

Jihočeská univerzita v Českých  
Budějovicích Fakulta rybářství a ochrany  
vod

Výzkumný ústav rybářský a  
hydrobiologický

Diplomová práce

**Vyhodnocení plodnosti raka signálního včetně post-  
ovulačního stavu vaječníků**

**Autor:** Bc. Martin Fojt

**Vedoucí diplomové práce:** Ing. Miloš Buřič, PhD

**Konzultant diplomové práce:** Ing. Jan Kubec

**Studijní program a obor:** Rybářství a ochrana vod

**Forma studia:** Kombinovaná

**Ročník:** II.

České Budějovice

2018

## Prohlášení:

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

V Českých Budějovicích dne:

---

Martin Fojt

## **Poděkování:**

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

**Zadání:**



# Obsah

<b>1. Úvod</b> .....	8
<b>2. Literární rešerše</b> .....	9
2.1. Popis raka signálního .....	9
2.2.1. Původní areál výskytu:.....	11
2.2.2. Důvod introdukce raka signálního do Evropy .....	12
2.2.3. Introdukce raka signálního do Evropy .....	12
2.2.4. Introdukce do České republiky .....	13
2.3. Reprodukce raků.....	13
2.3.1. Způsoby rozmnožování raků .....	14
2.3.2. Reprodukční soustava raků .....	14
2.3.3. Reprodukční ukazatele.....	18
2.4. Páření u raků .....	19
2.4.2. Kladení, oplození a připevnění vajíček.....	22
2.4.3. Inkubace vajíček .....	22
2.5. Životní cyklus vybraných původních a introdukovaných druhů raků žijících na území České republiky.....	23
2.6. Růst a svlékání .....	27
<b>3. Materiál a metodika</b> .....	30
3.1. Měření, vážení a značení raků .....	30
3.2. Průběh pokusu.....	32
3.3. Odběr vajíček.....	32
3.4. Pitva samic .....	33
3.5. Měření vajíček a vaječníků .....	33
3.6. Statistické vyhodnocení získaných dat .....	34
<b>4. Výsledky</b> .....	35
4.1. Růst a svlékání .....	35
4.2. Plodnost .....	39

4.3. Post-ovulační stav vaječníků .....	43
<b>5. Diskuse .....</b>	<b>48</b>
<b>6. Závěr .....</b>	<b>54</b>
<b>7. Seznam použité literatury .....</b>	<b>55</b>
<b>8. Abstrakt .....</b>	<b>63</b>
<b>9. Abstract.....</b>	<b>64</b>

# 1. Úvod

Raci jsou úspěšnou skupinou bezobratlých a z hlediska původního výskytu se nacházejí s výjimkou kontinentální Afriky a Antarktidy ve všech kontinentech. Nejvíce druhů raků se nachází v Severní Americe. Česká republika ale i celá Evropa jsou co do množství druhů raků chudými oblastmi. Rod *Pacifastacus*, do kterého patří rak signální (*Pacifastacus leniusculus* Dana 1852), je jediným severoamerickým rodem z čeledi Astacidae.

Rak signální patří mezi větší druhy raků. Jako náhrada za račím morem decimované populace raka říčního (*Astacus astacus* Linnaeus, 1758), byl rak signální záměrně introdukován do Evropy ke komerčním účelům. Zejména díky své velikosti, výtěžnosti a kvalitě masa. Velká adaptabilita, vysoká plodnost, odolnost račím moru a schopnost jej přenášet a z něj dělají vysoce invazivní druh, který je velkou hrozbou pro původní astakofaunu nejen na evropském kontinentu. Jsou známy případy, kdy po vysazení raka signálního došlo k ústupu až úplnému vymizení původních druhů raků. Výskyt tohoto druhu v ekosystému neovlivňuje pouze autochtonní astakofaunu ale i celý ekosystém. Byl například prokázán negativní vliv raka signálního na populace lososovitých ryb ve volných vodách ve Velké Británii.

Přesto je rak signální zároveň významnou komoditou v akvakultuře a lovu z volných vod minimálně v několika evropských zemích, především ve Skandinávii. Jednou z jeho předností je rychlejší růst a dospívání v porovnání s rakem říčním ve stejných podmínkách. Jeho vysoká plodnost z něj činí chovatelsky zajímavý objekt z hlediska produkce tržních raků.

Cílem této diplomové práce je, přinést podrobnější poznatky o plodnosti raka signálního a tím přispět ke komplexním znalostem reprodukce tohoto druhu.

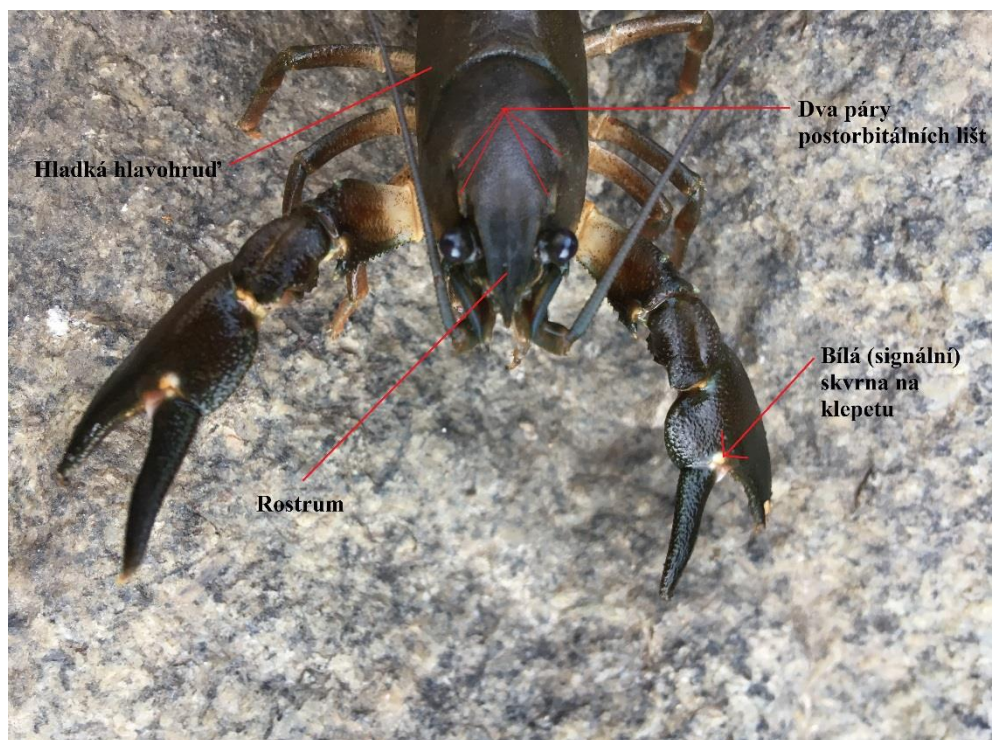


## 2. Literární rešerše

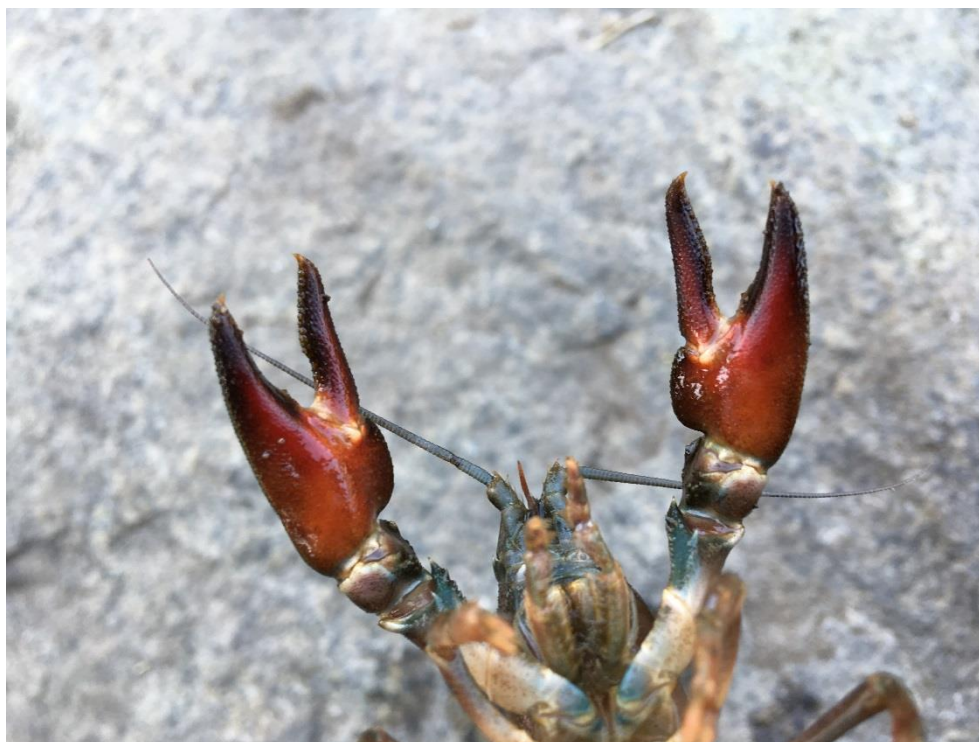
### 2.1. Popis raka signálního

Rak signální *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) je řazen mezi větší druhy raků a předpokládá se, že se dožívá až 20 let. Maximální celková délka těla je u samic uváděna do 12 cm, samci mohou dorůst až 16 cm. Výjimečně se můžeme setkat s většími jedinci. Maximální hmotnost těla se může pohybovat v rozmezí 200–250 g (Kouba a kol., 2014; Lewis, 2002).

Hlavohrud' raka signálního je hladká, mohutná a zcela bez trnů na bocích. V přední části hlavohrudi za bází rostra se nachází dva páry post-orbitálních lišt. Druhý pár může být méně výrazný (Kouřil a kol., 1997). Rostrum je špičaté, poměrně dlouhé a na rozdíl od raka říčního (*Astacus astacus* Linnaeus, 1758) je na horní straně hladké (Dubský a kol., 2003). Na kloubu klepeta mezi pohyblivým a nepohyblivým prstem bývá na svrchní straně bílá nebo tyrkysová skvrna (Štambergová a kol., 2009). Spodní strana klepet je červená. Spodní strana klepet nemá nikdy bílou, béžovou, narůžovělou nebo nažloutlou barvu (Holdich a kol., 2006). Nápadné světlé skvrny na kloubu klepet daly rakovi i jeho anglický potažmo český název (Kouřil a kol., 1997). Povrch klepet je stejně jako povrch hlavohrudi hladký. Barva těla je variabilní v závislosti na obývaném biotopu a obvykle se pohybuje od tmavě hnědé přes červeno-hnědou až po nevýrazně šedou barvu. Výjimečně se můžeme setkat s modře zbarvenými jedinci. Klepeta samců bývají větší než u samic (Kouba a kol., 2014). Obrázek č. 1 popisuje základní rozlišovací znaky raka signálního.



Obr. 1.: Charakteristické rozlišovací znaky raka signálního. Dva páry post-orbitálních lišt, hladká hlavohrud' a rostrum a typická světlá skvrna na kloubu klepete. Jedinec odchycený na lokalitě potok Kouba okr. Domažlice (foto: Martin Fojt, 2017).



Obr. 2.: Pohled na sytě červenou spodní stranu klepet raka signálního (foto: Martin Fojt, 2017).



Obr. 3.: celkový pohled na raka signálního. Jedinec odchycen na potoce Kouba okr. Domažlice.  
(foto: Martin Fojt, 2017)

## **2.2. Rozšíření raka signálního**

### **2.2.1. Původní areál výskytu:**

Rak signální je endemitem v západní části Severní Ameriky. Původní areál výskytu je mezi Pacifikem a Skalistými horami (Lewis, 2002). Jedná se o území od jihovýchodní Kanady (Britská Kolumbie) po střed Kalifornie a východ Spojených Států Amerických (Utah) (Holdich a kol., 2006).

### **2.2.2. Důvod introdukce raka signálního do Evropy**

Populace raka říčního byly koncem 19. a začátkem 20. století decimovány račím morem. Ve Švédsku tomu bylo od roku 1907 (jezero Mälaren). Nákaza přišla z Finska a postupně se rozšířila na téměř celé území Švédska (Unestam, 1965). Úbytek raků říčních stavil Švédsko před hospodářským problémem a pod tlakem veřejnosti došlo k hledání možných alternativ k raku říčnímu (Dubský a kol., 2003). Jelikož rak signální byl shledán, svými ekologickými a gastronomickými charakteristikami, shodným s rakem říčním, došlo k jeho úmyslnému vysazování. Skutečnost, že je přenašečem račího moru nebyla ještě v té době známa (Holdich a kol., 2006).

### **2.2.3. Introdukce raka signálního do Evropy**

Poprvé byl ale rak signální introdukován na území Evropy až v roce 1959. Raci pocházeli z jezera Tahoe v Kalifornii a byli přivezeni do Švédska v omezeném množství, přibližně 60 kusů (Kouba a kol., 2014). Další introdukce (v roce 1969) již čítala dovoz 10 000 ks raka signálního a jeho vysazení do 67 jezer (Holdich a kol., 2006). Kirjavainen a Westman (1999) rovněž udávají, že v červenci roku 1969, bylo přivezeno dalších 840 kusů raka signálního a vysazeno do jezera Iso-Majajärvi ve Finsku. Tito raci byly převážně ve stáří 3+ až 5+ let a pocházeli rovněž z jezera Tahoe v Kalifornii. Autoři taktéž zmiňují absenci výskytu raka říčního po introdukci raka signálního.

Následně se rak signální dostal ilegálním importem rovněž z Kalifornie do Rakouska a z Oregonu do Francie. Záznam o jeho výskytu z roku 2003 ze Slovinska v řece Mur pravděpodobně odkazuje na spontánní po proudovou migraci z Rakouska. Druhá vlna introdukcí byla převážně ze Švédska do Polska (1971), Německa (1972), Anglie (1976) a Řecka (1982) (Holdich a kol., 2006). Záznamy výskytu raka signálního v Evropě jsou známy z nejméně 29 teritorií. Nejpočetnější výskyt raka signálního je pravděpodobně ve Švédsku, kde se vyskytuje na více než 4000 lokalitách (Kouba a kol., 2014).

Rak signální byl mimo jiné za účelem komerčního využití introdukován i do Japonska v letech 1926–1930 (Kouba a kol., 2014; Holdich a kol., 2006).

#### **2.2.4. Introdukce do České republiky**

Poprvé byl rak signální do tehdejšího Československa přivezen ze Švédska v roce 1980 za účelem potenciální produkce tržních raků. Importovaní juvenilní jedinci v počtu 1000 ks byly vysazeny do několika lokalit (Kozák a kol., 2007a; Kozák a kol., 2009; Kouba a kol., 2014). Ovšem údaje o místech vysazení se u různých autorů liší. Holzer (1987) uvádí vysazení v okolí Hradce Králové. Kozák a kol. (2008) zmiňují vysazení na Moravě. Kouba a kol. (2014) uvádí čtyři lokality, rybník Spustík poblíž Velkého Meziříčí, rybník u obce Čáslavice, blíže neurčená lokalita u Ivančic a rybník Skříňka nedaleko Velké Bíteše. Introdukce se ze začátku jeví jako neúspěšná. Po několika letech byla ale na rybníku Spustík potvrzena silná populace raka signálního. Tito raci se následně migrací či pomocí člověka rozšířili i na ostatní rybníky a potoky (Jurek, 2014).

V současné době je výskyt raka signálního potvrzen z oblasti Litomyšle, Kroměříže, Brna, Jindřichova Hradce, Vodňan, Domažlic (Kouba a kol., 2014) a na Vimpersku (Buřič, os. sdělení). Početná populace v potoce Kouba na Domažlicku je nejasného původu. Raci se zde vyskytují i na německém území. Lze tedy uvažovat na přirozenou migraci z Německa, nebo nad vysazením raků na českém území a následné expanzi do Německa. Další rozšiřování raka v této oblasti nelze vyloučit (Mlíkovský a Stýblo, 2006). Podrobný přehled o současném výskytu raka signálního v České republice popisuje Jurek (2014) ve své bakalářské práci.

### **2.3. Reprodukce raků**

Reprodukci raků jako celek velkou měrou ovlivňují podmínky prostředí (Kozák a kol., 2008). Teplota vody a fotoperioda jsou hlavními faktory, jež stimulují páření u raků a jsou rovněž zodpovědné za dozrávání oocytů (Reynolds, 2002). Neopomenutelný vliv na iniciaci páření mají i feromony (Kozák a kol., 2014). V neposlední řadě má dopad na

časování a úspěšnost reprodukce raků jejich kondice, stáří, velikost, zdravotní stav a s tím související hormonální regulace reprodukce (Taugbøl a kol., 1987; Vogt, 2002).

### 2.3.1. Způsoby rozmnožování raků

Raci jsou převážně gonochoristé, což znamená, že mají oddělené pohlaví - samce a samice (Vogt, 2002). Nicméně občas se vyskytnou odchylky (Noro a kol., 2008). U některých druhů raků, především z čeledi Parastacidae, se můžeme setkat s intersexualitou, kdy jedinci vykazují jak samčí, tak samičí znaky. S intersexualitou je možné se ojediněle setkat i ostatních čeledí raků jako právě u raka signálního (Yazicioglu a kol., 2014) z čeledi Astacidae, nebo v čeledi Cambaridae reprezentované např. rakem pruhovaným *Faxonius limosus* (Kozák a kol., 2007b). Funkční hermafroditismus je u raků velmi vzácný a většinou se jedná o protandrii (Vogt, 2002). Termín protandrie znamená změnu pohlaví, přičemž nejdříve se jednalo o samce, který se přeměnil v samici (Warner, 1975). Tato změna pohlaví je typická pro jihoamerického raka brazilského *Parastacus brasiliensis* (von Martens, 1869) (Almeida a Buckup, 2000). Dalším způsobem rozmnožování raků je partenogeneze (Kozák a kol., 2014). Jediný zástupce, jenž je schopen se trvale rozmnožovat pomocí apomiktické partenogeneze je rak mramorovaný *Procambarus virginalis* (Lyko 2017) (Martin a kol., 2007). U tohoto druhu tak existují pouze samice, které se reprodukují bez účasti samců, přičemž jejich potomstvo je geneticky identické s matkou. U raka pruhovaného byla v experimentálních podmínkách sledována fakultativní partenogeneze, tj. dochází k ní pouze při specifických podmínkách prostředí (Buřič a kol., 2011).

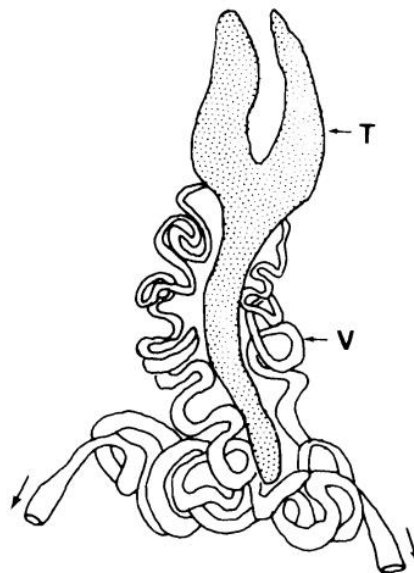
### 2.3.2. Reprodukční soustava raků

Gonády, buď varlata, nebo vaječníky leží dorzálně v hlavohruďi mezi spodní částí srdeční dutiny a žaludkem. Jejich vzhled a velikost závisí na věku a stavu jedince. Velikost gonád se v reprodukční sezóně značně zvětšuje. Varlata (*testes*) mají mléčně bílou barvu, zapříčiněnou produkcí spermií. Vaječníky se plní nejprve bílými oogoniemi

a oocyty I. řádu a následně dozrávajícími žlutavě hnědými oocyty II. řádu a vajíčky (Vogt, 2002).

### 2.3.2.1. Samčí pohlavní soustava

Varlata, která jsou složena ze semenotvorných tubulů obsahující Sertoliho buňky a zárodečné buňky v různých vývojových stádiích, jsou pokryta vazivovou kůrou (Vogt, 2002). Jsou místem, kde probíhá spermatogeneze a spermiogeneze. U raků čeledi Astacidae, kam patří i rak signální, se varlata skládají z párových předních laloků a nepárového prodlouženého laloku (Dudenhausen a Talbot, 1983). U čeledi Parastacidae jsou dva souběžné laloky, které uprostřed srůstají (Rudolph, 1995). Z obou stran varlat vystupuje párový chámovod - *vas deferens* (Dudenhausen a Talbot, 1983) a vyústí uje pohlavním vývodem na koaxiálním článku pátého páru pereopodů (Ďuriš a kol., 2014a). Schématická kresba varlat a chámovodů je znázorněna na obrázku č. 4.



Obr. 4.: Diagram pohlavního ustrojí raka signálního *Pacifastacus leniusculus*. (T) testes složené ze tří laloků a (V) párový chámovod *vas deferens*. Šipky znázorňují vyústění chámovodu na pátém páru pereopodů (Podle Dudenhausena a Talbota, 1983).

## **Spermiogeneze**

Ve vyzrálých varlatech se spermatogonie dělí a prochází meiózou, vyvíjejí se z nich spermatocyty prvního řádu, druhého řádu a spermatidy. Tvořením akrozómu, radiálních ramen, změnou jádra a eliminací značné části cytoplasmy se spermatidy přetvářejí do zralých spermií (Vogt, 2002). Sertoliho buňky jsou zodpovědné za vstřebávání přebytečné cytoplasmy a produkci mukopolysacharidu, jež tvoří pouzdro obalující každou spermii (Hinsch, 1993).

## **Spermatozoa a spermatofory**

Chámovody mají kromě jiného funkci sjednocování spermií do spermatoforů (Vogt, 2002). Před vstupem do chámovodů jsou ve varlatech spermatozoa nejdříve obklopeny sekretem z výstelky, který shromažďuje spermie v hutnou hmotu. Během postupu do distální části chámovodu se přidávají sekrety výstelky chámovodu, jež ohraničují spermatofory (Dudenhausen a Talbot, 1983). Spermatofor raka signálního je složený ze dvou hlavních částí, z centrální masy spermií a z obalu spermatoforu. Obal spermatoforu má pravděpodobně ochrannou funkci během transferu spermatu ze samce na samici během období páření a rovněž v době před kladením vajíček, kdy je nošen samicí na ventrální straně těla. Obal vytlačeného spermatoforu je složen ze tří soustředných vrstev (Dudenhausen a Talbot, 1983).

I. vrstva – tenká vrstva (šířka cca. 0,003 mm), ohraničuje masu spermií a drží ji pohromadě

II. vrstva – tlustá vrstva (šířka cca. 0,15 mm)

III. vrstva – vnější tlustá vrstva (šířka cca. 0,15–0,25 mm)

V distální části chámovodu jsou spermatofory uloženy až do doby páření. Vytlačené spermatofory jsou 4–9 mm dlouhé o průměru až 1 mm. V průběhu vypouštění jsou spermatofory pružné a lepivé. Při kontaktu s vodou začínají postupně tvrdnout a vzhledem a konzistencí připomínají zrnko nevařené rýže (Dudenhausen a Talbot, 1983). V tomto stavu jsou pak v období po spáření spermatofory patrné na spářených samicích (Reynolds, 2002).



### 2.3.2.2. Samičí pohlavní soustava

Vaječníky (*ovaria*) jsou složena ze tří laloků, dvou předních a jednoho zadního laloku. Vaječníky jsou v období klidu bělavé, zatímco při dozrávání mají zelenohnědé až červenohnědé zbarvení. Jsou obaleny tenkým svalovým pláštěm. Na obou stranách mají vaječníky jeden rovný vejcovod, jež vyúsťuje na bázi třetího páru pereopodů (Kozák a kol., 2014).

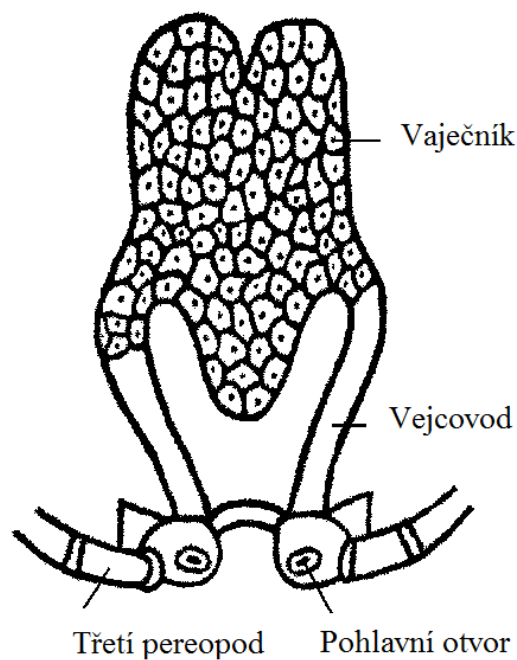
Laloky vaječníků jsou tvořeny ovariálním epitelem, zvrásněným dovnitř a tvořícím mnoho oogenetických pouzder. V každém pouzdru se vyvíjí jedno vajíčko. Je zde možné nalézt jeden oocyt buď I. nebo II. řádu, nebo samotné vajíčko. Zárodečný epitel (germarium) je soustředěn ve středu ovariálních váčků a podél stěny lumenu je připojen na ovariální epitel produkující oogonie a obsahuje intersticiální somatické buňky. Germarium produkuje oogonie, po celou dobu reprodukčního cyklu samice (Vogt, 2002).

Zralé oocyty opouštějí vaječníky skrze dva vejcovody, jejichž počátek je v distální části párových laloků. Vejcovod tvoří jednovrstevný epitel obalený pojivovou tkání s rozptýlenými svalovými buňkami. Vejcovod je nejprve vinutý uvnitř vaječníků a poté směřuje přímo ke gonoporům. Těsně před ovulací se distální část vejcovodu začne plnit mléčnou tekutinou (Vogt, 2002). Obrázek č. 5 popisuje stavbu ovarii raků z čeledi Astacidae.

### Růst oocytů a vitelogeneze

Růst oocytů u raků je převážně daný ukládáním tukových a proteinových zásob. Vývoj oocytů lze rozdělit na dvě hlavní fáze, primární a sekundární vitelogenezi (Abdu a kol., 2000). Vajíčka raků jsou zřejmě schopny od primární vitelogeneze až do ovulace produkovat žloutek. Žloutkové proteiny jsou syntetizovány v ribozomech drsného endoplazmatického retikula a poté skladovány v jeho cisternách jako malé částičky, které jsou poté formovány do globulární struktury (Vogt, 2002). Oogeneze není u raků zatím zcela detailně popsána a většinou se odvozují poznatky z obecných informací z řádu Decapoda (Krol a kol., 1992). Detailní práce popisující oogenezi u raka červeného je od autorů Ando a Maiota (1998). Další práce věnující se oogenezi, většinou

u řádu Decapoda jsou zaměřeny na jiné čeledi, například lze jmenovat Palinuridae (Minagava a Sano, 1997), Portunidae (Ravi a kol., 2013) a Paenidae (Browdy a kol., 1990; Carvalho a kol., 1998; Tom a kol., 1987).



Obr. 5.: Diagram stavby vaječnicků u raků z čeledi Astacida (upraveno podle Holdicha a Reeveho, 1988)

### 2.3.3. Reprodukční ukazatele

#### 2.3.3.1. Plodnost

Plodnost je řazena mezi nejvýznamnější ukazatele reprodukce. U raků rozeznáváme několik typů vyhodnocení plodnosti (Kozák a kol., 2014). Potenciální, někdy taktéž udávána jako ovariální, plodnost je dána počtem oocytů ve vaječnicích. Pleopodální plodnost udává počet oplodněných vajíček zavěšených na pleopodech. Tato je často významně nižší než předešlá (ovariální). Příčinou je např. neúplná ovulace vajíček, neoplození všech oocytů a ztráty nedokonale přichycených vajíček na pleopodech v průběhu inkubace z různých důvodů (Lewis, 2002). Pleopodální plodnost rovněž udává přesnější údaje pro odhadnutí produkce potomstva. Může být ale udávána

v různém stádiu inkubace vajíček (např. těsně po kladení vajíček nebo před líhnutím), což je jeden z hlavních důvodů rozličných údajů o pleopodální plodnosti (Abrahamsson, 1971). Pracovní (skutečná) plodnost je potom určena počtem ráčat. Nejčastěji se jedná o ráčata ve II. vývojovém stádiu, kdy se osamostatňují ráčata druhů z čeledi Astacidae nebo ve III. vývojovém stádiu, kdy se osamostatňují ráčata druhů z čeledi Cambaridae. Někdy bývá pracovní plodnost uváděna i v I. vývojovém stádiu, nebo na konci první vegetační sezóny (Kozák a kol., 2014).

Mezi velikostí a plodností samice je úzká pozitivní korelace. Míra plodnosti obvykle závisí na délce těla samice (Kozák kol., 2006). Velikost snůšky samic stejné velikosti se ale může výrazně lišit mezi populacemi v závislosti na dlouhodobých či krátkodobých podmínkách prostředí. Některé druhy jsou schopny ovlivňovat svoji plodnost a tím vyrovnávat populační výkyvy. Plodnost a velikost vajíček kromě environmentálních podmínek dále ovlivňují výživa, vnitro i mezidruhová kompetice, predace, hustota populace raků či míra znečištění prostředí (Reynolds, 2002).

## **2.4. Páření u raků**

Raci žijí obvykle samotářským způsobem života. V období reprodukce se spouštějí mechanismy, které napomáhají potkat se a rozpoznat s partnerem vhodným pro rozmnožování (Reynolds, 2002). Iniciaci páření vyvolávají hormony, jež jsou řízeny fotoperiodou (Stephens, 1952) a teplotou vody (Dubé a Portelance, 1992). Pohlavně dospělí jedinci, se v období páření, vyznačují zvýšenou aktivitou i v průběhu dne a aktivním vyhledávání partnera(ů) (Kozák a kol., 2008).

## 2.4.1. Výběr partnera

### 2.4.1.1. Tvoření párů

U většiny živočišných druhů je samice pohlavím, které činí finální volbu partnera. To znamená, že samice jsou více vybíravé a pokud mají možnost, tak nepreferované samce odmítají (Gherardi, 2002). Tato skutečnost je dána tím, že samice musí vynaložit více energie na tvorbu gamet a následnou péči o potomstvo, než samec (Trivers, 1972), který se u raků rodičovské péče neúčastní (Gherardi, 2002). V období, kdy raci tvoří páry pro reprodukci, je u raka signálního popsáno i charakteristické reprodukční chování. Chování je rozděleno do sedmi po sobě jdoucích kroků.

I. Orientace: Samec se postaví čelně směrem k samici, ta zůstává na místě stát a vyčkává do té doby, než se samec přiblíží.

II. Kontakt: První kontakt mezi jedinci bývá většinou spojen s agresivním chováním. Samec i samice se setkávají s pozvednutými klepety, ale samice se brzy stává submisivní. Pokud je samec větší v porovnání se samicí, tím kratší dobu trvá samici se podvolit samci. Toto chování samice je zcela odlišné při páření než v období mimo rozmnožování. Samice by se snažila uniknout. Tento krok při prvním styku se samcem může být vynechán a přechází na další fázi.

III. Uchycení: Jakmile se samice uklidní, tak ji samec uchopí za klepeta, rostrum nebo antény. Samec většinou využívá obě klepeta k uchopení samice. Nicméně samci, kteří používají pouze jedno klepeta, postupně mění místa k dosažení vhodné pozice pro následné otočení samice. Samice v této fázi obvykle neklade odpor.

IV. Otočení: Po pevném uchycení samice samcem dochází k otočení samice na hřbet. Samec většinou zapojí pro vyšší úspěšnost v tomto kroku i pereopody.

V. Přiložení: Samec se v tomto kroku snaží přiložit svou břišní stranu k břišní straně samice. Během této doby samec stále přidržuje samici klepeta klepety a pereopody jí drží hlavohrud'.

VI. Ukládání spermatoforů: Při této fázi dochází k nalepení spermatoforů na břišní stranu abdomenu samice (Stebbing a kol., 2003). Samec vytlačuje spermatofory z vyústění pohlavních cest a pomocí gonopodů je přilepuje na spodní stranu samice poblíž báze třetího páru pereopodů (Skurdal a Taugbøl, 2002). Celý tento proces trvá zpravidla do 10 vteřin.

VII. Uvolnění samice: V tomto kroku samec sleze ze samice a samice se vzdálí od samce. V některých případech dochází k tomu, že samec hlídá po spáření samici a nedovolí jí odejít, nebo hýbat se. K těmto případům dohází, pokud je značný velikostní nepoměr samce (větší samec než samice) k samici (Reynolds, 2002; Stebbing a kol., 2003).

#### **2.4.1.2.Promiskuita**

V kontrolovaných i přírodních podmínkách jsou obě pohlaví polygamní (Reynolds, 2002). Energetické náklady na reprodukci u samců jsou poměrně nižší než u samic. Samci mají tak více možností a díky zvýšené aktivitě i více příležitostí pro páření. Jejich fyziologické schopnosti umožňují inseminovat několik samic. Tato schopnost je důležitá i z hlediska omezené doby reprodukce a faktu, že ne každá samice je receptivní (Gherardi, 2002). Raci jsou schopni migrací za účelem spáření se s co nejvíce samicemi (Buřič a kol., 2009). Woodlock and Reynolds (1988) udávají, že v zajetí u samce raka bělonohého *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) byla zaznamenána kopulace až s osmi různými samicemi. U samice stejného druhu byla zaznamenána kopulace se dvěma samci v jednom dni. Ingle (1977) udává, že jedna samice kopulovala až s pěti samci a větší samci se podíleli na reprodukci mnohem častěji než jejich menší protivníci. Reynolds (2002) udává, že poslední samec je pravděpodobně otcem potomstva. Novější práce potom potvrzují, že na potomstvu se podílí více samců (Kahrl a kol., 2014; Yue a kol., 2010).

## **2.4.2. Kladení, oplození a připevnění vajíček**

Samotnému kladení předchází proces očištění spodní strany těla samicí, především abdomenu a pleopodů. Samice se v období před kladením vajíček čistí častěji a více důkladně než po zbytek vegetační sezóny (Gherardi, 2002). Ke kladení, oplození a připevnění vajíček na pleopody dochází od několika hodin až šesti týdnů od páření. U čeledi Cambaridae dochází k opakovanému páření v podzimním a následně jarním období, kdy doba od prvního spáření do naklazení vajíček může přesáhnout dobu půl roku (Buřič a kol., 2013).

Kladení vajíček se většinou odehrává v noci a netrvá déle než 2–3 hodiny. Před kladením vajíček samice stáhne dolů zadní část abdomenu pod přední část abdomenu a tím vytvoří chráněnou dutinu. Následně je zahájena sekrece slizových žláz, jež se nacházejí na spodní straně abdomenu. Ovulovaná vajíčka vycházející z vejcovodu jsou v této dutině smíchána se slizovým sekretem (Skurdal a Taugbøl, 2002).

Rytmičnými pohyby pleopodů se sekret společně s vajíčky dostává na pleopody, dochází k rozpouštění obalů spermatoforů a oplodnění vajíček (Skurdal a Taugbøl, 2002). Raci se tedy vyznačují vnějším oplodněním (Vogt, 2002). Dalšími pohyby abdomenu jsou oplodněná vajíčka rovnoměrně přichycena na pleopody samic (Vogt, 2002).

## **2.4.3. Inkubace vajíček**

Inkubace vajíček je perioda, která začíná oplozením vajíček a končí líhnutím juvenilních jedinců. Evropské druhy raků inkubují vajíčka přes celé zimní období až do následujícího jara (Skurdal a Taugbøl, 2002). Vajíčka se vyvíjejí na pleopodech samice, která vykazuje agresivní obranné chování (Gherardi, 2002). Samička v průběhu inkubace snůšku čistí, odstraňuje odumřelá vajíčka a na začátku inkubace i neoplozená vajíčka, která mají světlou barvu (McCormack, 2012). K čištění používá končetiny hlavohrudí (Gherardi, 2002) konkrétně se jedná zejména o pátý pár pereopodů (Holdich, 2002). V několika prvních dnech inkubace dochází k největším ztrátám na vajíčkách, z důvodu špatného upevnění na pleopodech (Kozák a kol., 2014). V případě nepříznivých

kyslíkových poměrů samice zvýší frekvenci pohybů pleopodů a zajistí tak dostatečné prokysličení vajíček ve snůšce (Gherardi, 2002). Doba inkubace vajíček závisí zejména na druhu raka (viz níže) a na teplotě vody. U raků z čeledi Astacidae zároveň dochází k přerušení vývoje vajíček (diapauze) v období nízkých zimních teplot vody (Kozák a kol., 2014).

## **2.5. Životní cyklus vybraných původních a introdukovaných druhů raků žijících na území České republiky**

### **Rak říční *Astacus astacus***

Samice raka říčního dospívají ve věku mezi třetím a pátým rokem života, při dosažení celkové délky těla 76–95 mm. Samci po dosažení celkové délky těla 60–70 mm obvykle o rok dříve (Skurdal a Taugbøl, 2002). Pohlavní produkty dozrávají v průběhu července až října (Lahti a Lundqvist, 1983). Po dosažení pohlavní dospělosti se samci běžně do reprodukce zapojují každým rokem zatímco u samic v lokalitách s nižší teplotou vody oocyty dozrávají pouze jednou za dva roky (Kozák a kol., 2008), nebo každým třetím rokem (Pursianen a kol., 1989). Rozmnožování je iniciováno snižující se teplotou vody na podzim (Holdich a kol., 2006). Páření probíhá na podzim při teplotě vody kolem 8–12 °C. V našich klimatických podmínkách odpovídají tomuto období měsíce září až listopad (Kozák a kol., 2008). Období reprodukce u raka říčního zpravidla trvá dva až tři týdny (Skurdal a Taugbøl, 2002) a jeho délka je závislá na teplotě vody. Průměrná pleopodální plodnost se obvykle pohybuje v rozpětí 70–200 ks vajíček (Kozák a kol., 2008) v průměru o velikosti 2,8–3,1 mm (Holdich a kol., 2006). Velikost vajíček se v průběhu inkubace mírně zvětšuje. Délka inkubace je rovněž ovlivněna teplotou vody. Vajíčka prodělávají poměrně dlouhý vývoj (Kouba a kol., 2014). Inkubační doba činí 1900 d°, kdy je neopomenutelnou součástí vývoje diapauza, jež nastává při snížení teploty vody k 5–6 °C. Diapauza způsobí pozastavení vývoje zárodka a slouží k synchronizaci ve vývoji embryí (Taugbøl a Skurdal, 1990). K líhnutí rácat dochází od května do července v závislosti na teplotních podmínkách, nadmořské výšce a zeměpisné šířce (Štambergová a kol., 2009).

### **Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803)**

Dospívá obvykle ve třetím roce života. Pokud rak žije v chladných a méně úživných vodách, může se dospívání opozdit o jeden až dva roky. Samice pohlavně dospívají po dosažení celkové délky těla 59–65 mm (Kouba a kol., 2014). K páření dochází rovněž jako u raka říčního na podzim, obvykle v říjnu až listopadu. Samice kladou obvykle v rozmezí 40–70 ks vajíček zřídka může snůška obsahovat až 100 ks vajíček (Holdich a kol., 2006). K líhnutí rácat dochází v závislosti na geografické poloze lokality od května do půlky července (Kouba a kol., 2014).

### **Rak bahenní *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)**

Tento druh dospívá třetím až čtvrtým rokem života, při dosažení celkové délky 75–85 mm (Skurdal a Taugbøl, 2002). Období reprodukce se různí na rozličných lokalitách (Holdich a kol., 2006). K páření obvykle dochází na podzim, v říjnu až listopadu. Vajíčka klade ihned po spáření. Rak bahenní má vysokou plodnost pohybující se mezi 200–400 kusy vajíček o průměrné velikosti 2,2–3,3 mm (Kouba a kol., 2014). Jsou známy případy z Ukrajiny, kdy samice měli ve snůšce až 890 ks vajíček (Holdich a kol., 2006). Ráčata se líhnou v květu až červnu (Kozák a kol., 2009).

### **Rak pruhovaný *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817)**

Rak pruhovaný pohlavně dospívá ve druhém roce života, kdy již dosahuje 40–50 mm celkové délky (Kozák a kol., 2009). Tento druh prochází cyklickým dimorfizmem. Můžeme u něj pozorovat jedince v sexuálně aktivní (FI) a neaktivní formě (FII) (Holdich a kol., 2006). U tohoto druhu dochází k páření ve dvou obdobích (Kozák a kol., 2009). První páření probíhá na podzim, po němž ale samice nekladou vajíčka. Spermatofoxy samců uchovávají v uzpůsobené tělní dutině na spodní straně těla v *annulus ventralis*. Na jaře se samice účastní druhého páření (Buřič a kol., 2013). To nastává při prvním oteplení a končí v dubnu až květnu kladením vajíček (Kouba a kol., 2014). Mimo jiné bylo zaznamenáno, že tento druh je schopen se při nepřítomnosti samců rozmnožovat fakultativní partenogenezí (Buřič a kol., 2011). Rak pruhovaný se díky kladení vajíček až na jaře vyhýbá rizikové a zdlouhavé inkubaci přes zimní období. Zkracuje tak inkubační dobu na pouhých 40–50 dní. Uváděná plodnost je velmi variabilní pohybuje se v rozmezí



35–555 ks vajíček v závislosti na velikosti samice (Kouba a kol., 2014; Kozák a kol., 2006). Ráčata se líhnou červnu až červenci (Kozák a kol., 2009).

### **Rak signální *Pacifastacus leniusculus***

Jedinci raka signálního obvykle dospívají mezi druhým až třetím rokem života ve velikosti 60–90 mm celkové délky těla (Kozák a kol., 2009). Samci dosahují pohlavní dospělosti o rok dříve než samice (Abrahamsson, 1971). Jsou známy případy dosažení pohlavní dospělosti již v prvním roce života (Holdich a kol., 2006). U jedinců vyskytujících se v optimálním prostředí není neobvyklé dosažení pohlavní dospělosti již ve stáří 1+. Velikost a věk, při kterém jedinci dosáhnou pohlavní dospělosti je řízen mnoha faktory. Jedná se především o teplotu a kvalitu vody, v níž raci žijí. Dále dostupnost potravní nabídky a hustotu jedinců v dané lokalitě (Westman a kol., 1993). Nejedná se pouze o vliv samostatně působících činitelů, ale pravděpodobně o jejich vzájemné působení a následný dopad a ovlivnění nejen růstu ale i stáří raků v daném prostředí (Lewis, 2002).

Páření probíhá jako u ostatních zástupců čeledi Astacidae na podzim (Abrahamsson, 1971). V geografických polohách střední Evropy k reprodukci dochází koncem září až začátkem října (Kouřil a kol., 1997).

Rak signální se vyznačuje poměrně vysokou plodností (Kozák a kol., 2009). Obvyklá pleopodální plodnost je uváděna v rozmezí 200–400 ks vajíček. Běžně ale byly zaznamenány případy, kdy samice měly ve snůšce i přes 500 ks vajíček (Holdich a kol., 2006). Savolainen a kol. (1997) zmiňují extrémní počet vajíček u samice v počtu 952 ks. Průměrná udávaná velikost vajíček je v průměru od 2,4–3,0 mm (Kouba a kol., 2014). Délka inkubace vajíček u raka signálního je udávána v rozmezí od 1500 (Hogger, 1986) do 2200 d° (Lewis a Horton, 1997), nejčastěji však okolo 1900 d°. Tato suma denních stupňů odpovídá přibližně 166 až 280 dnům inkubace (Lewis, 2002). Ráčata se líhnou v závislosti na teplotě vody od konce března do konce července.

V porovnatelných podmínkách dochází k líhnutí rácat raka signálního o 3–4 týdny dříve než u raka říčního (Kouba a kol., 2014). Rak signální má typický životní cyklus příslušníků čeledi Astacidae. Ráčata po vylíhnutí zůstávají u matky a osamostatňují se ve

druhém vývojovém stádiu (Holdich a kol., 2006). Porovnání výše zmíněných druhů je patrné rovněž z Tab. 1 a Tab 2.

Tab. 1.: Tabulka porovnávající maximální délku života v letech, obvyklý věk při dosažení pohlavní dospělosti, obvyklá celková délka těla (TL) při dosažení dospělosti, obvyklá pleopodální a maximální plodnost a plodnost vyjádřená na 1 mm TL u raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*), raka říčního (*Astacus astacus*), raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (upraveno podle Kozák a kol., 2014).

Druh	Maximální délka života (roky)	Věk při dosažení dospělosti (roky)	Obvyklá TL (mm) při dosažení dospělosti	Obvyklá plodnost (kusy)	Maximální plodnost (kusy)	Plodnost na 1 mm TL
Rak kamenáč	> 10	3–5	50–65	40–70	< 100	0,6–1,3
Rak říční	> 20	3–5	70–90	80–200	> 300	1,4–2,6
Rak pruhovaný	≤ 4	1–2	40–60	200–300	> 500	1,8–5,1
Rak signální	> 20	2–3	70–90	200–400	> 500	1,9–4,2

Tab. 2.: Tabulka porovnávající dobu kladení vajíček, inkubační dobu ve dnech a denních stupních (d°) a období líhnutí ráčat u raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*), raka říčního (*Astacus astacus*), raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (podle Kozák a kol., 2014 upraveno).

Druh	Kladení vajíček	Inkubační doba		Líhnutí ráčat
		Dny, měsíce	d°	
Rak kamenáč	X.–XI.	8–9 měsíců	není známá	VI.–VII.
Rak říční	X.–XI	8–9 měsíců	~1900	VI.–VII.
Rak pruhovaný	IV.–V.	37–65 dní	540–730	V.
Rak signální	X.	166–280 dní	1500–1900	V.–VII.

## 2.6. Růst a svlékání

Vnitřní fyziologický růst u raků je kontinuální proces, zatímco zvětšení délky a hmotnosti těla nastává pouze po svlékání krunýře, exoskeletonu (Jussila a Evans, 1996; Reynolds, 2002). Exoskeleton je vytvrzený vápenatými solemi a jeho svlečení je podmíněné předchozí resorbí minerálů a jejich uložením v gastrolitech. Po změknutí krunýře se vnější stará vrstva odděluje od nově vytvořené vrstvy a samotný proces svlékání může začít. Proces svlékání jako takový je velmi rizikové období v životě raků (náročný proces, riziko predace a kanibalismu) (Reynolds, 2002). Raci v období svlékání mění své chování a omezují příjem potravy, čímž snižují riziko predace ze strany přirozených nepřátel a kanibalismu (Gherardi, 2002). Je to událost, při které dochází k řadě anatomických, biochemických a fyziologických změn. Krunýř rakům dovoluje v každém období mezi svlékáním dosáhnout pouze určité velikosti těla. Poté, co je velikost krunýře nedostatečná k velikosti těla raka, dochází k svlékání (Reynolds, 2002).

### 2.6.1. Svlékání

Proces svlékání je ovlivňován fyziologickými změnami, jež jsou podmíněné hormony produkovanými v X-orgánu a Y-orgánu. X-orgán produkuje hormon inhibující svlékání (MIH), který inhibuje produkci svlékacího hormonu z Y-orgánu. X-orgán spolu se sinusovou žlázou se nacházejí v očních stopkách raků (Reynolds, 2002; Vogt, 2002). Y-orgán syntetizuje hormon ekdyzon a jeho deriváty, což jsou steroidní hormony regulující somatický růst a regeneraci jednotlivých partií těla (Reynolds, 2002).

Lowery (1988) uvádí, že růst u raků je charakteristický sériemi svlékání a obdobími mezi svlékáními. Tyto série shrnuje Kozák a kol. (2014) následovně:

*preecdysis* – je příprava pro následné svlečení krunýře

*ecdysis* – samotné svlékání krunýře

*postecdysis* – fáze po výměně krunýře

*interecdysis* – období mezi jednotlivými výměnami krunýře

V období před svlékáním se snižuje aktivita u raků a častěji se zdržují v úkrytech (Gherardi, 2002). Rovněž dochází k resorbci velkého množství sloučenin vápníku z krunýře za účelem zvýšení jeho pružnosti a zeslabení (Reynolds, 2002). Minerální hmota je přesunuta pomocí hemolymfy a skladována ve formě gastrolitů (Greenaway, 1985), což jsou párové diskové útvary, uložené mezi kutikulou a epidermis stěny žaludku (Kozák a kol., 2014). V gastrolitech je uloženo přibližně 10–15 % solí z celé kutikuly (McCormack, 2012). Stavební látky se rovněž ukládají i do hepatopankreatu (Travis, 1960). V závěrečné fázi před vlastním svlékáním dochází k pohlcování většího množství vody, jež má za následek zvýšení hydrostatického tlaku. Krunýř následně praskne v nejslabším místě na hřbetní straně mezi abdomenem a hlavohrudí (McCormack, 2012). Rak nejprve oddělí od starého krunýře karapax poté prudkými pohyby vysune ze starého krunýře abdomen, klepeta a ostatní končetiny (Kozák a kol., 2014). Kompletní svlečení krunýře zahrnuje i svléknutí kutikuly ze všech ektodermálních partií těla. Jedná se o povrch očí, ostatních smyslových orgánů, žaludku (Reynolds, 2002), žaber a konečníku. V průběhu svlékání dochází k nárůstu spotřeby kyslíku převyšující hranici 1900 % normální spotřeby (Kozák a kol., 2014). Vlastní doba svlékání netrvá déle než několik minut, ve výjimečných případech hodin. Tělo raků po svlečení je měkké a zranitelné, z důvodu demineralizace a příjmu velkého množství vody (Reynolds, 2002). Měkké tělo raků právě v tomto období zvětšuje svoji velikost absorbováním vody. Raci se v tomto období často stahují do úkrytů a vyhýbají se vzájemnému kontaktu, z důvodu ztráty schopnosti bránit se (McCormack, 2012).

Po svlečení dochází k postupné rekalcifikaci krunýře, což je většinou období trvající 2–4 dny po svlečení (Taugbøl a kol., 1997). Během této doby dochází k uvolňování minerálních látek z gastrolitů a hepatopankreatu (Reynolds, 2002). Zásoby minerálních látek jsou využity na rekalcifikaci strategických částí těla jako ústních končetin, kráčivých končetin a klepet, aby bylo možné co nejdříve zahájit příjem potravy pro doplnění dalších minerálů a živin (Kozák a kol., 2014).

V období mezi svlékáním raci normálně přijímají potravu a ukládají zásobní látky na další cyklus a mají plně kalcifikovaný krunýř (Reynolds, 2002).

### 2.6.3. Růst

Růst u raků je silně ovlivňován biotickými faktory a podmínkami prostředí a je funkcí frekvence svlékání a jednotlivých přírůstků za svlékání. Mezi podmínky prostředí ovlivňující růst řadíme například teplotu vody, fotoperiodu a chemismus vody. Z biotických faktorů to jsou hustota populace, potrava nebo predáční tlak (Kozák a kol., 2014). Intenzita růstu se u raků s postupujícím věkem snižuje spolu se snižující se frekvencí svlékání (Reynolds, 2002). Například u raka signálního popisuje Holdich a kol. (2006), že v prvním roce života se svléká až jedenáctkrát, ale ve třech letech se svléká pouze dvakrát a ve čtyřech a více letech prodělá pouze jeden svlek za rok.

Růst u koryšů může být buď izometrický, nebo alometrický, kdy některé části těla rostou rychleji než ostatní. Izometrický růst je obvyklý u juvenilních jedinců (Reynolds, 2002). Alometrický růst je obvyklý před a po nástupu pohlavní zralosti, kdy se rozvíjí externí sexuální dimorfismus se sekundárními pohlavní znaky. Samcům tak rostou proporcionálně rychleji zejména klepeta, samicím potom roste rychleji abdomen v porovnání s ostatními částmi těla. U mnoha druhů raků je růst abdomenu u juvenilních jedinců a samců více méně izometrický, zatímco abdomen samic od doby nástupu pohlavní dospělosti vykazuje pozitivní alometrii a zvětšuje ve smyslu jeho větší šířky (Rhodes a Holdich, 1979). Tato alometrie ovlivňuje funkční velikost abdomenu, pro větší počet inkubovaných vajíček (Hartnol, 1982). Naproti tomu je růst klepet izometrický u juvenilů a samic, zatímco u samců při svlékání před pubertou se projevuje pozitivní alometrie. Velikostní rozdílnost u samců a samic se projevují i v ekonomice chovu, jelikož samci mají oproti samicím více svaloviny v klepetech a méně v abdomenu (Reynolds, 2002).

U samic je výsledná velikost oproti samcům nižší ze dvou důvodů (Reynolds, 2002). Za prvé je frekvence svlékání u samic obvykle nižší, z důvodu pozdějšího počátku svlékání, neboť inkubují vajíčka a nosí potomstvo. Například dospělé samice raka říčního se svlékají v září, zatímco samci se svlékají v červnu a v září (Ackefors, 1999). Druhým důvodem je, že přírůstek po svlékání je nižší v porovnání se samci, z důvodu vyšších energetických nároků na nošení vajíček spojený se sníženou potravní aktivitou v tomto období (Reynolds, 2002).

### 3. Materiál a metodika

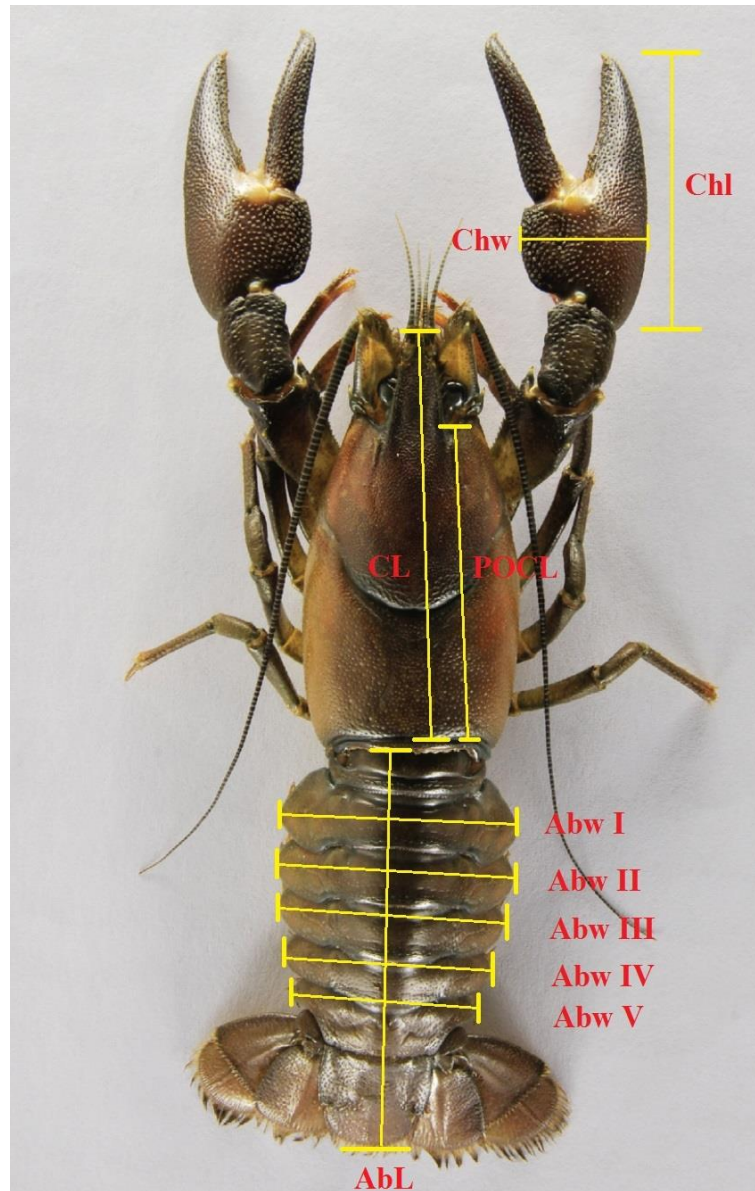
Pokus začal 7. dubna 2017 ve VÚRH ve Vodňanech. Bylo použito celkem deseti venkovních nezastřešených žlabů s obdélníkovým půdorysem (4 x 0,6 x 0,5 m, plocha dna 2,4 m<sup>2</sup>, objem vody 0,72 m<sup>3</sup>). Zde byli raci signální chováni v počtu 18 ks na žlab v poměru pohlaví 1:1. Na žlabech byly rovněž umístěny umělé úkryty pro raky v počtu více než třech úkrytů na jednoho chovaného jedince. Fotoperioda a teplota vody byla okolní přírodní (průtočný systém s vodou z řeky Blanice). Raci byli krmeni v nadbytku larvami pakomára *Chironomus plumosus* a mrkví *Daucus carota*. Nádrže byly čištěny pravidelně 1x týdně a teplota vody byla zaznamenávána každou hodinu pomocí elektrického teploměru (Minikin, Enviromental Measuring System, Brno, Česká republika). Pokus byl ukončen 6. listopadu 2017.

#### 3.1. Měření, vážení a značení raků

V pokusu bylo použito celkem 180 kusů raků. Do pokusu byly použity pouze samice, které se již reprodukovaly, tj. v době nasazení nosily vajíčka. U nasazených samců byla předpokládána rovněž pohlavní dospělost vzhledem k jejich velikosti a vývoji gonopodů (Buřič, osobní sdělení). Všichni nasazení jedinci byli individuálně označeni VIAAlpha štítky (Visible Implant Aplphanumeric Tags, Northwest Marine Technology, Shaw Island, WA, USA). Tyto štítky byly pomocí aplikátoru vpraveny pod průhlednou kutikulu na ventrální straně abdomenu.

U všech jedinců byly na začátku pokusu změřeny následující biometrické údaje délka hlavohruď (CL), postorbitální délka hlavohruď (POCL), délka klepet (ChL), šířka klepet (ChW), šířka pěti abdominálních článků (AbW I, AbW II, AbW III, AbW IV a AbW V) a délka abdomenu (AbL) (viz. Obr. 8). K měření bylo použito posuvného měřítka. Rozměry byly měřeny s přesností na 0,1 mm. Délka hlavohruď byla měřena od špičky rostra po konec hlavohruď. Postorbitální délka hlavohruď měřena od oční jamky po konec hlavohruď. Délka klepeta od špičky propodu až ke kloubu mezi karpálním článkem a klepetem. Šířka klepeta byla měřena v nejširším místě. Šířka pleonitů rovněž

v nejširším místě. Délka zadečku byla měřena od zadního konce hlavohruďi po zadní konec telsonu. Obrázek č. 6 popisuje místa měření na těle raka signálního. Vážení raků probíhalo na elektronických váhách (Kern & Sohn GmbH, Balingen, Germany) s přesností na 0,1 g.



Obr. č. 6: Popis měřených rozměrů u samic raka signálního. ChW = šířka klepete, ChL = délka klepete, CL = délka hlavohruďi, POCL = post-orbitální délka hlavohruďi, AbW I – AbW V = šířka prvního až pátého pleuritu a AbL = délka abdomenu. Autor Martin Fojt 2018.

## Výpočet plochy abdomenu

Pro výpočet plochy abdomenu byl použit výpočet aritmetického průměru šířek pěti segmentů abdomenu, který byl vynásoben délkou abdomenu. Těmito rozměry byl spočítána obsah ideálního obdélníku. Výpočet plochy abdomenu u samic raka signálního byl proveden pomocí vzorečku:

$$AbS = \left( \frac{AbW I + AbW II + AbW III + AbW IV + AbW V}{5} \right) * AbL$$

kde  $AbS$  = plocha abdomenu (v  $\text{mm}^2$ ),  $AbW I - AbW V$  = šířka jednotlivých segmentů abdomenu a  $AbL$  = délka abdomenu.

## 3.2. Průběh pokusu

Pravidelné kontroly chovaných jedinců byly prováděny jednou za dva týdny. Bylo sledováno svlékání, přírůstky všech měřených částí těla (pokud jedinec prodělal svlékání), přežití, poranění a doba kladení vajíček. Tyto kontroly a výše zmíněná měření probíhala v průběhu celé vegetační sezóny. Získaná data z měření a kontrol z velké části nejsou náplní této práce. V práci jsou použita jen data spojená s následnou analýzou plodnosti samic tj. jejich délka hlavohrudi, postorbitální délka hlavohrudi, hmotnost, rozměry abdomenu samic a počet prodělaných svlékání.

## 3.3. Odběr vajíček

Týden po naklazení vajíček byly samice zváženy na elektronické váze a změřeny. Poté byla vajíčka opatrně odebrána pomocí entomologické pinzety do Petriho misek a spočítáno jejich množství. Poté byla samice zvážena bez snůšky pro zjištění hmotnosti snůšky a samice samotné. Následně bylo od každé samice náhodně odebráno 50 vajíček, které byly umístěny do další Petriho misky spolu s poznámkou, od jaké samice pocházeli a přiloženým pevným měřítkem. Takto připravené vzorky byly nafoceny digitálním fotoaparátem pro další zpracování. V rámci experimentu některé samice nenakladly



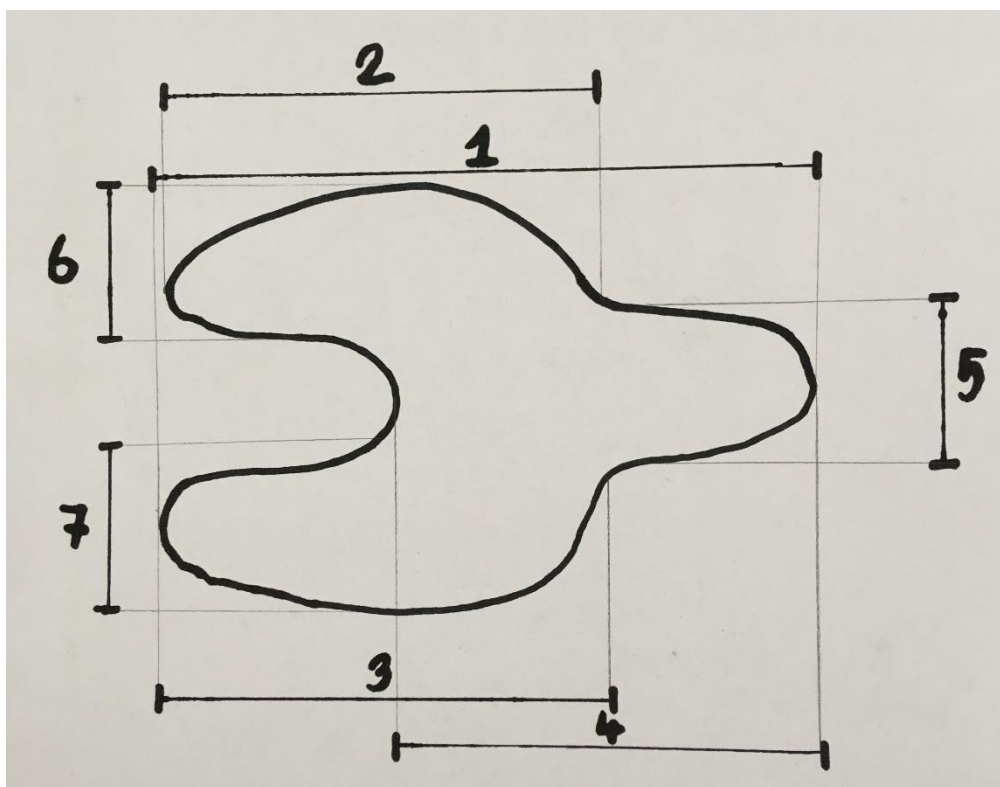
vajíčka, a to ani když jsme prodloužily dobu jejich sledování. U těchto samic bylo sledováno tmavé zbarvení svaloviny zadečku pod průhlednou kutikulou ventrální strany abdomenu.

### **3.4. Pitva samic**

Po odebrání vajíček bylo přistoupeno k usmrcení samic. Samice byly usmrceny koupelí s vysokou koncentrací hřebíčkového oleje. Podobně byly usmrceny i výše zmíněné samice, které nenakladly vajíčka. Po usmrcení samic začala pitva oddělením krunýře hlavohruď pomocí preparační jehly a nůžek. Následně byly ze samic odebrány vaječníky, aby bylo možné zjistit jejich post-ovulační stav (přítomnost neovulovaných oocytů, nových oogonií). Vaječníky byly následně zváženy na analytických vahách (Mettler, Toledo, USA). Následně byly vaječníky vyfotografovány digitálním fotoaparátem spolu s pevným měřítkem pro následné zpracování. Pokud se ve vypreparovaných vaječnicích vyskytovali neovulované oocyty, byly vaječníky otevřeny a zralé neovulované oocyty spočítány.

### **3.5. Měření vajíček a vaječnicků**

Měření velikosti vajíček a vaječnicků bylo provedeno v počítačovém programu Quick Photo Manager (Olympus, Lens, Francie). Pomocí pevného měřítka byla v programu standardizovaná velikost dané úsečky. Poté bylo možné pomocí programu jednotlivá vajíčka změřit. Celkem se měřilo náhodně vybraných 30 vajíček od každé samice. Obdobným způsobem probíhalo i měření velikostí vaječnicků. U vaječnicků ale bylo měřeno více ukazatelů, a to celková délka vaječnicků, délky a šířky předních laloků a délka a šířka zadního laloku. Způsob měření popisuje obrázek č. 7.



Obr. 7.: Způsob měření vaječnicků. Celková délka (1), délka zadního pravého laloku (2), délka zadního levého laloku (3), délka předního laloku (4), šířka předního laloku (5), šířka zadního pravého laloku (6) a šířka zadního levého laloku (7). Autor Martin Fojt 2018.

### 3.6. Statistické vyhodnocení získaných dat

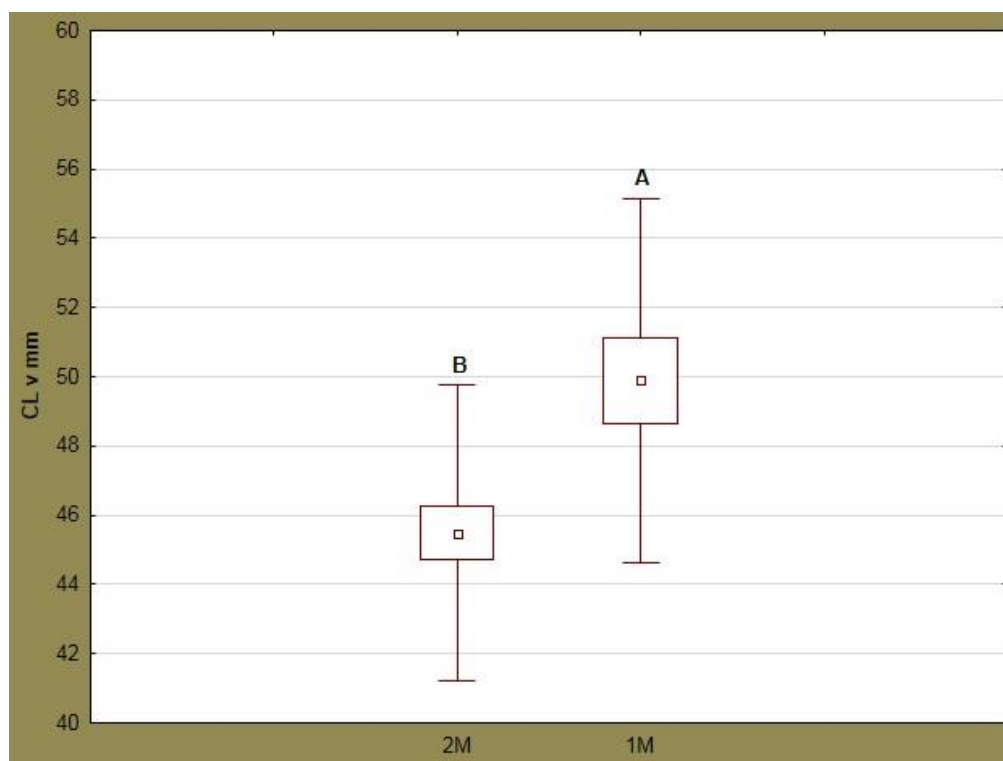
Statistické vyhodnocení dat probíhalo v počítačovém programu Statistica 13 (StatSoft Inc. Tulsa, Oklahoma). Pro porovnávání velikosti, hmotnosti, plodnosti, plochy abdomenu, počet vajíček na gram samice, počet vajíček na 1 mm POCL a počet vajíček na 1 mm<sup>2</sup> plochy abdomenu u jednou a dvakrát svlečených byl použitý *t*-test. Pro stanovení lineárních závislostí mezi plochou abdomenu a plodností, velikostí vajíček a POCL, plodností a POCL a plochou abdomenu a POCL, byly sestaveny bodové grafy s rovnicí pro lineární závislost, index determinace a *p*-value. Provedené testy byly provedeny na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .

## 4. Výsledky

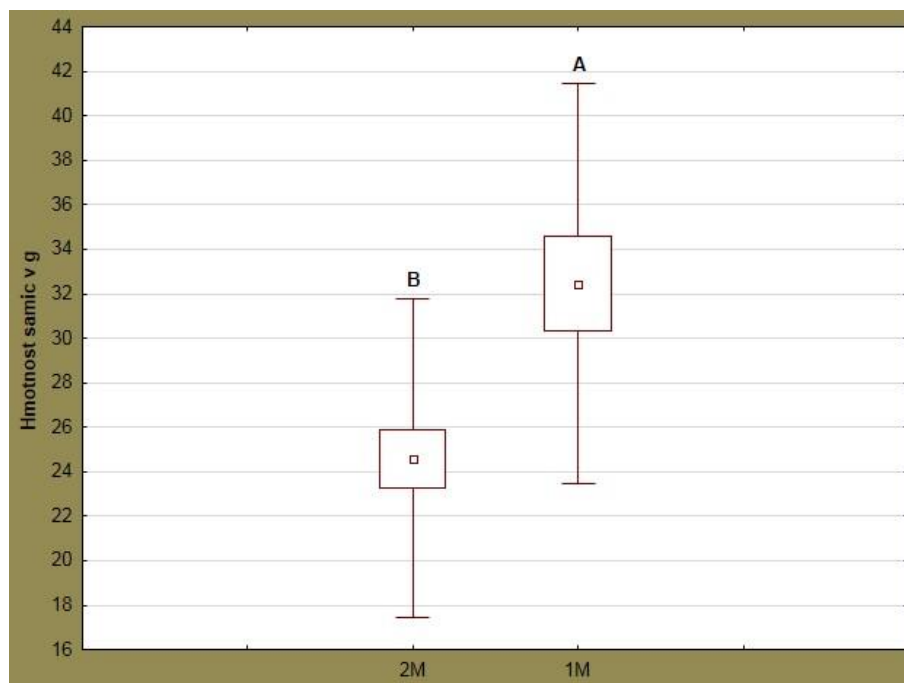
### 4.1. Růst a svlékání

V průběhu pokusu se 29 kusů samic svléklo pouze jednou. Dvoje svlékání prodělalo celkem 43 kusů samic. Pouze jediná samice se svlékla třikrát. Sedmnáct samic v průběhu pokusu uhynulo zejména z důvodu kanibalismu po svlékání (nalezené gastrolity na dně nádrží).

Skupina samic, která se svlékla pouze jednou byla signifikantně větší (CL) než samice, které se svlékly dvakrát ( $t$ -test,  $t = -3,17$ ;  $p = 0,003$ ), uvedený rozdíl je patrný z Obrázku č. 8. Stejně tak byl rozdíl signifikantní ( $t$ -test,  $t = -3,35$ ;  $p = 0,002$ ) i v případě hmotnosti samic (Obrázek č. 9).



Obr. 8.: Porovnání délky hlavohruď u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. Uvedené symboly A a B označují skupiny, které se statisticky liší na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .



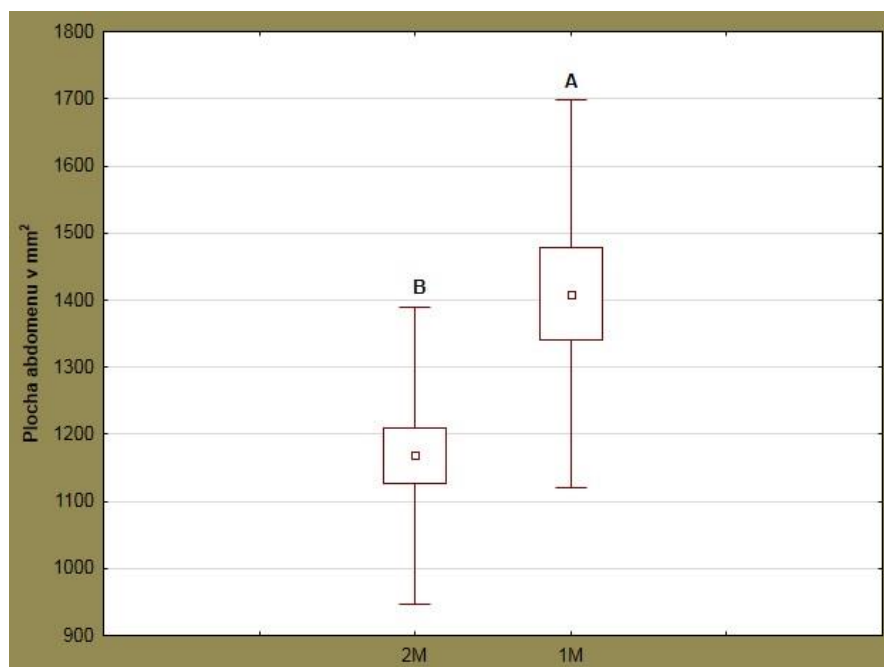
Obr. 9.: Porovnání hmotnosti jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. Uvedené symboly A a B označují skupiny, které se statisticky liší na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .

Přírůstky samic po svlékání popisuje Tab. 3. včetně rozměrů na začátku pokusu, po každém svlékání a procentuální vyjádření přírůstku oproti předešlému instaru.

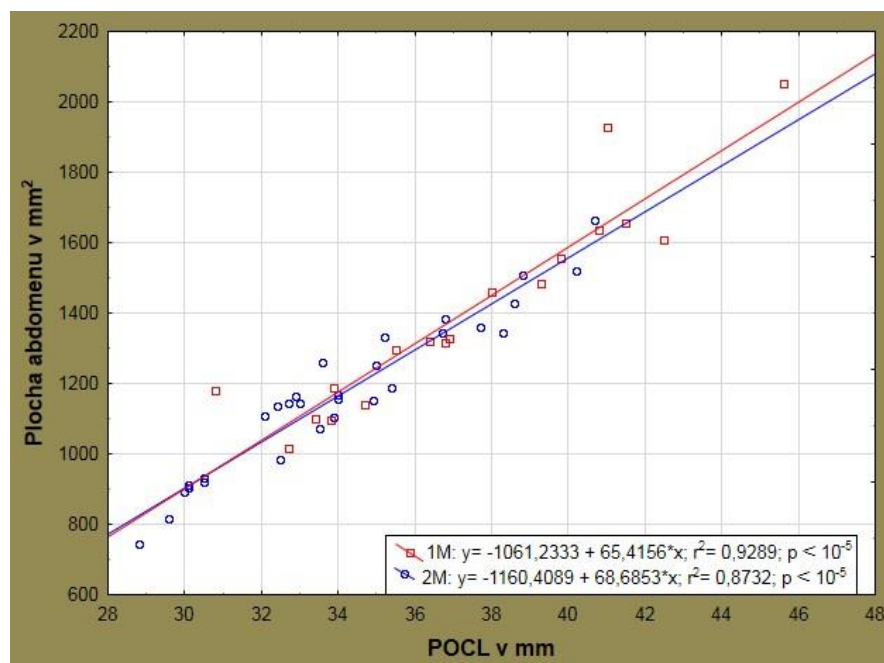
Tab. 3.: Průměrné přírůstky u dvakrát svlečených samic po každém jednotlivém svléknutí oproti počáteční velikosti při začátku pokusu. Tabulka vyjadřuje absolutní velikost a procentuální přírůstek oproti předešlé velikosti. R regenerát, x nevypočítaná hodnota z důvodu předešlé ztráty klepete.

Naměřené průměrné hodnoty u raka signálního na začátku pokusu a po každém svlékání											
			pravé klepeto		levé klepeto		Šířka abd. pleuritů (mm)			Délka abdomenu (mm)	Hmotnost samic (g)
	CL (mm)	POCL (mm)	délka (mm)	šířka (mm)	délka (mm)	šířka (mm)	I.	III.	V.		
Počáteční měření v dubnu 2017	39,97 (±4,50)	29,91 (±3,42)	28,82 (±3,65)	12,50 (±1,66)	29,48 (±3,91)	12,78 (±1,86)	21,64 (±3,12)	20,54 (±2,99)	17,18 (±2,26)	43,65 (±4,04)	17,76 (±6,12)
Průměrné celkové rozměry samic po prvním svlečení	43,47 (±4,54)	32,59 (±3,42)	32,30 (±3,59)	13,64 (±1,63)	32,91 (±4,03)	13,87 (±1,86)	22,71 (±3,17)	21,52 (±2,95)	18,47 (±2,19)	46,23 (±4,45)	21,12 (±6,64)
Průměrné procentuální přírůstky samic po prvním svlečení	8,86% (±2,60)	9,08% (±2,67)	11,90% (±3,80)	8,91% (±3,69)	11,86% (±3,72)	8,59% (±3,58)	5,11% (±4,73)	4,97% (±4,78)	7,70% (±4,08)	5,93% (±3,56)	19,94% (±9,46)
Průměrné celkové rozměry samic po druhém svlečení	46,48 (±4,40)	34,98 (±3,20)	35,24 (±3,69)	15,01 (±1,70)	35,94 (±3,86)	15,23 (±1,88)	26,70 (±3,06)	25,32 (±2,95)	20,75 (±2,18)	50,09 (±4,05)	25,78 (±7,07)
Průměrné procentuální přírůstky samic po druhém svlečení	7,04% (±2,03)	7,51% (±2,51)	9,50% (±3,22)	10,42% (±4,00)	9,39% (±3,66)	10,23% (±4,78)	18,04% (±5,84)	18,09% (±5,90)	12,59% (±3,93)	8,56% (±3,91)	23,60% (±9,40)
Celkové rozměry samice po třetím svlečení	41,8	32,2	R18,1	R6,8	R23,1	R8,7	23,4	22,5	19	46	17
Procentuální přírůstek samice po třetím svlečení	7,46%	6,27%	x	x	x	x	11,43%	13,64%	13,10%	6,98%	25,93%

Plocha abdomenu (Obr. 10) je u jednou svléknutých samic signifikantně větší ( $t$ -test,  $t = -3,24$ ;  $p = 0,002$ ). Dále byla zjištěna pozitivní lineární závislost plochy abdomenu s rostoucí post-orbitální délkou hlavohrudi (Obr. 11).



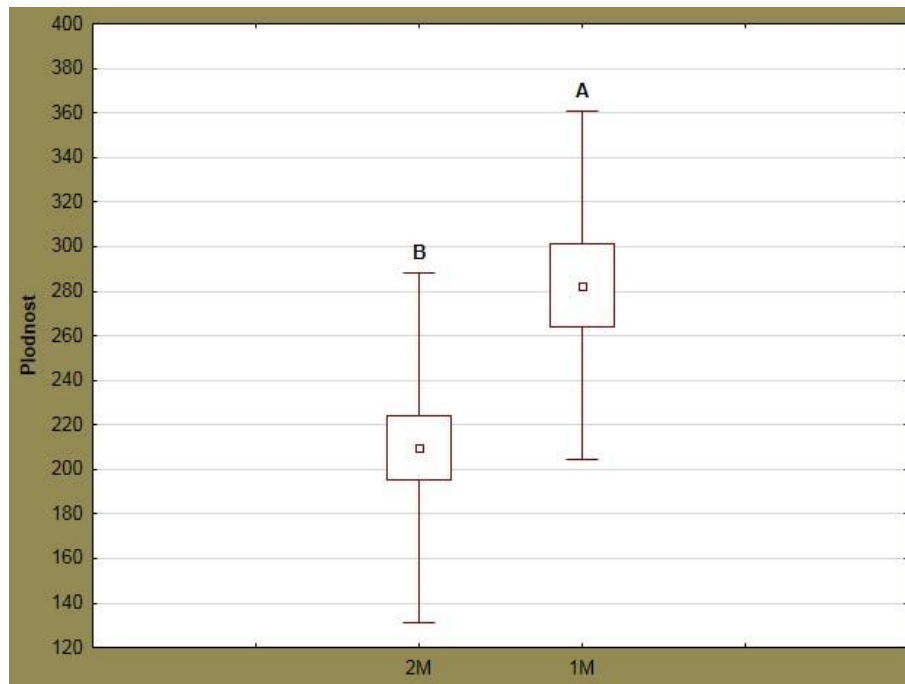
Obr.10.: Plocha abdomenu (v mm<sup>2</sup>) u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. Uvedené symboly A a B označují skupiny, které se statisticky liší na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .



Obr. 11.: Pozitivní lineární závislost mezi plochou abdomenu (mm<sup>2</sup>) a POCL (mm) u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic. POCL = post-orbitální délka hlavohruď. V obrázku je rovněž uvedena rovnice lineární závislosti, index determinace ( $r^2$ ) a p-value ( $p$ ).

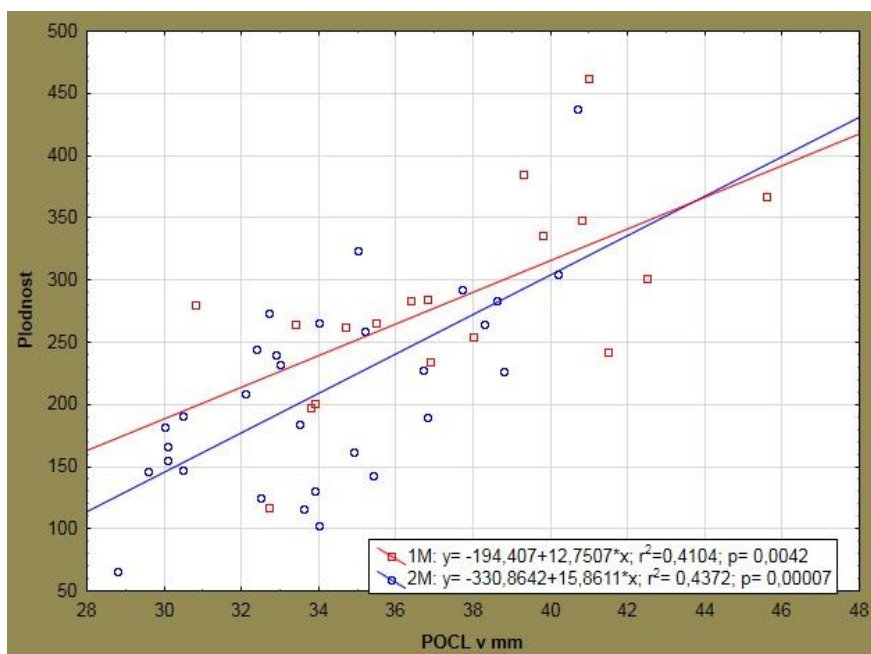
## 4.2. Plodnost

Kladení vajíček proběhlo u obou skupin v rozmezí od 1.10.2017 do 14.10.2017. Ve skupině jednou svlečených samic nakladlo 76 % jedinců vajíčka, u dvakrát svlečených samic to bylo téměř stejné množství jedinců (74 %). Samice, které se svlékly pouze jednou, měly signifikantně větší plodnost než dvakrát svlečené samice ( $t$ -test,  $t = -3,12$ ;  $p = 0,003$ ) (Obr. 12). Průměrný počet vajíček u jednou a dvakrát svlečených samic byl  $282,6 \pm 78,4$  respektive  $209,7 \pm 78,4$  ks.

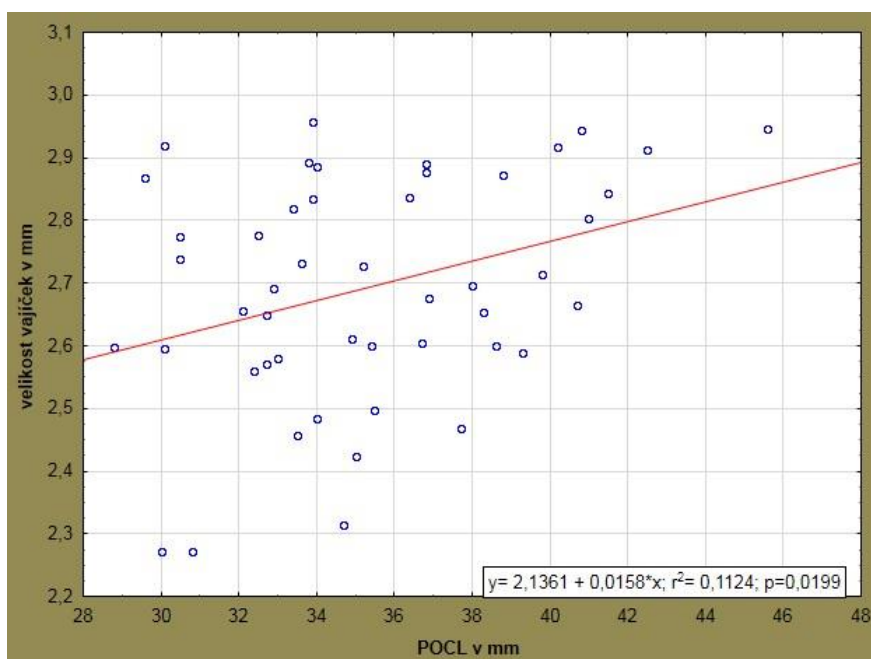


Obr. 12.: Průměrná pleopodální plodnost u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. Uvedené symboly A a B označují skupiny, které se statisticky liší na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .

V obou skupinách samic byla zjištěna signifikantní lineární závislost mezi plodností a post-orbitální délkou hlavohruďi (Obr. 13). U jednou i dvakrát svlečených platilo, že větší jedinci měli větší plodnost. Zároveň byla zjištěna pozitivní lineární závislost mezi velikostí vajíček a velikostí samic, kdy větší samice měly větší vajíčka (Obr. 14). Naopak nebyla prokázána průkazná závislost mezi velikostí vajíčka a plodností samic ( $p = 0,690$ ).



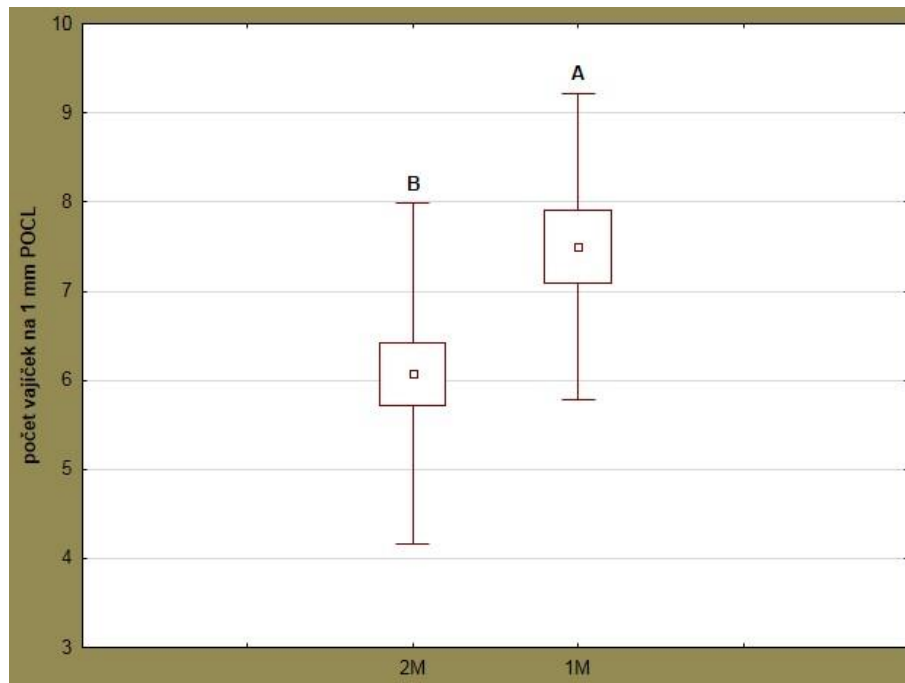
Obr. 13.: Lineární závislost plodnosti na velikosti samic reprezentované postorbitální délkou hlavohrudi (POCL) u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. V obrázku je rovněž uvedena rovnice lineární závislosti, index determinace ( $r^2$ ) a p-value (p).



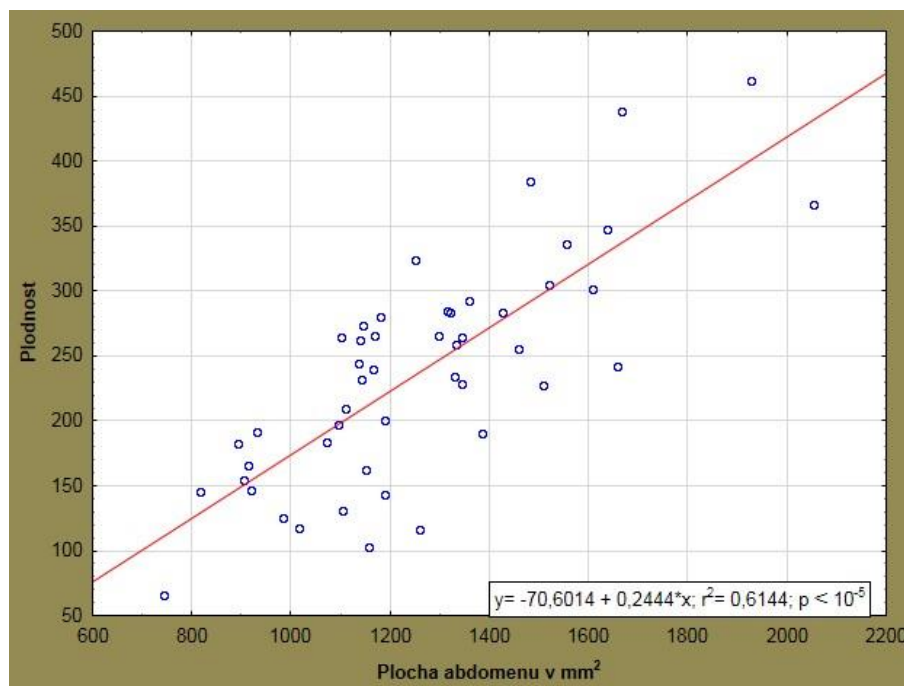
Obr. 14.: Lineární závislost mezi velikostí vajíček a velikostí samic raka signálního (postorbitální délka hlavohrudi - POCL). V obrázku je rovněž uvedena rovnice lineární závislosti, index determinace ( $r^2$ ) a p-value (p).



Plodnost samic přepočtená na 1 gram hmotnosti samic se statisticky nelišila mezi jednou a dvakrát svlečenými samicemi ( $t$ -test,  $t = -0,39$ ;  $p = 0,698$ ). Plodnost samic přepočtená na 1 mm POCL byla ale statisticky významně vyšší u jednou svlečených samic ( $t$ -test,  $t = -2,60$ ;  $p = 0,012$ ) (Obr. 15). Byla zjištěna pozitivní lineární závislost plodnosti na vzrůstající ploše abdomenu (Obr. 16).

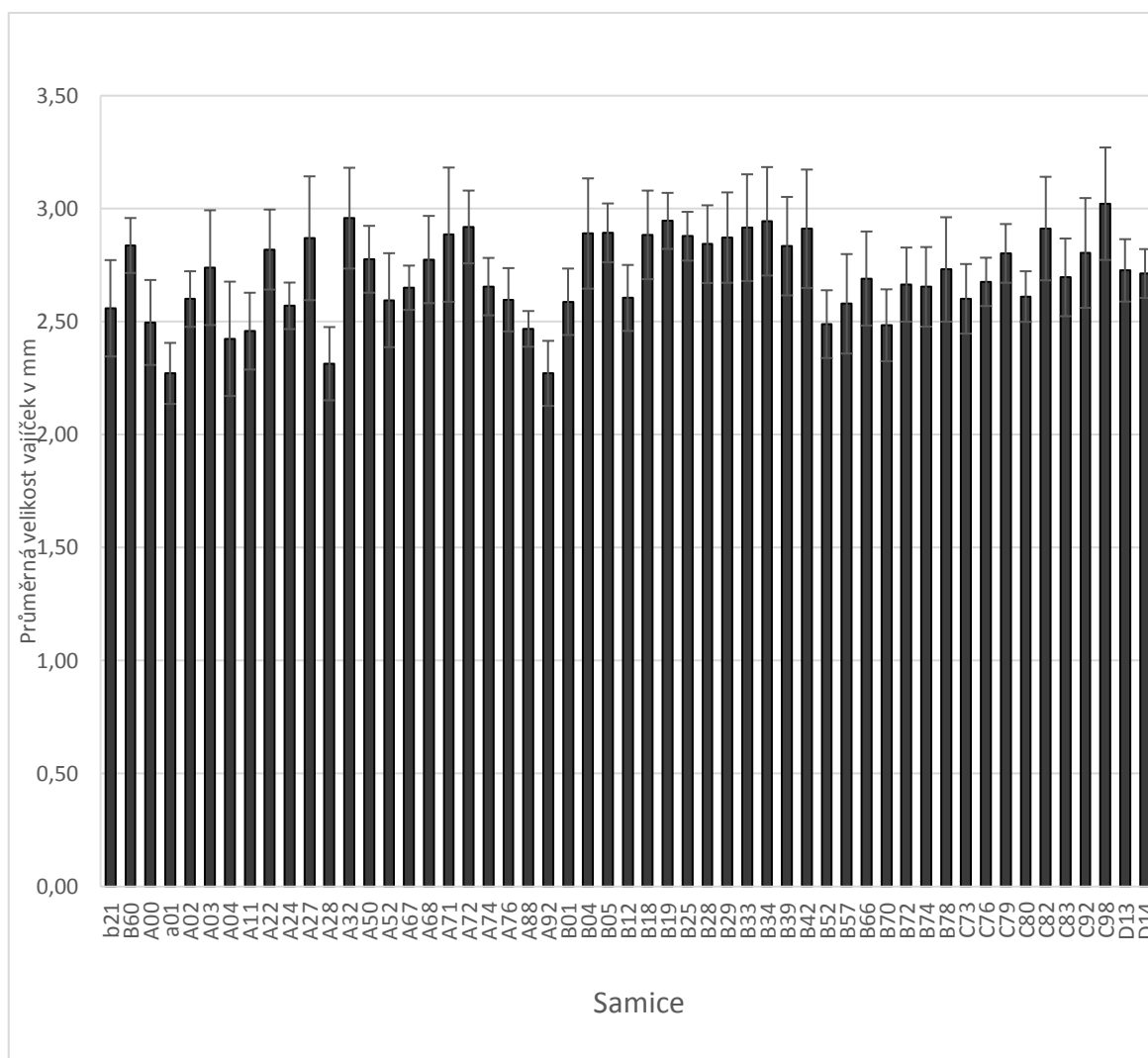


Obr. 15.: Plodnost přepočtená na 1 mm postorbitální délky hlavohruď (POCL) u jednou (1M) a dvakrát (2M) svléknutých samic raka signálního. Uvedené symboly A a B označují skupiny, které se statisticky liší na hladině významnosti  $\alpha = 0,05$ .



Obr. 16.: Lineární závislost plodnosti na ploše abdomenu v mm<sup>2</sup> u samic raka signálního. V obrázku je rovněž uvedena rovnice lineární závislosti, index determinace ( $r^2$ ) a p-value ( $p$ ).

Velikost vajíček u jednou a dvakrát svlečených samic se mezi sebou nelišila ( $t$ -test,  $t = -0,975$ ;  $p = 0,335$ ). Průměrná velikost vajíček u obou skupin byla  $2,71 \pm 0,18$  mm. Nejmenší vajíčko bylo nalezené u samice A04 a měřilo v průměru 1,9 naopak největší vajíčko měla samice C98 o průměru 3,5 mm. Největší vajíčko se nacházelo u samice, jež vykazovala v průměru největší vajíčka ze všech samic  $3,02 \pm 0,25$  mm. Obrázek č. 17 popisuje průměrné velikosti vajíček u jednotlivých samic.



Obr. 17.: Průměrné velikosti vajíček od jednotlivých samic raka signálního v pokusu.

### 4.3. Post-ovulační stav vaječníků

Pouze v 46,4 % případů z celkového počtu samic, které nakladly vajíčka, došlo k úplnému vyprázdnění vaječníků. U 1,5 % samic bylo přibližně 50 % objemu vaječníků naplněno vstřebávajícími se vajíčky. U 52,1 % samic se ve vaječnicích vyskytovala neovulovaná vajíčka průměrně v počtu  $3,7 \pm 3,0$  ks. U některých samic nedošlo vůbec k ovulaci vajíček, nebo vajíčka ztratily bezprostředně po naklazení. U pěti samic z těch, které vajíčka nenakladly, bylo patrné tmavé zabarvení spodní strany abdomenu, který měl tmavě hnědou až načernalou barvu. Z tohoto důvodu byla provedena pitva i u nich a

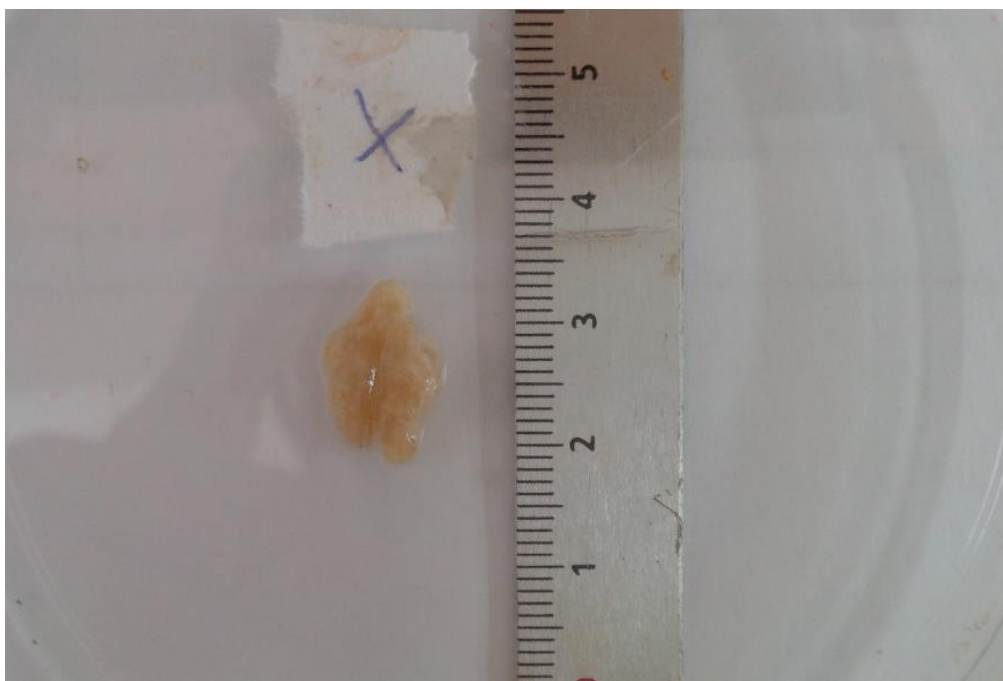
zjištěno, že tmavé zbarvení bylo způsobeno tmavou hemolymfou. Ta byla výsledkem vstřebávání neovulovaných vajíček stejné barvy, neboť vaječníky jich byly plné. Ostatní samice, u kterých vajíčka nebyla zaznamenána a zároveň neměly takto zbarvenou hemolymfu, byly vaječníky prázdné tzn. pravděpodobně došlo ke ztrátě vajíček ihned po nebo v průběhu kladení. U všech vypitvaných vaječnicků byly již patrné malé bílé oogonie. Vaječníky měli převážně světle oranžovou nebo nažloutlou barvu. Průměrné hodnoty rozměrů a hmotností vaječnicků popisuje obrázek Tab. 4.

Tab. 4.: Průměrné rozměry jednotlivých částí vaječnicků v post-ovulačním stavu u raka u raka signálního. Celková délka (1), délka předního pravého laloku (2), délka předního levého laloku (3), délka zadního laloku (4), šířka zadního laloku (5), šířka předního pravého laloku (6) a šířka předního levého laloku (7). Data jsou prezentována jako průměr  $\pm$  směrodatná odchylka.

Rozměry vaječnicků							Hmotnost vaječnicků
1	2	3	4	5	6	7	
17,72 ( $\pm 4,79$ ) mm	10,75 ( $\pm 3,68$ ) mm	10,50 ( $\pm 3,67$ ) mm	9,90 ( $\pm 3,60$ ) mm	4,87 ( $\pm 2,35$ ) mm	4,84 ( $\pm 2,23$ ) mm	4,94 ( $\pm 2,35$ ) mm	0,35 ( $\pm 0,63$ ) g

U jednou svlečených samic se ve vaječnicích vyskytovalo průměrně  $2,2 \pm 3,8$  ks neovulovaných vajíček což odpovídalo  $1,3 \pm 2,0$  % pleopodální plodnosti daných samic. Celkem tři samice nenakladly vajíčka a dvě samice ztratily snůšku. U dvakrát svlečených samic se ve vaječnicích vyskytovalo průměrně v počtu  $1,9 \pm 2,6$  ks neovulovaných vajíček, což odpovídalo  $1,2 \pm 1,8$  % pleopodální plodnosti daných samic. Nenakladlo šest samic a celkem čtyři ztratily snůšku. Mezi jednou a dvakrát svlečenými samicemi nebyl zjištěn statisticky významný rozdíl v těchto parametrech.

Úplně vyprázdněný vaječnick je znázorněn na obrázku č. 18. Vaječnick obsahující zbytky oocytů II. řádu je zobrazen na obrázku č. 19.



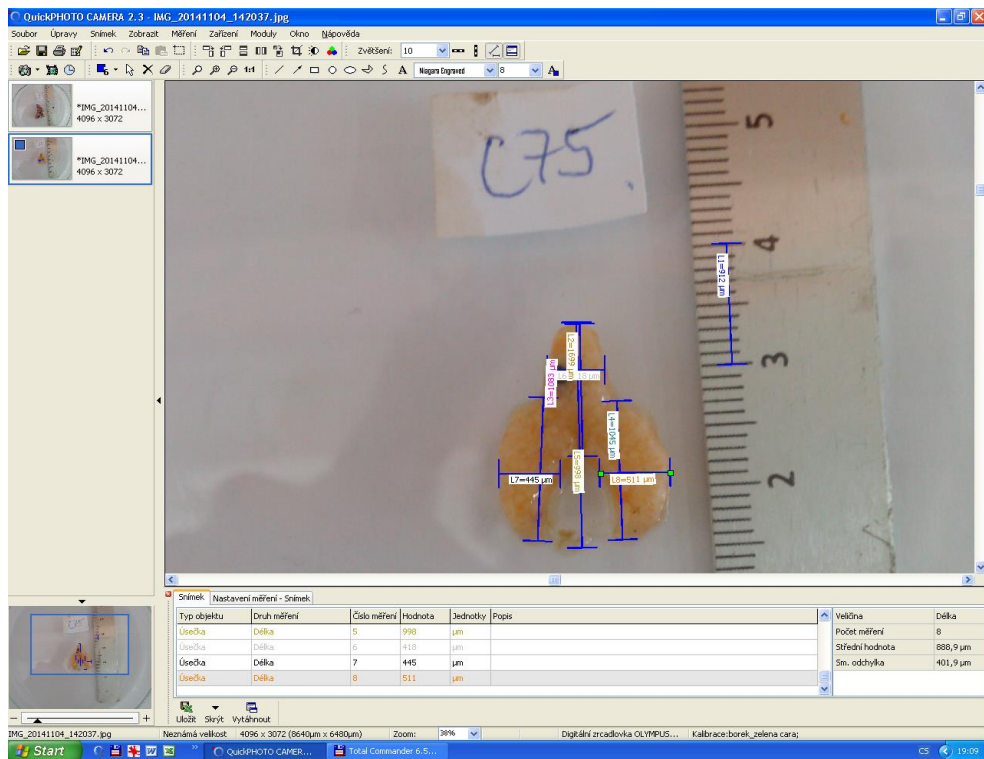
Obr. 18.: Fotografie úplně vyprázdněného vaječníku ze samice označené X. Ve vaječníku jsou patrné jen malé bílé oogonie. (foto: Martin Fojt, 2017)



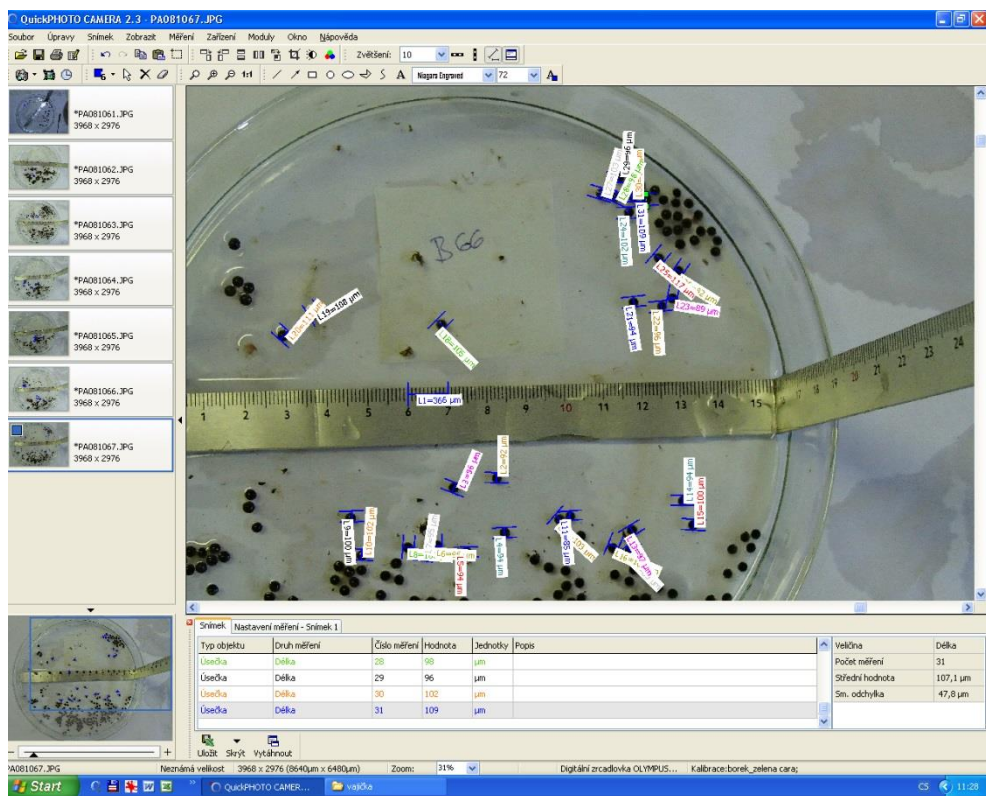
Obr. 19.: Fotografie nevyprázdněného vaječníku ze samice B25 se zbytky neovulovaných vajíček (16ks). (foto: Martin Fojt, 2017)



Obr. 20.: Fotografie samic raka signálního se snůškou vajec umístěných na pleopodech. (foto: Martin Fojt, 2017)



Obr. 21: Fotografie z programu Quick Photo Manager, měření rozměrů vaječníků. (foto: Martin Fojt, 2017).



Obr. 22: Fotografie z programu Quick Photo Manager, měření rozměrů vajíček. (foto: Martin Fojt, 2017).

## 5. Diskuse

Z důvodu komerčního významu a zároveň velké adaptability k různým přírodním podmínkám je rak signální jedním z nejvíce rozšířených raků na Evropském kontinentu a spolu s rakem červeným (*Procambarus clarkii*, Girardi 1852) na světě (Holdich, 1999). Úspěšnost jeho šíření při osidlování lokalit s výskytem původních Evropských druhů ještě více umocňuje schopnost přenášet patogen račího moru (*Aphanomyces astaci*, Schikora 1906) (Bohman a kol., 2006; Filipová a kol., 2013). Díky tomu se v minulosti tomuto druhu otevřely původními druhy uvolněné habitaty, zejména ve Skandinávii. Nicméně i rak signální může podlehnout tomuto onemocnění, pokud je jeho imunitní systém oslabený (Aydin a kol., 2014; Edsman a kol., 2015). Přesto jsou známy případy společného výskytu raka říčního i signálního na mnoha lokalitách v Evropě (např. ve Finsku) a mimo jiné i u nás v České republice. Tyto případy společného výskytů raků naznačují, že některé populace raků signálních jsou nakažené račím morem jen minimálně, nebo vůbec (Ďuriš a kol., 2014b). Rak signální ale v těchto populacích v naprosté většině případů dominuje a vytlačuje raka říčního přímou kompeticí o zdroje (Westman a Pursiainen, 1984). Jedním z hnacích motorů je rychlejší růst populace (rychlejší dospívání, růst a vyšší plodnost) a proto obvykle vyšší denzita než u raka říčního (Kozák a kol., 2014).

Obecně lze ale říci, že rak signální je nejen svým vzhledem, ale i nároky na kvalitu prostředí podobný raku říčnímu. Je proto významným nebezpečím pro horní toky potoků a řek, kde se stále udržují populace druhů původních a přitom nevyhovují jiným invazním rakům jako je rak pruhovaný nebo rak mramorovaný (*Procambarus virginalis* Lyko 2017) (Kozák a kol., 2014). Nicméně i zde má rak signální v porovnání s rakem říčním výhodu v poměrně vyšší toleranci k narušeným podmínkám prostředí. Zejména je oproti raku říčnímu více tolerantní k vyšším teplotám vody a snáší větší znečištění ve smyslu vyššího zanesení dna jemným sedimentem (Hager, 1996). Rak signální navíc výrazně rychleji roste, dříve pohlavně dospívá a má vyšší plodnost než rak říční, popř. rak kamenáč. Navíc má výhodu již od prvních juvenilních stádií, neboť se ráčata raka signálního líhnou ve stejných podmínkách dříve než u raka říčního a tím získávají výhodu větší velikosti a životaschopnosti (Kouba a kol., 2014; Kozák a kol., 2014). Zajímavé je porovnání zaznamenané hustoty raka signálního v původním areálu rozšíření (0,25 – 1,8



kusů na m<sup>2</sup>) a v oblastech nepůvodního výskytu v Evropě (0,4 – 34 kusů na m<sup>2</sup>) (Nyström, 2002). Víše uvedené skutečnosti, dělají z raka signálního, kromě jeho ekologické nebezpečnosti, i vhodnější druh pro komerční využití.

Raci tvoří zajímavý a lukrativní obchodní artikl převážně ve Skandinávii, kam byl rak signální za tímto účelem vysazen v druhé polovině minulého století jako náhrada za račím morem devastované populace raka říčního (Edsman, 2004). Bohužel tato introdukce ještě více napomohla ústupu populací raka říčního, přestože ekonomicky byla introdukce úspěšná (v době introdukce se o přenosu račího moru rakem signálním ještě nevědělo). Průměrná roční produkce raka signálního ve Švédsku se pohybuje okolo 265 t (Holdich a kol., 2006). Kromě Švédska je významným producentem raků i Finsko, kde se stále raci získávají odlovem z volných vod, a to oba hlavní druhy rak říční i rak signální. Produkce raků je zde založena na přirozeném chovu podpořeném vysazováním násad raků do jezer (Policar a Kozák, 2014).

Svlékání a růst raků jsou úzce spjaté události, které významně odráží jak vitalitu divokých populací raků, tak i úspěšnost a rentabilitu chovu, popř. odlovu z volných vod (Guan a Wiles, 1996; Westman a Savolainen, 2002; Westman a kol., 1993). Tyto parametry jsou sledovány zejména u komerčně hodnotných druhů, kterým rak signální bezpochyby je (Holdich a kol., 2006). Rak signální byl hojně studován, právě ve spojitosti s jeho ekonomickou rolí tj. z hlediska produkce juvenilních jedinců pro nasazení, ale zároveň i z hlediska růstu do tržní velikosti (Edsman a kol., 2015; Westman a Savolainen, 2002). Růstu raka signálního byl zkoumán v různých typech vod po celém světě. Ovšem nejčastější studie pocházejí ze Severní Ameriky (Flint, 1975; Flint a Goldman, 1977; Goldman a Rundquist, 1977; Mason, 1978a; McGriff, 1983) a Evropy (Abrahamsson, 1971; Brinck, 1975; Kossakowski, 1988; Westman a kol., 1993; Westman a Savolainen, 1995; Guan a Wiles, 1999). Studie popisují odlišná tempa růstu u raka signálního v rozličných životních podmínkách. Z tohoto důvodu byl vybrán rak signální, důležitý ekonomickou hodnotou stejně tak jako mírou nebezpečnosti invazivního druhu, na sedmi měsíční experiment a následné vyhodnocení růstu a svlékání ve spojitosti s následnou plodností dospělých samic.

Tato diplomová práce se zaměřuje na růstovou strategii samic raka signálního a jejich následnou plodností včetně post-ovulačního stavu vaječníků. Do pokusu byly použity samice, které se již v předešlé sezóně reprodukovali, šlo tedy o zkušené matky.

Samice raka signálního dospívají obvykle později než samci, nejčastěji ve třetím roce života (Lewis, 2002). Z tohoto důvodu bylo předpokládáno, že samice na začátku pokusu byly alespoň čtyřleté. Jejich frekvence svlékání se tak dala očekávat velmi nízká vzhledem k věku a faktu, že se samice již zapojují do reprodukce a na častější svlékání nemají tak dlouhé časové období jako samci. Např. Holdich a kol. (2006) popisuje, že rak signální se ve třech letech se svléká pouze dvakrát a ve čtyřech a více letech prodělá pouze jeden svlek za rok. V průběhu našeho pokusu se ale více než 40 % samic svléklo dvakrát, jedna samice dokonce třikrát. Jednou svlečené samice byly v průměru oproti dvakrát svlečeným samicím signifikantně větší (delší CL) a těžší. Intenzita počtu prodělaných svlékání s postupujícím věkem u raků klesá (Flint, 1975; Holdich a kol., 2006). Na základě výše zmíněných studií a po přihlédnutí na dosažené signifikantně rozličné výsledky pokusu se zdá, že jednou svlečená skupina samic byla oproti skupině dvakrát svlečených samic starší. Na druhou stranu tento úsudek mlží fakt, že daný velikostní rozdíl není nijak ostře ohraničen. Jako příklad uveďme velikost nejmenší samice svléknuté jedenkrát (CL = 41,2 mm; w = 22,3 g) a největší samice svléknuté dvakrát (CL = 55,2 mm; w = 42,9 g) oproti průměrným hodnotám u jednou (CL = 49,0 ± 4,5 mm; w = 32,5 ± 8,8 g) a dvakrát svléknutých samic (CL = 46,5 ± 4,4 mm; w = 25,8 ± 7,1 g). Významnou roli tak pravděpodobně hraje kondice jedinců, případně jejich postavení v rámci hierarchie obsádek.

Rhodes a Holdich (1979) udávají, že pozitivní alometrie růstu abdomenu je u samic dosahována před nástupem pohlavní dospělosti a během dospívání. Změna růstu abdomenu má funkční vliv, neboť co největší plocha abdomenu je benefitem při kladení inkubaci vajíček pro ochranu snůšky. Pod větším abdomenem je tak možné inkubovat více vajíček (Hartnoll, 1982). Výsledky v našem pokusu prokazují, že s rostoucí velikostí samic se zvyšovala lineárně i plocha abdomenu a s ní rostla i plodnost sledovaných samic. Tyto výsledky se shodují s tvrzením Hartnolla (1982). Pro hodnocení růstu raků se běžně používá celková délka (TL) ta je obvykle měřena od špičky rostra po konec telsonu (Kozák a kol., 2014). Abdomen spolu s telsonem jsou pohyblivé části, vzhledem k jejich mobilitě může při měření snadno dojít k nepřesným údajům měření, v důsledku zakřivení či ohnutí. Hlavohrud' je nemobilní část těla raků, proto je to spolehlivější způsob vyjádření délky. Stejně tak ovlivňuje délku i rostrum, které se může u různých jedinců lišit, nebo být poškozené (Buřič a kol., 2010). Z tohoto důvodu byla pro relevantnější

výsledky při sledování závislosti jednotlivých parametrů na velikosti samic zvolena post-orbitální délka hlavohruď (POCL).

Jednou svlečené samice měly oproti dvakrát svlečeným samicím větší plodnost což je pravděpodobně dáno jejich větší průměrnou velikostí a velikostí (plochou) abdomenu, které vzájemně korelovali. Plodnost v tomto případě není přímo ovlivněna počtem svlékání. Plodnost je často proporcionální s velikostí samice, a velikost vajíček ovlivňuje jejich životaschopnost (Huner a Lindqvist, 1991). V této studii byl zároveň nalezen pozitivní vztah mezi velikostí samice a velikostí vajíček, což napovídá, že větší samice mohou teoreticky produkovat větší vajíčka, které v následku mohou vést k produkci větších a životaschopnějších ráčat. Nicméně vztahy mezi plodností a velikostí samice potažmo vajíček mohou být silně ovlivněny podmínkami prostředí (Reynolds, 2002) jak demonstruje příklad raka bělonohého v Irsku, kdy u raků stejné velikosti byla průměrná snůška v teplém mesotrofním jezeře o 40 % vyšší než v studeném potoce (O'Keeffe, 1986).

U některých samic byly v průběhu pokusu sledovány ztráty vajíček a u některých samic vůbec ke kladení nedošlo. Tyto události mohly být způsobené vyrušením ostatními jedinci, převážně samci, nebo vyrušením obsluhou pokusu při čištění nádrže nebo při kontrole obsádek. Minimálně u jedné samice byla při kontrole obsádky sledována exkrece slizových žláz na abdomenu samice, kdy byla uvolněna pouze první vajíčka. Tato samice následně (jako několik dalších samic) vajíčka nenosila a její hemolymfa se zbarvila do tmavě hnědé až tmavě šedé barvy. Vzhledem k její následné pitvě, kdy byly vaječníky plné neovulovaných vajíček, můžeme usuzovat, že vyrušení samic na počátku kladení může vést k úplnému nezdaru reprodukce a následné resorpci vajíček. Taugbøl a Skurdal (1989) rovněž udávají, že u samic raka říčního, které resorbovaly vajíčka, bylo patrné modré zbarvení hemolymfy viditelné přes kutikulu abdomenu, způsobené barvivem z vajíček. U samic raka signálního v našem pokusu, byla zpozorována tmavě hnědá až načernalá barva hemolymfy. Tyto výsledky mohou být následně využity v praxi, když přímo po odchytu samic na podzim (říjen) na spodní straně abdomenu spatříme tmavé zbarvení můžeme odvodit, že došlo k resorbování neovulovaných vajíček z různých příčin a samice již vajíčka nenaklade. Zároveň může resorpce neovulovaných vajíček vést k případným problémům při další reprodukci jako je to známé u ryb (Pokorný a kol., 2003).

Studií popisujících reprodukci raka signálního bylo napsáno velké množství například Shimizu a Goldman, (1983), Lowery, (1988) či McGriff, (1983). Studie od Guana a Wilese (1999) popisuje, jak růst, tak plodnost u raků signálních v nížinných vodách Anglie. Tito autoři uvádí plodnost u raka signálního v obdobných velikostech jako samice v našem pokusu  $158 \pm 104$  ks. Autoři rovněž popisují procentuální ztráty v průběhu inkubace ovlivněné environmentálními faktory v řece.

Mason (1978b) zmiňuje ve své studii proměnlivou velikost vajíček v průběhu inkubace u raka signálního. Po naklazení se velikost vajíčka nejprve zmenšila, v průběhu inkubace a probíhající embryogeneze zase zvětšovala. Autor zmiňuje průměrnou velikost vajíček u raka signálního 2,3–3,0 mm. V našem pokusu byla vajíčka měřena přibližně týden od klazení. Průměrná velikost vajíček 2,71 mm v našem pokusu se shoduje s rozpětím, jež udává Mason (1978b). Na velikosti a počtu vajíček se pravděpodobně podílejí kompetice, predace, výživa, hustota či znečištění prostředí, které ovlivňují kondici samice a tak i kvalitu jejich pohlavních produktů (Daveikis a Alikhan, 1996).

Vyjádření plodnosti na 1 mm POCL je ukazatel, který odkazuje na závislost mezi velikostí a plodností u samic raků. Vzhledem k úzké závislosti mezi velikostí a plodností lze rychle a poměrně přesně odhadnout pleopodální plodnost na základě znalosti délky POCL. Například při zjištění orientačního počtu vajíček u velkého množství samic v úzkém časovém intervalu, ať v chovu raků nebo při odlovech na různých lokalitách.

Po přihlédnutí na výše zmíněné výsledky lze konstatovat, že větší samice se vyznačují větší snůškou a mají větší vajíčka z nichž se líhnou větší ráčata, která jsou pravděpodobně konkurenceschopnější v daných podmínkách prostředí (Payne 1996). Počet prodělaných svlékání (a tedy pravděpodobně i věk samic) ale na tyto parametry vliv nemá, neboť dané závislosti jsou platné jak pro jednu, tak i dvakrát svlečené samice. Tvrzení, že úspěšnost populace ovlivňuje pouze velikost samic, by ale bylo irelevantní. Počet raků na dané lokalitě ovlivňuje především řada biotických a abiotických faktorů (Reynolds, 2002).

Zjištěné výsledky a sledování mají potenciál aplikace v chovech raků či jejich monitoringu životaschopnosti jejich populací na přírodních lokalitách či potenciálních lovištích. Zároveň je možné cílenou selekcí do chovu zařazovat do generačních skupin pouze větší rychle rostoucí samice raků. Za předpokladu dodržení vhodných podmínek

prostředí (chemické a fyzikální parametry vody, dostatek úkrytů, dostatečné množství vhodné potravy), by chovatel mohl dosáhnout většího počtu račí násady pro další odchovy.

Cílem chovu raků je produkce určitých věkových kategorií raků určených k různému použití. Například k dalšímu chovu, repatriaci či reintrodukci, nebo pro konzumní účely (Policar a Kozák, 2014). V případě raka signálního je tento účel minimálně pro ČR nemyslitelný, ale ve Skandinávii má velký význam. V České republice je předpoklad pouze pro aplikaci daných výsledků pro případný chov raka říčního pro repatriaci.

## 6. Závěr

Tato diplomová práce přináší nové či upřesňující poznatky o růstu a plodnosti adultních samic raka signálního v podmínkách ČR včetně post-ovulačního stavu vaječníků. Práce tak přispívá ke komplexním znalostem o tomto druhu a případné aplikaci poznatků na druhy příbuzné. Cílem této diplomové práce bylo v teoretické části sepsat srozumitelnou literární rešerši obsahově zaměřenou na reprodukci, růst a svlékání raků. Tato část slouží jako podrobný návod pro pochopení cílů a metodických řešení zahrnutých v praktické, pokusné, části. V praktické části práce jsou popsány podmínky dodržované při pokusu pro možnost opakování daných postupů. Způsob měření biometrických ukazatelů a vyhodnocení plodnosti pomohlo osvětlit další část biologie tohoto komerčně i ekologicky důležitého druhu. Průběh růstu a počet prodělaných svlékání neměl žádný detekovatelný vliv na úspěšnost reprodukce samic raka signálního. U samic raka signálního bylo porovnáváno počet prodělaných svleků během vegetační sezony, jejich přírůstky s následnou pleopodální plodností (závislosti plodnost-velikost, plodnost-růst, plodnost velikost abdomenu, velikost vajíček-počet vajíček) a zároveň postovulační stav vaječníků (jejich vyprázdnění, velikost). Zásadními poznatky práce jsou: stěžejní role velikosti samice a plochy abdomenu na velikost snůšky samic, role velikosti samic na velikost vajíček a v neposlední řadě nutnost vhodných podmínek s minimem stresu v období kladení vajíček. Výsledky této práce by měly osvětlit některé výše zmíněné vztahy mezi růstem, velikostí a úspěšnou reprodukcí raka signálního jak v přírodních, tak chovatelských podmínkách.

## 7. Seznam použité literatury

- Abdu, U.R.I., Yehezkel, G., Sagi, A., 2000. Oocyte development and polypeptide dynamics during ovarian maturation in the red-claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Invertebrate Reproduction & Development*, 37(1), 75–83.
- Abrahamsson, S.A., 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 373–380.
- Ackefors, H.E.G., 1999. Observations on the yearly life cycle of *Astacus astacus* in a small lake in Sweden. *Freshwater Crayfish*, 12, 413–29.
- Almeida, A.O., Buckup, L., 2000. Occurrence of protandric hermaphroditism in a population of the neotropical freshwater crayfish *Parastacus brasiliensis* (Parastacidae). *Journal of Crustacean Biology*, 20(2), 224–230.
- Ando, H., Makioka, T., 1998. Structure of the ovary and mode of oogenesis in a freshwater crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). *Zoological Science*, 15(6), 893–901.
- Bohman, P., Nordwall, F., Edsman, L., 2006. The effect of the large-scale introduction of signal crayfish on the spread of crayfish plague in Sweden. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (380–381), 1291–1302.
- Brinck, P., 1975. Crayfish in Sweden. *Freshwater Crayfish* 2, 77–85.
- Browdy, C.L., Fainzilber, M., Tom, M., Loya, Y., Lubzens, E., 1990. Vitellin synthesis in relation to oogenesis in in vitro-incubated ovaries of *Penaeus semisulcatus* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *Journal of Experimental Zoology*, 255(2), 205–215.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2011. A successful crayfish invader is capable of facultative parthenogenesis: A novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE* 6(5) e20281.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P. 2009. Spring mating period in *Orconectes limosus*: the reason for movement. *Aquatic Sciences*, 71(4), 473.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P. 2010. Intra-sex dimorphism in crayfish females. *Zoology*, 113(5), 301–307.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2013. Reproductive plasticity in freshwater invader: from long-term sperm storage to parthenogenesis. *PloS ONE*, 8(10), e77597.

- Carvalho, F., Sousa, M., Oliveira, E., Carvalheiro, J., Baldaia, L., 1998. Ultrastructure of oogenesis in *Penaeus kerathurus* (Crustacea, Decapoda). I. Previtellogenic oocytes. *Journal of Submicroscopic Cytology and Pathology*, 30(3), 409–416.
- Daveikis, D.F., Alikhan, M.A., 1996. Comparative body measurements, fecundity, oxygen uptake and ammonia excretion in *Cambarus robustus* (Astacidae, Crustacea) from an acid and a neutral site in northeastern Ontario, Canada. *Canadian Journal of Zoology*, 74, 1196–203.
- Dubé, P., Portelance, B., 1992. Temperature and photoperiod effects on ovarian maturation and egg laying of the crayfish, *Orconectes limosus*. *Aquaculture*, 102(1–2), 161–168.
- Dubský, K., Kouřil, J., Šrámek, V., 2003. *Obecné rybářství*. 1. vyd. Informatorium, Praha, 311 s.
- Dudenhause, E.E., Talbot, P., 1983. An ultrastructural comparison of soft and hardened spermatophores from the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Canadian Journal of Zoology*, 61, 182–194.
- Ďuriš, Z., Horká, I., Buřič, M., Kozák, P., 2014b. Ekologie raků. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 223–248.
- Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., 2014a. Morfologie a anatomie raků. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 155–188.
- Edsman, L., 2004. The Swedish story about import of live crayfish. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (372–373), 281–288.
- Edsman, L., Nyström, P., Sandström, A., Stenberg, M., Kokko, H., Tiitinen, V., Jussila, J. 2015. Eroded swimmeret syndrome in female crayfish *Pacifastacus leniusculus* associated with *Aphanomyces astaci* and *Fusarium spp.* infections. *Diseases of Aquatic Organisms*, 112(3), 219–228.
- Filipová, L., Petrušek, A., Matasová, K., Delaunay, C., Grandjean, F., 2013. Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in populations of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in France: evaluating the threat to native crayfish. *PLoS ONE*, 8(7), e70157.
- Flint, R. W., 1975. Growth in a population of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* from a subalpine lacustrine environment. *Journal of the Fisheries Board of Canada*, 32(12), 2433–2440.
- Flint, R.W., Goldman, C.R., 1977. Crayfish growth in Lake Tahoe: Effects of habitat variation. *Journal of the Fisheries Board of Canada* 34, 155–159.
- Gherardi, F., 2002. Behaviour In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 258–290.



- Goldman, C.R., Rundquist, J.C., 1977. A comparative ecological study of the California crayfish *P. leniusculus* (Dana) from two subalpine lakes. *Freshwater Crayfish* 3, 51–80.
- Greenaway, P., 1985. Calcium balance and moulting in the Crustacea. *Biological Reviews*, 60, 425–454.
- Guan R.Z., Wiles P.R., 1996. Growth, density and biomass of crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a British lowland river. *Aquatic Living Resources* 9, 265–272.
- Hager, J., 1996. Edelkrebse. Leopold Stocker Verlag, Graz, 128 s.
- Hartnoll, R.G., 1982. Growth. In: Abele, L.G. (Ed.) *The biology of Crustacea: 2. Embryology, morphology and genetics*. Academic Press, New York, pp. 111–196.
- Hinsch, G.W., 1993. The role of Sertoli cells in spermatid maturation in the testis of the crayfish, *Procambarus paeninsulanus*. *Tissue & Cell*, 25, 743–9.
- Hogger, J.B., 1986. Aspects of the introduction of “signal crayfish”, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), into the southern United Kingdom. 1. Growth and survival. *Aquaculture*, 58(1–2), 27–44.
- Holdich, D. M., 2002. Background and functional morphology In: Holdich, D. M. (Eds.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 3–29.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füreder, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbøl, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P. (Eds), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d’Histoire naturelle, Paris, pp. 49–130.
- Holdich, D.M., Reeve, I.D., 1988. Functional morphology and anatomy. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish, Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 11–51.
- Holdich, D.M., 1999. The negative effects of established crayfish introductions. In: Gherardi, F., Holdich, D.M., (Eds.), *Crayfish in Europe as Alien Species. How to Make the Best of a Bad Situation?*. A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 31–47.
- Holzer, M., 1987: Akce Rak po roce – Naši přírodou 4, 74–75.
- Huner, J.V., Lindqvist, O.V., 1991. Special problems in freshwater crayfish egg production. In: Wenner, A., Kuris, A., (Eds.) *Crustacean Egg Production*. A.A. Balkema, Rotterdam pp. 235–46.
- Ingle, R.W., 1977. Laboratory and SCUBA studies on the behaviour of the freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Report of the Underwater Association*, 2, 1–15.

- Jurek, L., 2014. Biologie a invazivní šíření raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) na Vysočině. Bakalářská práce. FROV JU České Budějovice.
- Jussila, J., Evans, L.H., 1996. On the factors affecting marron, *Cherax tenuimanus*, growth in intensive culture. *Freshwater Crayfish*, 11, 428–40.
- Kahrl, A. F., Laushman, R. H., Roles, A. J., 2014. Evidence for multiple paternity in two species of *Orconectes* crayfish. *Canadian Journal of Zoology*, 92(11), 985–988.
- Kirjavainen, J., Westman, K., 1999. Natural history and development of the introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small, isolated Finnish lake, from 1968 to 1993. *Aquatic Living Resources*, 12(6), 387–401.
- Kossakowski, J., 1988. Some remarks on the biology of the crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Crayfish* 7, 369–376.
- Kouba, A., Buřič, M., Petrusek, A., 2014. Druhy raků v Evropě. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 75–152.
- Kouřil, J., Hamáčková, J., Adámek, Z., 1997. Zahraniční zkušenosti s chovem raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*). *Edice metodik (Technologická řada)*, VÚRH JU, Vodňany, č. 51, 15s.
- Kozák, P., Buřič, M., Kouba, A., 2014. Reprodukce a životní cyklus. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 189–222.
- Kozák, P., Buřič, M., Kouba, A., Polícar, T., 2008. Metodika chovu raka říčního. *Edice metodik (Technologická řada)*, VÚRH JU, Vodňany, č. 83, 36 s.
- Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (380–381), 1171–1182.
- Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., 2007a. Metodika lovu raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický ve Vodňanech. Vodňany, č. 81, 24 s.
- Kozák, P., Hulák, M., Polícar, T., Tichý, F., 2007b. Studies of annual gonadal development and gonadal ultrastructure in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, (384), 15–26.
- Kozák, P., Polícar, T., Buřič, M., Kouba, A., 2009. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR. (2. přepracované vydání). *Edice metodik (technologická řada)*, FROV JU Vodňany, č. 92, 27 s.

- Krol, R.M., Hawkins, W.E., Overstreet, R.M., 1992. Reproductive components. In: Harrison, F.W., Humes, A.G., (Eds.), *Microscopic Anatomy of Invertebrates*. Vol. 10: Decapod Crustacea. Wiley-Liss, New York, pp. 295–343.
- Lahti, E., Lindqvist, O.V., 1983. On the reproductive cycle of the crayfish *Astacus astacus* L. *Freshwater Crayfish*, 5, 18–26.
- Lewis, S.D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 511–534.
- Lewis, S.D., Horton, H.F., 1997. Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. Lake Billy Chinook, Oregon. *Freshwater Crayfish*, 11, 34–53.
- Lowery, R.S., 1988. Growth, Moulting and reproduction. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S., (Eds), *Freshwater Crayfish: Biology, Management and exploitation*. Croom Helm Ltd., London pp. 83–113.
- Martin, P., Kohlmann, K., Scholtz, G., 2007. The parthenogenetic Marmorcrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. *Naturwissenschaften* 94, 843–846.
- Mason, J. C., 1978b. Significance of egg size in the freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Freshwater Crayfish*, 4, 83–92.
- Mason, J.C., 1978a. Effects of temperature, photoperiod, substrate, and shelter on survival, growth, and biomass. *Freshwater Crayfish* 4, 73–82.
- McCormack, R. B., 2012. *A guide to Australia's spiny freshwater crayfish*. CSIRO Publishing, Collingwood, 235 s.
- McGriff, D., 1983. Growth, maturity, and fecundity of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, from the Sacramento-San Joaquin delta. *California Fish and Game* 69, 227–242.
- Minagawa, M., Sano, M., 1997. Oogenesis and ovarian development cycle of the spiny lobster *Panulirus japonicus* (Decapoda: Palinuridae). *Marine and Freshwater Research*, 48(8), 875–888.
- Noro, C.K., Lopez-Greco, L.S., Buckup, L., 2008. Gonad morphology and type of sexuality in *Parastacus defossus*, a burrowing, intersexed crayfish from southern Brazil (Decapoda: Parastacidae). *Acta Zoologica*, 89, 59–67.

- Nyström P., 2002. Ecology. In: Holdich D.M. (Ed.): *Biology of Freshwater Crayfish*, Blackwell Science Ltd., London, UK, pp. 192-235.
- O'Keefe, C., 1986. The ecology of two populations of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet) in Ireland. Disertační práce, Department of Zoology, University of Dublin.
- Payne, J.F., 1996. Adaptive success within the cambarid life cycle. *Freshwater Crayfish*, 11, 1–12.
- Pokorný, J., Adámek, Z., Dvořák, J., Šrámek, V., 2003. Pstruhařství. Informatorium, Praha, 281s.
- Policar, T., Kozák, P., 2014. Produkce a chov raků. In: Kozák, P., (Ed.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, pp. 281–348.
- Pursiainen, M., Saarela, M., Westman, K., 1989. Moulting and growth of the noble crayfish *Astacus astacus* in an oligotrophic lake. *Freshwater Crayfish*, 7, 155–64.
- Ravi, R., Manisseri, M.K., Sanil, N.K., 2013. Ovarian maturation and oogenesis in the blue swimmer crab, *Portunus pelagicus* (Decapoda: Portunidae). *Acta Zoologica*, 94(3), 291–299.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D. M., *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd. Oxford, pp. 152–191.
- Rhodes, C.P., Holdich, D.M., 1979. On size and sexual dimorphism in *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Aquaculture*, 17, 345–58.
- Rudolph, E.H., 1995. Partial protandric hermaphroditism in the burrowing crayfish *Parastacus nicoleti* (Philippi, 1882) (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Crustacean Biology*, 15, 720–32.
- Savolainen, R., Westman, K., Pursiainen, M., 1997. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11, 319–338.
- Shimizu, S.J., Goldman, C.R., 1983. *Pacifastacus leniusculus* (Dana) production in the Sacramento River. *Freshwater Crayfish* 5, 210–228.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 467–510.
- Stebbing, P.D., Bentley, M.G., Watson, G.J., 2003. Mating behaviour and evidence for a female released courtship pheromone in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Journal of Chemical Ecology*, 29(2), 465–475.

- Stephens, G.J., 1952. Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish, *Cambarus*. I. The female cycle. *Physiological Zoology*, 25(1), 70–84.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1989. Effect of indoor, culture conditions on maturation and fecundity of wild-caught female noble crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture*, 81(1), 1–12.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990. Reproduction, molting and mortality of female noble crayfish, *Astacus astacus* (L., 1758), from five Norwegian populations subjected to indoor culture conditions (Decapoda, Astacoida). *Crustaceana* 58(2), 113–123.
- Taugbøl, T., Waervagen, S.B., Liniokken, A.N., Skurdal, J., 1997. Post-molt exoskeleton mineralisation in adult noble crayfish, *Astacus astacus*, in three lakes with different calcium levels. *Freshwater Crayfish*, 11, 219–226.
- Taugbøl, T., Wrvågen, S.B., Linløkken, A.N., Skurdal, J., 1987. Post-molt exoskeleton mineralisation in adult noble crayfish, *Astacus astacus*, in three lakes with different calcium levels. *Freshwater Crayfish*, 11, 219–226.
- Tom, M., Goren, M., Ovadia, M., 1987. Localization of the vitellin and its possible precursors in various organs of *Parapenaeus longirostris* (Crustacea, Decapoda, Penaeidae). *International Journal of Invertebrate Reproduction and Development*, 12(1), 1–12.
- Travis, D.F., 1960. The deposition of skeletal structures in the Crustacea. I. The history of the gastrolith skeletal tissue complex and the gastrolith in the crayfish *Orconectes (Cambarus) virilis* Hagen – Decapoda. *Biological Bulletin (Woods Hole)*, 118, 137–149.
- Trivers, R.L., 1972. Parental Investment and Sexual Selection. In B. Campbell (Ed.), *Sexual Selection and the Descent of Man, 1871-1971*. IL: Aldine. Chicago, pp. 136–179.
- Unestam, T., 1965. Studies on the crayfish plague fungus *Aphanomyces astaci* I. Some factors affecting growth in vitro. *Physiologia Plantarum*, 18(2), 483–505.
- Vogt, G., 2002. Functional Anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd. Oxford, pp. 53–151.
- Vogt, G., Quintio, E. T., Pascual, F. P., 1989. Interaction of the midgut gland and the ovary in vitellogenesis and consequences for the breeding success: a comparison of unablated and ablated

- spawners of *Penaeus monodon*. In: De Pauw, N., Jaspers, E., Ackefors, H., Wilkins, N., (Eds.), Aquaculture biotechnology in progress. Proceedings of the International Conference Aquaculture Europe '87, Amsterdam, The Netherlands, June 2-5, 1987. Bredene, Belgium: European Aquaculture Society, pp. 581–592.
- Warner, R. R., 1975. The adaptive significance of sequential hermaphroditism in animals. *American Naturalist* 109, 61–82.
- Westman K, Savolainen R, Pursiainen M. 1993. A comparative study on the growth and moulting of the noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in a small forest lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 9, 451–465.
- Westman K, Savolainen R. 2002. Growth of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small forest lake in Finland. *Boreal Environment Research* 7, 53–61.
- Westman, K., Pursiainen, M., 1984. Introduction of the American crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland; impact on the native crayfish (*Astacus astacus*). EIFAC Technical Paper suppl. 42, 420–426.
- Westman, K., Savolainen, R., 1995. The development of a signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) population in a small forest lake in central Finland. *Freshwater Crayfish* 10, 451–465.
- Woodlock, B., Reynolds, J.D., 1988. Laboratory breeding studies of freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Freshwater Biology*, 19, 71–78.
- Yazicioglu, B., Linhartova, Z., Niksirat, H., Kozák, P., 2014. First report of intersex in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852). *Crustaceana*, 87(13), 1559–1566.
- Yue, G. H., Le Li, J., Wang, C. M., Xia, J. H., Wang, G. L., Feng, J. B., 2010. High prevalence of multiple paternity in the invasive crayfish species, *Procambarus clarkii*. *International Journal of Biological Sciences*, 6(1), 107.

## 8. Abstrakt

### Vyhodnocení plodnosti raka signálního včetně post-ovulačního stavu vaječníků

Teoretická část práce se zaměřuje na páření, růst a svlékání u raků. Dále na životní cyklus a reprodukci tří původních (*Astacus astacus*, *Austropotamobius torrentium*, *Pontastacus leptodactylus*) a dvou introdukovaných druhů raků (*Faxonius limosus*, *Pacifastacus leniusculus*).

Z výsledků jsou patrné prokázané lineární závislosti mezi velikostí samice (POCL), plochou abdomenu (1M:  $y = -1061,2 + 65,4 \cdot x$ ;  $r^2 = 0,9829$ ;  $p < 10^{-5}$ ; 2M:  $y = -1160,4 + 68,7 \cdot x$ ;  $r^2 = 0,8732$ ;  $p < 10^{-5}$ ) a plodností (1M:  $y = -194,4 + 12,8 \cdot x$ ;  $r^2 = 0,4104$ ;  $p = 0,004$ ; 2M:  $y = -330,9 + 15,9 \cdot x$ ;  $r^2 = 0,4372$ ;  $p < 10^{-4}$ ) u jednou (1M) a dvakrát (2M) svlečených samic raka signálního. S rostoucí délkou hlavohrudi se zvětšuje plocha abdomenu a rovněž se zvětšuje i plodnost u obou skupin samic.

Dále rozdíly v plodnosti, délce hlavohrudi, ploše abdomenu a hmotností u jednou a dvakrát svlečených samic raka signálního. U jednou svlečených samic byla plodnost ( $t$ -test,  $t = -3,12$ ;  $p = 0,003$ ), délka hlavohrudi ( $t$ -test,  $t = -3,17$ ;  $p = 0,003$ ), plocha abdomenu ( $t$ -test,  $t = -3,24$ ;  $p = 0,002$ ) a hmotnost ( $t$ -test,  $t = -3,35$ ;  $p = 0,002$ ) větší než u dvakrát svlečených samic. Následné zhodnocení velikosti vajíček od samic. Velikost vajíček se nelišila mezi skupinami samic (1M a 2M) ( $t$ -test,  $t = -0,975$ ;  $p = 0,335$ ). Průměrná velikost vajíček u obou skupin samic byla  $2,71 \pm 0,18$  mm.

Vyhodnocení post-ovulačního stavu vaječnicku, včetně viditelných znaků u samic, které resorbovali neovulované oocyty. Zhodnocení kolik neovulovaných oocytů se nacházelo ve vaječnicích. Pouze v 46,4 % případů z celkového počtu samic došlo k úplnému vyprázdnění vaječnicků. Jednou svlečené a dvakrát svlečené samice měly ve vaječnicích průměrně  $2,2 \pm 3,8$  respektive  $1,9 \pm 2,6$  neovulovaných vajíček. U jednou svlečených tři samice nenakladly vajíčka a dvě samice ztratily snůšku. U dvakrát svlečených samic nenakladlo šest samic a celkem čtyři ztratily snůšku.

**Klíčová slova:** rak signální, vyhodnocení plodnosti, růst, svlékání, postovulační stav vaječnicků, růstová strategie.

## 9. Abstract

### Evaluation of fertility of signal crayfish including post-ovulation conditions of ovaries

The theoretical part of diploma thesis is aimed at breeding, growth and molting events in crayfish. Thesis is also aimed at life cycle and reproduction of three indigenous crayfish species (*Astacus astacus*, *Austropotamobius torrentium*, *Pontastacus leptodactylus*) and two introduced crayfish species (*Faxonius limosus*, *Pacifastacus leniusculus*).

The results show apparent linear dependence between female size (POCL), abdomen surface (1M:  $y = -1061,2 + 65,4*x$ ;  $r^2 = 0,9829$ ;  $p < 10^{-5}$ ; 2M:  $y = -1160,4 + 68,7*x$ ;  $r^2 = 0,8732$ ;  $p < 10^{-5}$ ) and fertility (1M:  $y = -194,4 + 12,8*x$ ;  $r^2 = 0,4104$   $p = 0,0042$ ;  $y = -330,9 + 15,9*x$ ;  $r^2 = 0,4372$ ;  $p < 10^{-4}$ ) in once (1M) and twice (2M) molted females. As the length of carapax increase, the area of the abdomen increase and fertility increase in both groups of females.

Furthermore, the differences in fertility, carapax length, abdomen surface, and weights in once and twice molted females of signal crayfish. In group of once molted females fertility ( $t$ -test,  $t = -3.12$ ,  $p = 0.003$ ), carapax length ( $t$ -test,  $t = -3.17$ ,  $p = 0.003$ ) =  $-3.24$ ;  $p = 0.002$ ) and the weight ( $t$ -test,  $t = -3.35$ ;  $p = 0.002$ ) was higher than in twice molted group of female. Consequentially evaluation of egg size of females. The size of the eggs did not differ between groups of females (1M and 2M) ( $t$ -test,  $t = -0.975$ ,  $p = 0.335$ ). The mean egg size for both groups of females was  $2.71 \pm 0.18$  mm.

Evaluation of post-ovulation conditions of the ovary, including visible signs of females that resorbed unovulated oocytes. Evaluating how much unovulated oocytes were found in the ovaries. Only in 46.4% of the total number of females were ovaries completely empty. In once and twice molted females were found in average  $2.2 \pm 3.8$  and  $1.9 \pm 2.6$ . unovulated oocytes, respectively. In once molted, three females didn't lay eggs, two females lost the clutch of eggs. In twice molted females, six females did not lay the eggs and four females lost the clutch.



**Key words:** signal crayfish, evaluation of fecundity, growth, molting, post-ovulation condition of ovaries, growth strategy.