (2001) tvrzením, že blešivci aktivně napadají ostatní organismy, aniž by je museli kompletně pozřít. V tomto experimentu nebyla prokázána závislost velikosti blešivce na schopnosti poškodit či zkonsumovat vajíčka raka signálního. Hmotnost nejmenšího blešivce, který byl schopen poškodit vajíčko raka signálního, byla 36 mg. Nejmenší blešivec, který byl schopen zkonsumovat vajíčko, měl hmotnost pouhých 40 mg a pokud ji porovnáme s průměrnou hmotností nasazených vajíček raka signálního (7,75 mg), činilo zkonsumované vajíčko > 19 % biomasy predátora. Z čehož vyplývá, že ačkoliv se jedná o vcelku malého predátora, nečiní mu žádný problém napadat vzhledem k velikosti jeho těla i větší kořisti, jak uvádí i Devin a kol. (2003). Vzhledem k tomu, že počet zkonsumovaných vajíček byl v průběhu 24 hodinového experimentu velice nízký, byly koncentrace 10, 15, 20 a 25 vajíček sledovány v průběhu dalších 14 dnů abychom zjistili, zda jsou blešivci schopni při trvalém nedostatku potravy vajíčka využít. Z výsledků tak bylo patrné, že 88,2 % jedinců bylo po 14 dnech schopných vajíčko zkonsumovat. Jejich počet byl ale velmi malý, což ilustruje náročnost zpracování takto velké kořisti. Z těchto výsledků lze usuzovat, že blešivec je v důsledku hladovění schopen otevřít i vajíčko raka signálního. Přímá predace blešivce velkohrbého na vajíčkách raka signálního tedy možná je, ale domnívám se, že v přírodních podmínkách by blešivec volil jinou kořisti, kde by nemusel vyvíjet tak velké úsilí pro její zpracování. Nicméně tento experiment potvrdil tvrzení Petruska (2006), že chování blešivce je velice destruktivní.

V případě predace blešivce velkohrbého na vajíčkách raka mramorovaného byla situace odlišná. Vajíčka raka mramorovaného byla výrazně menší než u raka signálního a velikostně přibližně odpovídají velikosti vajíček raka pruhovaného. Jak uvádí Kozák a kol. (2006), průměrná velikost vajíček raka pruhovaného se pohybuje v rozmezí 1,45 – 2,15 mm (v průměru 1.8 ± 0.2 mm) a vajíčka raka mramorovaného dosahují průměrnou velikost 1,6 mm (Seitz a kol., 2005). Na rozdíl od raka signálního, v tomto experimentu byl jen jeden jedinec blešivce velkohrbého, který nezkonsumoval ani nepoškodil ani jedno vajíčko raka mramorovaného. Lepší schopnost blešivce otevřít vajíčko raka mramorovaného byla pravděpodobně dána menší velikostí vajíčka.

Maximálně byl blešivec schopen zkonzumovat 11 vajíček raka mramorovaného. Celkově blešivci během 24 hodinového experimentu zkonzumovali vajíčka tvořící $11,4 \pm 5,4$ % jejich hmotnosti, což je poměrně značná část biomasy.

Na základě dosažených výsledků v experimentech s vajíčky raků byl proveden navazující pokus s inkubujícími samicemi použitých druhů raků. Podle toho bylo možné odvodit, zda jsou blešivci velkohrbí schopni predovat na vajíčkách či jiných vývojových stádiích raků přímo na snůšce nošené samicí. Raci totiž po naklazení vajíček nosí snůšku připevněnou na pleopodech až do stádia, kdy se ráčata osamostatňují a aktivně o snůšku pečují (Gherardi, 2002; Kozák a kol., 2015). Dalo se tedy předpokládat, že samice budou svou snůšku bránit proti napadení, přestože k tomuto účelu mohou použít pouze hmat.

Vzhledem ke zjištění z předchozího experimentu, že bylo pro blešivce velkohrbé velmi náročné (nebo toho nebyli vůbec schopni) otevřít vajíčko raka signálního, byly pro tento druh použity samice s vylíhlými ráčaty (tj. v I. vývojovém stádiu) připevněnými na 3. páru pleopodů samic. Ráčata jsou zde připevněna pomocí svých pereopodů a háčků na pleopodech samice a nejsou schopna samostatného pohybu a příjmu potravy (Vogt a Tolley, 2004; Kozák a kol., 2015). To znamená, že jsou vystavena vlivům okolního prostředí a chráněna abdomenem samice a její péčí – pohybem pleopodů, čištěním apod. (Gherardi, 2002; Vogt a Tolley, 2004).

Pro zjištění plodnosti experimentálních samic bylo použito úzké závislosti celkové plodnosti na počtu vajíček na 3. páru pleopodů zjištěné u samic, které do experimentu nebyly nasazeny. Pomocí regresní rovnice tak mohla být dopočtena pravděpodobná celková plodnost experimentálních samic. Samice použité v experimentu, tj. ty, ke kterým byl přisazen blešivec velkohrbý a samice kontrolní, se od sebe nelišily velikostí, hmotností, ani počtem ráčat připevněných na 3. páru pleopodů. Proto i dopočtené celkové plodnosti byly velmi podobné u obou skupin. Jediný rozdíl byl tedy pouze ne/přisazení blešivce velkohrbého v počtu 16 ks na experimentální box, tj. v hustotě cca 400 ks na m^2 . Tato početnost v přepočtu odpovídá hustotě blešivce velkohrbého zjištěné v reálných podmínkách (MacNeil a kol., 2010). Tato hustota rozhodně není maximální zjištěnou hustotou blešivce velkohrbého. Ta může čítat i více jak desetinásobek, tj. 4 000 – 10 000 ks na m^2 a je obvykle dosahována koncem léta (van Riel a kol., 2006; Gallardo a kol., 2012). Nami zvolená hustota proto ilustruje spíše dobu, kdy dochází ke konečné fázi inkubace vajíček u raků,

tj. v květnu – červnu (Kozák a kol., 2015). Po uplynutí doby experimentu se statisticky významně lišil počet rácat a rozdíl od dopočtené celkové plodnosti mezi kontrolní skupinou a experimentální skupinou s nasazenými blešivci. Celkově byl schopen blešivec velkohrbý redukovat snůšku rácat raka signálního v 1. vývojovém stádiu o cca. 13 %, což ilustruje jeho velkou agresivitu a žravost (Dick a kol., 2002). Na pleopodech samic byla rovněž nalezena „napůlená“ rácata, kterým chyběl abdomen. Zároveň byly ale některé samice raka signálního schopny zkonzumovat více jak polovinu přidávaných blešivců.

U samic raka mramorovaného byly podmínky pokusu shodné (stejná hustota blešivců, velikost a vybavení experimentálního boxu). Jediným rozdílem bylo, že byly použity samice s vajíčky, protože v předchozím experimentu byla u raka mramorovaného zjištěna velmi vysoká míra predace blešivce na vajíčkách jako takových. Samice, které byly použity pro experiment, se stejně jako u raka signálního nelišily od samic kontrolních v délce hlavohruďi, v hmotnosti, ani v počtu vajíček na 3. páru pleopodů, tj. ani v celkové plodnosti. Na konci experimentu byl však opět statisticky významný rozdíl mezi snůškami kontrolní skupiny a skupiny s nasazenými blešivci. Blešivec velkohrbý byl tedy schopen úspěšně predovat přímo na vajíčkách připevněných na pleopodech samic raka mramorovaného, což mělo za následek průměrnou ztrátu téměř 14 %. Stejně jako v případě raka signálního byly samice v některých případech schopny redukovat počet blešivců na méně než polovinu.

Vzhledem k tomu, že v experimentálních plastových boxech byl jako substrát použit pouze rozpůlený květináč a 100 ml šterku, domnívám se, že blešivci tak neměli dostatek úkrytů pro únik a efektivní skrytí před samicí raka. V přírodních podmínkách by blešivci pro predaci přímo na samicí měli mnohem lepší podmínky. Samice by neměla téměř žádnou šanci zlikvidovat blešivce, kteří by se ukryvali v okolním substrátu, případně napadali snůšky z úkrytů. Z výsledků našich experimentů lze usuzovat, že přímá predace blešivce velkohrbého na inkubujících samicích raka signálního a raka mramorovaného (resp. pruhovaného) je v přírodních podmínkách možná a může mít znatelný efekt. Tento experiment potvrdil, že blešivec velkohrbý patří mezi druhy s vysokou predační schopností. Tento druh uplatňuje nejenom přímý predační tlak, ale i prostorové a potravní vytlačování původních populací zoobentosu a obsazování jejich biotopů, čímž fundamentálně narušuje přirozenou rovnováhu a dynamiku ekosystémů (Buřič a kol., 2009). Na to, že blešivec velkohrbý je značně

agresivním predátorem, poukazují i testy, které provedli Casellato a kol. (2007). Jejich testy prokázaly predaci blešivce v laboratorních podmínkách jak na jikrách ryb, tak i na zástupcích bezobratlých (larvách pakomárů rodu *Chironomus*, dospělých berušky vodní *Asellus aquaticus*, a blešivcích *Echinogammarus stammeri*).

Další částí experimentální práce bylo sledování míry predace blešivce velkohrbého na ráčatech raka signálního a mramorovaného. Musil (2007) uvádí, že ráčata jsou pro blešivce velkohrbého vhodnou kořistí, kterou efektivně loví díky aktivnímu pohybu. U raka signálního ale byla zjištěna poměrně nízká schopnost blešivce velkohrbého lovit ráčata a následně je konzumovat. To je dáno, stejně jako u vajíček raka signálního, jejich větší velikostí. Kanta (2007) uvádí 9,8 mm jako průměrnou délku těla ráčete raka signálního ve 2. vývojovém stádiu, tj. ve stádiu dosažení samostatnosti. Během tohoto experimentu bylo pouze 13 z 63 blešivců schopno ráčata zkonzumovat. Počet blešivců, kteří raka pouze usmrtili a poškodili, byl o něco vyšší (18 ks). Musíme si ale uvědomit, že průměrná hmotnost ráčat byla 22,5 mg, což je skutečně vysoká hmotnost v porovnání s minimální velikostí blešivce, který usmrtil (47,5 mg) nebo zkonzumoval ráče raka signálního (47,7 mg). To znamená, že hmotnost kořisti v těchto případech činila 47,2 % hmotnosti predátora, což opět potvrzuje tvrzení Dicka a Platvoeta (2001), že v chování blešivce je patrný vysoký stupeň agrese vůči ostatním organismům. Přestože Buřič a kol. (2009) uvádí, že vhodnou kořistí pro blešivce mohou být ráčata raka pruhovaného, protože ve svých vývojových stádiích dosahují velmi malých rozměrů (Kanta, 2007), tímto experimentem jsme potvrdili, že blešivec je schopný predovat i na poměrně velkých ráčatech raka signálního. To může znamenat jistou míru rizika pro populace původních druhů raků v místě překryvu výskytu s blešivcem velkohrbým.

Jiná situace se očekávala u predace blešivce velkohrbého na ráčatech raka mramorovaného, který má velmi malá ráčata ve stádiu dosažení samostatnosti (Vogt, 2004), stejně jako je tomu u ráčat raka pruhovaného. (Kanta, 2007), a představují tak potenciálně vhodnou kořist pro blešivce velkohrbého (Kanta, 2007; Buřič a kol., 2009). Pro experiment byla použita ráčata ve 3. vývojovém stádiu (stádium dosažení samostatnosti u čeledi Cambaridae, kdy už měla plně vyvinutý a pohyblivý telson a byla plně pohyblivá a samostatná (Sietz a kol., 2005). V experimentu bylo patrné dominantní postavení blešivce jako predátora. Vysokou agresivitu blešivce potvrzuje i Devin a kol. (2003), který uvádí, že blešivec často dokáže zaútočit i na raná vývojová stádia malých

obratlovců, přičemž ani větší velikost kořisti často nebývá pro blešivce překážkou pro její napadení, což bylo potvrzeno i v našem experimentu u raka signálního. Viditelně ale agresivita toho druhu více vyniká v případě adekvátní velikosti kořisti. Každý jedinec blešivce velkohrbého byl v tomto experimentu schopen zkonsumovat alespoň jedno ráče raka mramorovaného. Statisticky bylo dokázáno, že blešivci byli během 24 hodinového experimentu schopni zkonsumovat ráčata, která tvořila až více než 27 % jejich hmotnosti. Velikost blešivce měla přímý vliv na počet zkonsumovaných ráčat. Pro zjištění míry úsilí pro vyhledání a zpracování kořisti byla použita analýza funkční odpovědi a výpočet jejích parametrů, která byla zpracována konzultantem Ing. Mgr. Lukášem Veselým (Veselý a kol., 2017). Můžeme předpokládat, že vzhledem k pohyblivosti ráčat musel blešivec vyvinout výrazně větší úsilí pro vyhledání kořisti, než u vajíček raka mramorovaného. Stejně tak ale signifikantně vzrostla i rychlost zpracování kořisti, což v důsledku vedlo k většímu množství zkonsumovaných ráčat.

Z experimentů, které byly provedeny na vajíčkách a na ráčatech raka signálního a raka mramorovaného lze usuzovat, že především u raků z čeledi Cambaridae existuje vysoká pravděpodobnost, že blešivec velkohrbý může významně ovlivnit jejich populace přímou predací na jejich potomstvu. Pro čeleď Astacidae, která byla v našem experimentu zastoupena rakem signálním, zdá se takové riziko nepředstavuje.

Proto, aby byl obrázek úplný, bylo nutné zhodnotit i roli blešivce velkohrbého jako kořisti raků. V konečném efektu se totiž tyto taxony mohou vzájemně eliminovat nebo v případě bohaté potravní nabídky naopak zvyšovat tlak na ostatní složky společenstev. Jak uvádí Kozák a kol. (2015), v přírodě tvoří významnou část potravy raka zoobentos. Zatímco blešivec velkohrbý může v přírodních podmínkách predovat na vajíčkách raků, či ráčatech, může nastat i opačná situace, kdy bude predátorem rak. Z toho důvodu byl realizován experiment, kde se stanovila míra predace na blešivci velkohrbém (míra úsilí pro vyhledání kořisti a doba zpracování kořisti) u raka signálního i u raka mramorovaného. Pomocí analýzy funkční odpovědi a výpočtu jejích parametrů bylo zjištěno, že míra úsilí pro vyhledání kořisti byla u obou dvou ráčích druhů velice podobná, ale byl zjištěn statisticky významný rozdíl mezi dobou zpracování kořisti. Rak mramorovaný zpracovával kořist oproti raku signálnímu výrazně rychleji (obr. 17), což je pravděpodobně zapříčiněno tím, že rak mramorovaný vykazuje zvýšenou noční i denní aktivitu (Chucholl a kol., 2012), ale zároveň může být obrázkem celkově jiné ekologické strategie druhu (Kozák a kol., 2015).

Svoji roli zde neoddiskutovatelně sehrála i velikost prostoru a především nedostatek úkrytů pro blešivce. Podle Devina a kol. (2003) blešivec vyhledává substrát s dostatečným množstvím úkrytů, ať už se jedná o ponořenou makrovegetaci, nebo hrubý štěrk, například na písčitém dně se vůbec nevyskytuje. V přírodních podmínkách by tak blešivec měl větší šanci před rakem uniknout či se ukrýt do substrátu. Pro zjištění predačního potenciálu byly ale experimentální podmínky optimální. Obecně lze předpokládat, že velikost prostoru a členitost substrátu s dostatkem úkrytů (komplexita prostředí) je limitujícím faktorem, který má zásadní vliv na interakce těchto dvou druhů. Stejně tak mohou být ovlivněny přítomností jiných potravních organismů nebo jiných druhů predátorů. Provedené experimenty tak mohou sloužit jako základna pro další rozvíjející studie, které budou brát v úvahu další limitující faktory.

6. Závěr

Ve své diplomové práci jsem se snažila přinést ucelené informace o třech nepůvodních druzích koryšů, kteří se vyskytují na území České republiky a následně experimentálně stanovit jejich vzájemnou potravní interakci, především prokázat agresivitu blešivce velkohrbého vůči ostatním organismům. Hlavními experimentálními druhy byly rak signální, rak mramorovaný a blešivec velkohrbý. Rozsah práce byl vymezen na prozkoumání vzájemných vztahů mezi blešivcem velkohrbým a vajíčky raků, ráčaty a samicemi inkubujícími snůšky vajíček nebo vylíhlých ráčat a adultními popř. subadultními raky.

Z výsledků diplomové práce vyplývá, že blešivec disponuje silnou agresivitou vůči ostatním koexistujícím organismům a je schopen útočit na kořist bez toho, aniž by ji pozřel. Tato vlastnost z něj tvoří nebezpečného predátora, který představuje vážnou hrozbu pro organismy vyskytující se ve společném biotopu. Je navíc schopen útočit na snůšky vajíček a ráčat aktivně opečovávaných samicí. V současné době tyto nepůvodní druhy svévolně expandují jak v rámci Evropy, tak i v rámci České republiky, a neexistuje radikální způsob, jak tomuto šíření zabránit. Vzhledem k jejich agresivitě a vysoké potravní aktivitě znamenají riziko pro invadované ekosystémy. Jedinou možností boje proti těmto nepůvodním druhům je snaha o zabránění jejich šíření v rámci vodních ekosystémů. Důležitou součástí prevence je osvěta veřejnosti, zlepšování vodního prostředí a životních podmínek pro původní druhy koryšů. V rámci diplomové práce byla zjištěna nejen predace blešivce na vývojových stádiích raků, ale byl prokázán i fakt, že adultní jedinci raka signálního a raka mramorovaného jsou schopni predovat na poměrně velkých dospělých blešivce velkohrbého. Což by v přírodních podmínkách, především u raka mramorovaného, mohlo mít za následek jeho predaci na našich původních blešivcích. Otázkou zůstává, jak by interakce těchto druhů vypadaly v případě možnosti výběru kořisti a větší komplexnosti podmínek v experimentu. Větší množství experimentů ale již v rámci této práce nebylo možné realizovat. Přestože experimenty byly provedeny v experimentálních podmínkách, závěry této práce potvrzují, že obavy z šíření nepůvodních druhů koryšů, především raka mramorovaného a blešivce velkohrbého, jsou opodstatněné a mohlo by dojít k přímému i nepřímému predačnímu tlaku na naše původní druhy koryšů. Provedené experimenty a jejich výsledky v blízké budoucnosti poslouží jako základna pro další

rozvívající studie, které zohlední i další faktory, jakými jsou například velikost prostoru, dostatek úkrytů, či přítomnost jiných potravních organismů nebo predátorů.

7. Přehled použité literatury

- Baçela-Spychalska, K., Wattier, R.A., Genton, C., Rigaud, T., 2012. Microsporidian disease of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus* and the potential for its transfer to local invertebrate fauna. *Biological Invasions* 14: 1831-1843.
- Bacela-Spychalska, K., Van der Velde, G., 2013. There is more than one 'killer shrimp': trophic positions and predatory abilities of invasive amphipods of Ponto-Caspian origin. *Freshwater Biology* 58: 730-741.
- Banha, F., Anastácio, P.M., 2014. Desiccation survival capacities of two invasive crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 413: 01.
- Berezina, A., Ďuriš, Z., 2008. First record of the invasive species *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Vltava River (Czech Republic). *Aquatic Invasions* 3: 467-472 .
- Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars H.A.M., Gollasch, S., Van der Velde, G., 2002. Geographical patterns in range extensions of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59 (7): 1159-1174.
- Bij de Vaate, A., 2003. Degradation and recovery of the freshwater fauna in the lower sections of the Rhine and Meuse. Wageningen University dissertation, 83 s.
- Boets, P., Lock, K., Messiaen, M., Goethals, P.L.M., 2010. Combining data-driven methods and lab studies to analyse the ecology of *Dikerogammarus villosus*. *Ecological Informatics* 5: 133-139.
- Boets, P., Pauwels, I. S., Lock, K., Goethals, P.L.M., 2014. Using an integrated modelling approach for risk assessment of the „killer shrimp“ *Dikerogammarus villosus*. *River Research and Applications* 30: 403-412.
- Bollache L., Devin S., Wattier R., Chovet M., Beisel J. N., Moreteau J. C, Rigaud T., 2004. Rapid range extension of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in France: potential consequences. *Archiv für Hydrobiologie* 160 (1): 57-66.
- Brujjs, M.C.M., Kelleher, B., van der Velde, G., Bij de Vaate, A., 2001. Oxygen consumption, temperature and salinity tolerance of the invasive amphipod *Dikerogammarus villosus*:

- indicators of further dispersal via ballast water transport. *Archiv für Hydrobiologie* 152: 633-64.
- 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.
- Casellato, S., Visentin, A., La Piana, G., 2007. The predatory impact of *Dikerogammarus villosus* on fish. In: Gherardi F., 2007. *Biological Invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats*. Springer, the Netherlands, 495-506.
- Casellato, S., La Piana, G., Latella, L., Ruffo, S., 2014. *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky, 1894) (Crustacea, Amphipoda, Gamaridae) for the first time in Italy. *Italian Journal of Zoology* 73: 97-101.
- DAISIE, 2011. Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe, European Amiens <http://www.europe-aliens.org> (navštíveno 9.2.2016)
- Devin, S., Beisel, J.N., 2006. *Dikerogammarus villosus*. Delivering Invasive Alien Species Inventories for Europe (DAISIE). http://www.europealiens.org/pdf/Dikerogammarus_villosus.pdf Accessed May 17: 2011.
- Devin, S., Beisel, J.N., Bachmann, V., Moreteau, J.C., 2001. *Dikerogammarus villosus* (Amphipoda: Gamaridae) : Another invasive species newly established in the Moselle river and French hydrosystems. *Annales De Limnologie – International Journal of Limnology* 37: 21-27.
- Devin, S., Picaud, C., Beisel, J. N., Moreteau, J. C., 2003. Ecological traits of the invader *Dikerogammarus villosus* on a mesohabitat scale. *Archiv für Hydrobiologie* 158 (1): 43-56.
- Devin, S., Picaud, C., Beisel, J. N., Moreteau, J. C., 2004. Life history traits of the amphipod invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda) in the Moselle River, France. *International Review of Hydrobiology* 89 (1): 21-37.
- Dorn, N.J., Volin, J.C., 2009. Resistance of crayfish (*Procambarus spp.*) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 766-777.

- Dick, J.T.A., Platvoet, D., 2000. Invading predatory crustacean *Dikerogammarus villosus* eliminates both native and exotic species. *Proceedings of the Royal Society B-Biological Sciences* 267: 975-982.
- Dick, J. T. A., Platvoet, D., 2001. Predicting future aquatic invaders; the case of *Dikerogammarus villosus*. *Aquatic Nuisance Species Digest* 4 (3): 25-27.
- Dick, J. T. A., Platvoet, D., Kelly, D. W., 2002. Predatory impact of the freshwater invader *Dikerogammarus villosus* (Crustacea: Amphipoda). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1078-1084.
- Dick, J.T.A., Alexander, M.E., MacNeil, C., 2013. Natural born killers: an invasive amphipod is predatory throughout his life-history. *Biological Invasions* 15: 309 -313.
- Eckoldt, M., 1998. Flüsse und Känale, Die Geschichte der deutschen Binnenwasserstraßen. DLV Verlag, Braunschweig.
- Edsman, L., 2004. The Swedish story about import of live crayfish. *Bull. Fr. Pêche Piscic.* 372-373 : 281-288.
- Filipová, L., Petrušek, A., Kozák, P. & Polícar, T.. 2006. *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) - rak signální. - In: J. Mlíkovský & P. Stýblo (eds.). *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, 238-245.
- Füreder, L., Pöckl, M., 2007. Ecological traits of aquatic NIS invading Austria freshwaters. In: Gherardi F., 2007. *Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution and threats*. Springer, the Netherlands, 231-257.
- Gallardo, B., Dodd, J.A., Aldridge, D.C. 2012, A Preliminary Assessment of the Impact of *Dikerogammarus villosus* on Ecological status for the Water Framework Directive.
- Technical Report, staženo z: https://www.researchgate.net/publication/251571516_A_Preliminary_Assessment_of_the_Impact_of_Dikerogammarus_villosus_on_Ecological_status_for_the_Water_Framework_Directive
- Gallardo, B., Errea M.P., Aldridge D.C., 2012. Application of bioclimatic models coupled with network analysis for risk assessment of the killer shrimp *Dikerogammarus villosus*, in Great Britain. *Biological Invasions* 14: 1265-1278 .

- Gherardi, F., 2002. Behaviour . In : Holdich D.M. (ed): Biology of Freshwater Crayfish, Blackwell Science Ltd., London,UK 258-290.
- Goldman, C.R., 1973: Ecology and physiology of the California crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in relation to its suitability for introduction into European waters. - Freshwater Crayfish 1: 106-120 .
- Grabowski, M., Bacela, K., Wat, R., 2007. *Dikerogammarus villosus* (Sowinski, 1984) (Crustacea: Amphipoda) colonizes next alpine lake – Lac du Bourget, France. Aquatic Invasions 2: 268-271.
- Hager, J., 1996. Edelkrebse. Leopold Stocker, Verlag, Graz-Stuttgart, 128-130.
- Holdich D.M., Haffner, P., Noel, P., Carral, J., Füreder, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Śmietana, P., Taugbol, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P., Reynolds, J.D., Haffner, P., (eds): Atlas of Crayfish in Europe. Publications Scientifiques du MNHN, Paris, 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. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 11: 394-395.
- Holling, C. S., 1959. Some Characteristics of Simple Types of Predation and Parasitism. Canadian Entomologist 91: 385-398.
- Holling, C. S., 1965. The Functional Response of Predators to Prey Density and its Role in Mimicry and Population Regulation 97 (S45) : 5-60.
- Chucholl, C., 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., Daudey, T., 2008. First record of *Orconectes juvenilis* (Hagen, 1870) in eastern France: update to the species identity of a recently introduced orconectid crayfish (Crustacea: Astacida). Aquatic Invasions 3: 105-107.
- Chucholl, C., 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.

- 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 :510-520.
- Jazdzewski K., Konopacka A., Grabowski K., 2005. Native and alien Malacostracan Crustacea along the Polish Baltic Sea Coast in the twentieth century. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 34 (1): 175-193.
- Jánský, V., Mutkovič, A., 2010. Rak *Procambarus* sp. (Crustacea : Decapoda : Cambaridae) - Prvý nález na Slovensku. *Zborník Slovenského Národného Múzea (Acta rerum naturalium Musei Nationalis Slovaci Bratislava)* 56 : 64-67.
- Jones, J.P.G., Rasamy, J.R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M., Raminosoa, N., Ravoahangimalala, O., 2009. The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions* 11: 1475-1482 .
- Josens, G., Vaate, A bij de., Usseglio-Polatera, P., Cammaerts, R., Cherot, F., Grisez, F., Verboonen, P., Bossche, J.P.V., 2005. Native and exotic Amphipoda and other Peracarida in the River Meuse: new assemblages emerge from a fast changing fauna. *Hydrobiologia* 542 : 203-220 .
- Jurek, L., 2014. Biologie a invazivní šíření raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) na Vysočině. *Bakalářská práce. Fakulta rybářství a ochrany vod JU České Budějovice, 27 s.*
- Kanta, J., 2007. Porovnání postembryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. *Diplomová práce. Zemědělská fakulta JU České Budějovice, České Budějovice, 74 s.*
- Kawai, T., Scholtz, G., Morioka, S., Ramanamandimby, F., Lukhaup, C., Hanamura, Y., 2009. Parthenogenetic alien crayfish (Decapoda: cambaridae) spreading in Madagascar. *Journal of Crustacean Biology* 29 : 562-567 .
- Kočí, L., 2009. Potravní interakce mezi dvěma koexistujícími druhy nepůvodních korýšů-blešivce *Dikerogammarus villosus* a raka *Orconectes limosus*. *Diplomová práce. Zemědělská fakulta JU České Budějovice, 49 s.*
- Konopacka A., 2004. Inwazyjne skorupiaky obunogie (Crustacea: Amphipoda) w wodách Polski. *Przegląd Zoologiczny* 48 : 141-162.

- Kouba, A., 2007. Porovnání embryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, katedra Rybářství, 82 s.
- Kouba, A., Buřič, P., Petrusek, A., 2013. Druhy rakt v Evropě, 75–152. In: Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Policar, T., 2013. Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, 418 s.
- Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 413: 5 s.
- Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2014. Continental – wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 413 s.
- Kozák, P., Buřič, M., Policar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny- cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controled conditions. Bull Fr. Peche Piscic, 380-381.
- Kozák, P., Policar, T., Buřič, M., Kouba, A., 2009. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR (druhé přepracované vydání). Edice Metodik (technologická řada), FROV JU, Vodňany 92 : 27 s.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Policar, T., 2013. Biologie a chov raků. FROV JU Vodňany, 418 s.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Policar, T., Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod 2014, 1. vydání, 418 s., ISBN 978-80-87437-42-1.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková-Balcarová, E., Policar, T., 2015. Biologie a chov raků. 2. upravené vydání, FROV JU, Vodňany, 429 s.
- Kozubíková, E., Petrusek, A., Ďuriš, Z., Martín, M. P., Diéguez-Uribeondo, J., Oidtmann, B., 2008. The old menace is back: Recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic. Aquaculture 274 : 208-217.
- Kozubíková, E., Filipová, L., Kozák, P., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Uribeondo, J., Oidtmann, B., Petrusek, A., 2009. Prevalence of the crayfish plague pathogen

Aphanomyces astaci in invasive American crayfishes in the Czech Republic. Conservation Biology, DOI 10.1111/j.1523-1739.2009.01240.

Lewis, S. D., 2002. *Pacifascatus*. Biology of Freshwater Crayfish in Holdich D. M., Blackwell Science Ltd, London, ed: 511-540

Lipták, B., Mrugala, A., Pekárik, L., Mutkovič, A., Gula, D., Petrusek, A., Kouba a., 2016. Expansion of the marbled crayfish in Slovakia: beginning of an invasion in the Danube catchment? Journal of Limnology (in press).

Lohniský, K., 1984. Rozšíření raků ve východních Čechách a jeho změny v posledních desetiletích / Occurrence of crayfish in East Bohemia and the changes in last decades. Zpravodaj, Krajské muzeum.

Lozán, J.L., 2000. On the threat to the European crayfish: A contribution with the study of the activity behaviour of four crayfish species (Decapoda: Astacidae). Limnologica - Ecology and Management of Inland Waters 30: 156-161.

MacNeil, C., Platvoet, D., Dick, J.T.A., Fielding, N., Constable, A., Hall, N., Aldridge, D., Renals, T., Diamond, M., 2010. The Ponto- Caspian „killer shrimp“, *Dikerogammarus villosus* (Sowinsky,1894), invades the British Isles. Aquatic Invasions 5 (4) : 441-446.

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., Kohlmann, K., Scholtz, G., 2007. The parthenogenetic Marmorkrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. Naturwissenschaften 94 : 843- 846 .

Martin, P., Dorn, N., Kawai, T., Heiden, C., Scholtz, G., 2010. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). Zoology 79 (3) :107-118.

Marzano, F. N., Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Piccinini, A., Gibertini, G., 2009. The first record of the marbled crayfish adds further threats to fresh waters in Italy. Aquatic Invasions 4 : 401-404.

Mlíkovský, J., Stýblo, P., 2006. Nepůvodní druhy fauny a flory České republiky. Praha, ČSOP, 496 s.

- Musko, I. B., 1993. The live history of *Dikerogammarus villosus* (Eichw.) (Crustacea: Amphipoda) living on macrophytes in Lake Balaton (Hungary). *Archiv Hydrobiologie* 127 : 227 - 238 .
- Musil M., 2007. Sledování aktivity raka říčního (*Astacus astacus*) a raka pruhovaného (*Orconectes limosus*) v laboratorních podmínkách. Diplomová práce. Zemědělská fakulta JCU České Budějovice, České Budějovice, 65 s.
- Novitsky, R. A., Son, M. O., 2016. The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*](Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegrina* 5 : 44 - 46 .
- Patoka, J., Kalous, L., Kopecký, O., 2014. Risk assessment of the crayfish pet trade based on data from the Czech Republic. *Biological Invasions* 12: 2489-2494.
- Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtýl, M., Franta, P., Tropek, R., Kalous, L., Petrušek, A., Kouba, A., 2016. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled : Evidences from the Czech Republic. *Biologia* 71/12 : 135-138.
- Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E., Bradley, P., 2009. The impact of signal crayfish (*Pacifascatus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 12: 394-395.
- Petrušek A., Filipová L., Ďuriš Z., Horká I., Kozák P., Polícar T., Štambergová M., Kučera Z., 2006. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic, Past and Present. *Bull. Fr. Peche Piscic*, 380- 381, 903-918.
- Pöckl, M., 2007. Strategies of a successful new invader in European fresh waters: fecundity and reproductive potential of the Ponto-Caspian amphipod *Dikerogammarus villosus* in the Austrian Danube, compared with the indigenous *Gammarus fossarum* and *G. roeseli*. *Freshwater Biology* 52 : 49-64.
- Polícar, T., Kozák, P., 2000. Výskyt raků v ČR. - Bulletin VÚRH Vodňany 36, 1-2: 18-22 .

- R Core Team., 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <https://www.R-project.org/>.
- Rewicz, T., Grabowski, M., MacNeil, C., Bacela- Spsychalska, K., 2014. The profile of a „perfect“ invader – the case of killer shrimp, *Dikerogammarus villosus*. Aquatic Invasions 9 : in press.
- Rewicz, T., Wattier, R., Grabowski, M., Rigaud, T., & Bacela-Spsychalska, K. (2015). Out of the Black Sea: phylogeography of the invasive killer shrimp *Dikerogammarus villosus* across Europe. *PLoS one*, 10(2), e0118121.
- Rutledge, P.S., Pritchard, A. W., 1981. Scope for activity in the crayfish *Pacifastacus leniusculus*. American Journal of Physiology 240 s.
- Řezníčková, P., Opatřilová, L., Němějcová, D., Kokeš, J., 2011. Makrozoobentos epipotamálních úseků řek Labe a Vltavy- příspěvek k poznání společenstev hlubokých částí dna. VTEI 53 (1) : 23-28.
- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., Maier, G., 2005. Ontogeny of Marmorkrebs (Marbled Crayfish): a Parthenogenetic Crayfish with unknown origin and Phylogenetic position. Journal of Experimental Zoology 303A : 393-405.
- Scholts, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesi in an outsider crayfish. Nature 421: 806.
- Schönborn, W., Risse-Buhl, U., 2013. Lebruch der Limnologie, ISBN-13: 978-3510652754
- Soes, M., Ekelen, R., 2006. Rivierkreeften, een oprukkend probleem? De Levende natuur 107 (2) : 56-59.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D. & Haffner, P., 2006: Atlas of crayfish in Europe. - Muséum National d'Histoire Naturelle, Patrimoines Naturels 64 : 95-97.

- Staddon, J.E.R., 1983. "Foraging and Behavioral Ecology." Adaptive Behavior and Learning. First Edition ed. Cambridge UP.
- Svobodová Z. a kol., 1987. Toxikologie vodních živočichů. SZN, Praha, 189-197.
- Špaček J., Koza V., Havlíček V., 2003. Isopoda, Amphipoda and Decapoda on monitoring profiles on Labe River in the Czech Republic. In: Bitušík P., Novíkmec M., Proceedings of the 13th Conference of Slovak Limnological Society and Czech Limnological Society, Bánská Štiavnica. June 2003. Acta Facultatis Ecologiae 10: 109 s.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha, 30-31.
- Thiel, M., 2003. Extended parental care in crustaceans – an update. Rev. chil. Hist. Nat. 76 : 205-218.
- van Riel M.C., van der Velde, G., Rajgopal, S., Marguillier, S., Dehairs, F., bij de Vaate, A., 2006. Trophic relationships in the Rhine food web during invasion and after establishment of the Ponto-Caspian invader *Dikerogammarus villosus*. Hydrobiologia 565: 39-58.
- Veselý, L., Buřič, M., Kouba, A., 2015. Hardy exotice species in temperate zone: Can „warm water“ crayfish invaders establish regardless of low temperatures? Scientific Reports 5:16340. doi: 10.1038/srep 16340.
- Veselý L., Boukal D., Buřič M., Kuklina I., Fořt M., Yazicioglu B., Prchal M., Kozák P., Kouba A., Sentis A., 2017. Effects of prey availability, temperature and predator diversity on surplus killing in a freshwater food web. Scientific Reports, (under review).
- 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., 2008. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. Journal of Zoology 276 (1) : 1-13.
- Vogt, G., 2011. Marmorcrebs: Natural crayfish clone as emerging model for various biological disciplines. Journal of Biosciences 36(2): 377-382.
- Vogt, G., C. Falckenhayn, A. Schrimpf, K. Schmid, K. Hanna, J. Panteleit, M. Helm, R. Schulz, F. L., 2015. The marbled crayfish as a paradigm for saltational speciation by autopolyploidy and parthenogenesis in animals. Biology Open 4 : 1583-1594.

8. Přílohy

Příloha 1 : Tabulky s výskytem raka signálního a raka mramorovaného v Evropě (Kouba a kol., 2014).

Territories	ICS					Old NICS			New NICS						
	ASA	ASL	ASP	APP	APT	OCL	PFL	PCC	OCI	OCJ	OCV	PCA	PCF	CXD	CXQ
Albania	+				+										
Andorra	+														
Armenia		+													
Austria	+	+		+	+	+	+	+							
Azerbaijan			+												
Azores (Pt)								+							
Belarus	+	+				+									
Belgium	+	+				+	+								
Bosnia-Herzeg.	+	+		+	+										
Bulgaria	+	+			+										
Corsica (Fr)				+		+									
Croatia	+	+		+	+	+	+								
Cyprus	+							+							
Czech Republic	+	+			+	+	+								
Denmark	+	+					+								
England	+	+		+		+	+	+			+	+			
Estonia	+						+								
Finland	+						+								
France	+	+		+	+	+	+	+	+	+					
Georgia	+	+													
Germany	+	+		+	+	+	+	+	+				+		
Greece	+	+			+		+								
Hungary	+	+			+	+	+								
Irish Republic				+											
Italy	+	+		+	+	+	+	+							+
Kaliningrad (Ru)	+	+				+	+								
Kazakhstan		+	+												

Territories	ICS					Old NICS			New NICS						
	ASA	ASL	ASP	APP	APT	OCL	PFL	PCC	OCI	OCJ	OCV	PCA	PCF	CXD	CXQ
Latvia	+	+				+	+								
Liechtenstein	+			+											
Lithuania	+	+				+	+								
Luxembourg	+	+			+	+	+								
Macedonia	+				+										
Majorca (Sp)								+							
Moldova	+	+													
Montenegro	+			+	+										
Netherlands	+	+				+	+	+			+	+			
Northern Ireland				+											
Norway	+						+								
Poland	+	+				+	+								
Portugal							+	+							
Romania	+	+			+	+									
Russia (Eur)	+	+	+				+								
Sardinia (It)				+				+							
Scotland				+			+								
Serbia	+	+			+	+									
Sicily (It)								+							
Slovakia	+	+			+	+	+						+		
Slovenia	+			+	+		+								+
Spain				+		+	+	+						+	
Sweden	+						+								
Switzerland	+	+		+	+	+	+	+							
Tenerife (Sp)								+							
Turkey (Eur)		+			+										
Ukraine	+	+	+		?										
Wales				+			+								
Total	39	32	4	18	20	22	29	15	2	1	2	2	2	2	1

Příloha 2 : Tabulky s nasazenými koncentracemi vajíček raka signálního a následná doinkubace vajíček 30. 4. 2015 a 7. 5. 2015.

24.4.2015								
oznažení	nasazeno vajíček	hmotnost dikerogammara (mg)	počet zbylých celých vajec	počet naseklých ale nenažraných vajec	počet nedožraných vajec	celkem zbylých vajec vč.nažraných a naseklých	celkem sežraných vajíček	celkem zničených vajíček
10	10	43	10	0	0	10	0	0
10	10	72	9	0	1	10	0	1
10	10	52	10	0	0	10	0	0
10	10	48	10	0	0	10	0	0
10	10	40	10	0	0	10	0	0
10	10	47	10	0	0	10	0	0
10	10	54	10	0	0	10	0	0
15	15	68	12	0	1	13	2	3
15	15	49	15	0	0	15	0	0
15	15	48	13	0	0	13	2	2
15	15	96	14	0	0	14	1	1
15	15	59	12	0	1	13	2	3
15	15	61	15	0	0	15	0	0
15	15	49	15	0	0	15	0	0
15	15	198	14	0	0	14	1	1
20	20	41	20	0	0	20	0	0
20	20	41	20	0	0	20	0	0
20	20	36	19	1	0	20	0	1
20	20	48	20	0	0	20	0	0
20	20	46	19	0	0	19	1	1
20	20	41	20	0	0	20	0	0
20	20	41	19	1	0	20	0	1
20	20	130	18	0	1	19	1	2
25	25	45	25	0	0	25	0	0
25	25	44	25	0	0	25	0	0
25	25	131	22	0	2	24	1	3
25	25	40	23	0	1	24	1	2
25	25	54	24	1	0	25	0	1
25	25	90	22	0	1	23	2	3
25	25	36	25	0	0	25	0	0
25	25	49	25	0	0	25	0	0

30.4.2015								
oznažení	nasazeno vajíček	hmotnost dikergammara (mg)	počet zbylých celých vajec	počet naseklých ale nenažraných vajec	počet nedožraných vajec	celkem zbylých vajec vč.nažraných a naseklých	celkem sežraných vajíček	celkem zničených vajíček
10	10	43	10	0	0	10	0	0
10	10	72	7	0	0	7	3	3
10	10	52	10	0	0	10	0	0
10	10	48	10	0	0	10	0	0
10	10	40	9	0	0	9	1	1
10	10	47	9	0	0	9	1	1
10	10	54	9	0	0	9	1	1
15	15	68	12	0	0	12	3	3
15	15	49	13	0	1	14	1	2
15	15	48	14	1	0	15	0	1
15	15	96	6	1	2	9	6	9
15	15	59	12	0	0	12	3	3
15	15	61	7	4	2	13	2	8
15	15	49	13	0	0	13	2	2
15	15	198	6	1	3	10	5	9
20	20	41	19	0	0	19	1	1
20	20	41	17	0	1	18	2	3
20	20	36	19	0	0	19	1	1
20	20	48	20	0	0	20	0	0
20	20	46	19	0	0	19	1	1
20	20	41	19	0	0	19	1	1
20	20	41	19	0	0	19	1	1
20	20	130	8	4	2	14	6	12
25	25	45	25	0	0	25	0	0
25	25	44	20	0	5	25	0	5
25	25	131	17	0	2	19	6	8
25	25	40	24	0	0	24	1	1
25	25	54	24	0	0	24	1	1
25	25	90	17	0	1	18	7	8
25	25	36	25	0	0	25	0	0
25	25	49	25	0	0	25	0	0

7.5.2015								
oznažení	nasazeno vajíček	hmotnost diklerogammara (mg)	počet zbylých celých vajec	počet naseklých ale nenažraných vajec	počet nedožraných vajec	celkem zbylých vajec vč, nažraných a naseklých	celkem sežraných vajíček	celkem zničených vajíček
10	10	43	9	0	0	9	1	1
10	10	72	7	0	0	7	3	3
10	10	52	10	0	0	10	0	0
10	10	48	9	0	0	9	1	1
10	10	40	9	0	0	9	1	1
10	10	47	8	0	0	8	2	2
10	10	54	9	0	0	9	1	1
15	15	68	14	0	0	14	1	1
15	15	49	8	4	1	13	2	7
15	15	96	5	0	0	5	10	10
15	15	59	12	0	0	12	3	3
15	15	61	5	0	0	5	10	10
15	15	49	13	0	0	13	2	2
15	15	198	0	0	3	3	12	15
20	20	41	17	0	0	17	3	3
20	20	41	11	2	4	17	3	9
20	20	48	17	0	0	17	3	3
20	20	46	17	0	0	17	3	3
20	20	41	18	0	0	18	2	2
20	20	41	16	0	2	18	2	4
25	25	45	24	0	0	24	1	1
25	25	44	12	4	4	20	5	13
25	25	131	15	0	0	15	10	10
25	25	40	23	0	0	23	2	2
25	25	54	24	0	0	24	1	1
25	25	90	13	0	1	14	11	12
25	25	36	14	6	4	24	1	11
25	25	49	25	0	0	25	0	0

Příloha 3 : Částečně požráná ráčata raka signálního v experimentu s inkubujícími samicemi, foto: Miloš Buřič.



Příloha 4 : Samice raka mramorovaného požírající blešivce velkohrbého, foto: Kateřina Švagrová.



9. Abstrakt

Interakce nepůvodních druhů korýšů ve vodách ČR: Lovec nebo kořist?

Tato diplomová práce se zabývá nepůvodními druhy korýšů, kteří se již vyskytují nejen v Evropě ale úspěšně osidlují i území České republiky. Druhy, kterými se tato práce zabývá, jsou rak signální (*Pacifastacus leniusculus*), rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginialis*) a blešivec velkohrbý (*Dikerogammarus villosus*). Cílem diplomové práce bylo zjistit schopnost blešivce velkohrbého napadat a požírat vajíčka a ráčata výše zmíněných druhů raků, kteří byli použiti jako modeloví zástupci čeledi Astacidae a Cambaridae. Hlavním cílem bylo především potvrdit vysokou agresivitu blešivce velkohrbého a poukázat na to, že tento druh je schopen negativně ovlivnit (přímou predací na raných vývojových stádiích) i velikostně větší bezobratlé (raky). Zároveň jsme posuzovali, zda může být blešivec velkohrbý vhodnou potravou raků. Jak ukázaly experimenty, blešivec velkohrbý je schopen predovat nejen na vajíčkách a ráčatech raka signálního a raka mramorovaného, ale také predovat přímo na vajíčkách a vylíhlých ráčatech inkubovaných na abdomenu samic raků. Výsledky potvrdily teorii o jeho nebezpečnosti pro vodní ekosystémy a především jeho potenciál přímo ovlivňovat i populace větších druhů organismů. Zároveň lze na základě zjištěných výsledků konstatovat, že blešivec velkohrbý může být i vhodnou kořistí pro adultní a subadultní jedince raka signálního a adultní jedince raka mramorovaného.

Klíčová slova: Korýši, blešivec velkohrbý, rak mramorovaný, rak signální, invazivní druhy, interakce, predace.

10. Abstract

Interaction of non-native species of crustaceans in Czech waters: Predator or prey?

This diploma thesis deals with non-native species of crustaceans, which are already present not only in Europe but also successfully inhabit the territory of the Czech Republic. The species that this work deals with is the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*), marbled crayfish (*Procambarus fallax f. virginalis*) and the killer shrimp (*Dikerogammarus villosus*). The main goal of this study was to demonstrate the ability of killer shrimp to attack and prey on the crayfish eggs and hatchlings of above mentioned species, which were used not only for their presence in Czech Republic but also as model representatives of families Astacidae and Cambaridae. It was therefore the confirmation of high aggressiveness of killer shrimp and point out, that this species is capable of negatively influencing even the bigger invertebrates by direct predation on their early developmental stages. Another aim was to assess whether the killer shrimp can be a suitable prey for a crayfish. As the experiments have shown, killer shrimp is able to predate on crayfish eggs and hatchlings even directly on females abdomens where they are incubated and protected. The results confirmed the theory of killer shrimp hazards to aquatic ecosystems and its potential to directly influence the populations of larger organisms. At the same time, it has been found that killer shrimp may be a suitable prey for adult and subadult individuals of signal crayfish and adults of marbled crayfish.

Keywords : Crustacea, killer shrimp, marbled crayfish, signal crayfish, invasive species, interaction, predation.