

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

Fakulta rybářství a ochrany vod

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Diplomová práce

**Vliv různých teplot na konkurenceschopnost raka  
mramorovaného v agresivních interakcích**

**Autor:** Bc. Miloslav Krejčí

**Vedoucí bakalářské práce:** Ing. Jan Kubec, Ph.D.

**Konzultant bakalářské práce:** Ing. Antonín Kouba, Ph.D.

**Studijní program:** N4106

**Studijní obor:** Rybářství a ochrana vod

**Forma studia:** Prezenční

**Ročník:** 2.

České Budějovice, 2020

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci na téma „Vliv různých teplot na konkurenceschopnost raka mramorovaného v agresivních interakcích“ jsem vypracoval samostatně pouze s použitím odborné literatury uvedené v seznamu citované literatury. Dále prohlašuji, že, v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě. 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. 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 25. května 2020

Podpis:.....

## **Poděkování**

Velké poděkování patří vedoucímu mojí diplomové práce Ing. Janu Kubcovi, Ph.D. za trpělivost, vstřícnost a pomoc s experimentálním pokusem. Rovněž děkuji svému konzultantovi Ing. Antonínu Koubovi, Ph.D. Dále děkuji své rodině a přátelům za podporu a motivaci při studiu. Především děkuji svým rodičům, kteří mi umožnili studium na vysoké škole.

# JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybářství a ochrany vod

Akademický rok: 2019/2020

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

Jméno a příjmení: **Bc. Miloslav KREJČÍ**  
Osobní číslo: **V18N002P**  
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**  
Studijní obor: **Rybářství a ochrana vod**  
Téma práce: **Vliv různých teplot na konkurenceschopnost raka mramorovaného v agresivních interakcích**  
Zadávací katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

### Zásady pro vypracování

Dopady nepůvodních organismů na ekosystém se v posledních letech více prohloubily – především tlak invazivních druhů raků na druhy původní. Nepůvodní druhy, většinou kompetičně zvýhodněné, se tak stávají dominantními druhy v teplotně příznivých evropských vodách. Ovšem, meziroční environmentální změny, zejména z pohledu rostoucích teplot prostředí, umožňují zakládání a šíření divoce žijících populací raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*). Tento, akvaristy oblíbený, druh raka vynívá svým reprodukčním potenciálem, rychlostí růstu, časným pohlavním dospíváním i vysokou konkurenceschopností. Jedná se tak o druh raka, který v souvislosti s globálním oteplováním může hrát v budoucnu ústřední roli v druhové rozmanitosti vodního prostředí s dopadem na celý ekosystém.

Cílem diplomové práce bude vypracování literární rešerše zaměřené na úspěšnost invazivních druhů raků při vzájemných interakcích a kompeticích o důležitý zdroj (např. úkryt, jídlo atd.). Dále bude popsána problematika dopadů globálního oteplování v souvislosti s invazemi nepůvodních vodních organismů. Praktickou náplní diplomové práce bude experimentální porovnání přímých interakcí a kompetic studenomilného druhu raka a teplomilného raka mramorovaného ve specifických teplotách.

Rozsah pracovní zprávy: **50-70 stran**  
Rozsah grafických prací: **dle potřeby (do 20 stran)**  
Forma zpracování diplomové práce: **tištěná**

### Seznam doporučené literatury:

- Aquiloni L. et al. (2008). Crayfish females eavesdrop on fighting males before choosing the dominant mate. *Curr Biol* 18, R462-R463.
- Bergman D.A. et al. (2003). Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour* 140, 805-825.
- Capinha C. et al. (2012). Predicting the impact of climate change on the invasive decapods of the Iberian inland waters: An assessment of reliability. *Biol Invasions* 14, 1737-1751.
- Capinha C. et al. (2013). Effects of climate change, invasive species, and disease on the distribution of native European crayfishes. *Conserv Biol* 27, 731-740.
- Dorn N.J., Wojdak J.M. (2004). The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia* 140, 150-159.
- Dunn J.C. et al. (2009). Competition and parasitism in the native White Clawed Crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. *Biol Invasions* 11, 315-324.
- Fořt M. et al. (2018). Agonistic interactions and dominance establishment in three non-native crayfish species in Europe. *Biol Invasions*, accepted.
- Gebauer R. et al. (2018). Distribution of alien animal species richness in the Czech Republic. *Ecol Evol*, doi:10.1002/ece3.4008.
- Gherardi F., Cioni A. (2004). Agonism and interference competition in freshwater decapods. *Behaviour* 141, 1297-1324.
- Gutekunst J. et al. (2018). Clonal genome evolution and rapid invasive spread of the marbled crayfish. *Nat Ecol Evol* 2, 567-573.

Holdich D.M. et al. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowl Manag Aquat Ec* 394-395, 11.

Hossain S. et al. (2018). Still waters run deep: marbled crayfish dominate over red swamp crayfish in agonistic interactions. *Aquat Invasions*, submitted.

Lipták B. et al. (2017). Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax f. virginalis*. *Knowl Manag Aquat Ec*, 40.

Lodge D.M. et al. (2012). Global Introductions of Crayfishes: Evaluating the Impact of Species Invasions on Ecosystem Services. *Annu Rev Ecol Evol Syst* 43, 449-472.

Reynolds J.D. (2011). A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowl Manag Aquat Ec* 401, 10.

Veselý L. et al. (2015). Hardy exotics species in temperate zone: can „warm water“ crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Sci Rep* 5, 16340.

Vedoucí diplomové práce: **Ing. Jan Kubec**  
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický


Konzultant diplomové práce: **Ing. Antonín Kouba, Ph.D.**  
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání diplomové práce: **16. ledna 2020**

Termín odevzdání diplomové práce: **4. května 2020**

  
\_\_\_\_\_  
prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.  
děkan

L.S.

  
\_\_\_\_\_  
prof. Ing. Tomáš Randák, Ph.D.  
ředitel

# Obsah

<b>1. Úvod .....</b>	<b>8</b>
<b>2. Literární přehled.....</b>	<b>10</b>
<b>2.1 Problematika nepůvodních druhů.....</b>	<b>10</b>
2.1.1 Invazní druhy .....	10
2.1.2 Nepůvodní druhy raků v Evropě.....	11
2.1.3 Invazní druhy raků .....	12
<b>2.2 Rak mramorovaný .....</b>	<b>14</b>
2.2.1 Popis druhu .....	14
2.2.2 Přirozená reprodukce .....	15
2.2.3 Rozšíření a popis habitatu.....	16
<b>2.3 Rak signální .....</b>	<b>16</b>
2.3.1 Popis druhu .....	16
2.3.2 Přirozená reprodukce .....	17
2.3.3 Rozšíření a popis habitatu.....	18
<b>2.4 Rak pruhovaný.....</b>	<b>19</b>
2.4.1 Popis druhu .....	19
2.4.2 Přirozená reprodukce .....	21
2.4.3 Rozšíření a popis habitatu.....	21
<b>2.5 Rak červený .....</b>	<b>22</b>
2.5.1 Popis druhu .....	22
2.5.2 Přirozená reprodukce .....	24
2.5.3 Rozšíření a popis habitatu.....	25
<b>2.6 Rak říční.....</b>	<b>26</b>
2.6.1 Popis druhu .....	26
2.6.2 Přirozená reprodukce .....	27
2.6.3 Rozšíření a popis habitatu.....	28

<b>2.7 Rak kamenáč .....</b>	<b>29</b>
2.7.1 Popis druhu .....	29
2.7.2 Přirozená reprodukce .....	30
2.7.3 Rozšíření a popis habitatu .....	31
<b>2.8 Globální oteplování .....</b>	<b>32</b>
2.8.1 Vliv na vodní organismy.....	32
2.8.2 Vliv na raky .....	33
<b>3. Cíl práce.....</b>	<b>34</b>
<b>4. Materiál a metodika.....</b>	<b>35</b>
4.1 Získání dospělců raků.....	35
4.2 Aklimatizace raků .....	35
4.3 Design experimentu.....	36
4.4 Analýza dat .....	38
<b>5. Výsledky.....</b>	<b>39</b>
5.1 Rak signální vs. rak mramorovaný .....	39
5.2 Rak pruhovaný vs. rak mramorovaný .....	41
5.3 Rak červený vs. rak mramorovaný .....	43
<b>6. Diskuze.....</b>	<b>46</b>
<b>7. Závěr .....</b>	<b>51</b>
<b>8. Přehled použité literatury .....</b>	<b>53</b>
<b>9. Seznam příloh.....</b>	<b>67</b>
<b>10. Abstrakt .....</b>	<b>71</b>
<b>11. Abstract.....</b>	<b>72</b>

# 1. Úvod

Globální oteplování je často spojováno se změnami klimatického systému Země. Toto mínění je obvykle diskutováno v souvislosti s táním ledovců a zvyšováním hladiny moří. Často však není spojováno s vlivem na ekosystém jako faktorem umožňující šíření nepůvodních druhů, především těch teplomilných. V současné době je na území Evropy hojná početnost také invazních druhů, které do jisté míry omezily početnost populací druhů původních.

Přímé či nepřímé dopady nepůvodních druhů v ekosystémech jsou prokazovány neustále, a je tomu tak i v případě raků v evropských vodách. Tlak nepůvodních severoamerických druhů raků značně snížil populační počty a množství lokalit s výskytem původních druhů raků. Raci jsou důležitou složkou plnohodnotného ekosystému a mají významnou roli v jeho rovnováze. Nahrazení původních druhů druhy nepůvodními přináší obvykle negativní dopad na vodní ekosystém, zejména v případě raka mramorovaného. Tento termofilní druh je s divokou populací již několik let etablován na evropském území. Jedná se o druh raka vyznačujícím se vlastnostmi, jako jsou rychlý růst, rané dospívání, vysoká plodnost, krátké časové intervaly mezi reprodukčními cykly a vysoká konkurenceschopnost o zdroje. Vše je úzce spjata s teplotou vodního prostředí a jeho teplotním gradientem. Mnoho nedávných studií popisuje šíření invazních druhů raků po celé Evropě. Nově zavedené druhy se setkávají s těmi původními v řekách, potocích, rybnících či jezerech a dochází ke kompetici o zdroje a vzájemnému mezidruhovému ovlivňování. Zejména pro studenomilného raka říčního (*Astacus astacus*) a raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*), kteří jsou na území České republiky původními druhy, by mohlo mít zavlečení a úspěšné rozšiřování invazních termofilních druhů zásadní negativní dopad pro populace těchto původních raků.

Předmětem této diplomové práce (DP) jsou dospělci raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*), raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*), raka červeného (*Procambarus clarkii*) a raka pruhovaného (*Faxonius limosus*), kteří budou pozorováni při vzájemných mezidruhových interakcích v závislosti na teplotě vody (16, 20 a 24 °C). Získané výsledky najdou uplatnění v rozšíření znalostí o šíření invazních druhů a jejich konkurenceschopnosti v kontextu s globálním oteplováním. Potenciál použitelnosti těchto výsledků není pouze u raků, jelikož přežití většiny bezobratlých



organismů je založeno na teplotě a zvyšující se teplotní gradient by tak mohl být významný faktor v úspěšnosti distribuce pro další termofilní invazní druhy.

## **2. Literární přehled**

### **2.1 Problematika nepůvodních druhů**

Za nepůvodní druhy jsou považovány organismy, které se rozšířily, nebo byly introdukovány na území, kde se dříve nevyskytovaly (Mlíkovský a Stýblo, 2006). V důsledku šíření nepůvodních druhů dochází ke globální homogenizaci bioty. Jakmile dojde k introdukci nepůvodního druhu na nové území, je následně velmi obtížná (často nemožná) jeho eradikace. Mimo jiné dochází v souvislosti s introdukcemi nepůvodních druhů k šíření nemocí a parazitů (Lodge a kol., 1998). Tím jsou také zvyšovány ekonomické náklady a dochází ke ztrátám komodit a ekosystémových služeb. Úroveň disperze nepůvodních druhů se liší v závislosti na faktorech prostředí a konkrétním stanovišti (Chytrý a kol., 2008). Člověkem degradovaná stanoviště jsou obecně považována za náchylnější ke kolonizaci a šíření nepůvodních druhů (Pyšek a kol., 2012). Zvyšující se teploty prostředí taktéž mohou podporovat invaze a reprodukční úspěšnost nepůvodních druhů, které se mohou následně etablovat nebo naturalizovat (Walther a kol., 2009). Naopak oblasti ve vyšších nadmořských výškách jsou považovány za odolnější vůči invazím nepůvodních druhů, jelikož je v těchto oblastech nižší hustota lidské populace a chladnější podnebí (Zefferman a kol., 2015). Některé nově introdukované druhy se stávají invazními a negativně ovlivňují zejména endemické druhy a fungování celých ekosystémů. Je však nutné podotknout, že ne všechny introdukce těchto druhů mají negativní vliv. Nepůvodní druhy mohou být významné pro produkční hospodářství, rekreaci či představují důležitý zdroj potravy (Davis a kol., 2011).

#### **2.1.1 Invazní druhy**

Invazní druhy jsou druhy na daném území nepůvodní. Často zde tvoří početné populace a disponují vysokou schopností nekontrolovatelného šíření, přičemž agresivně vytlačují či omezují původní druhy (Richardson a kol., 2000). Největší hrozbu představují především pro endemické druhy (Lodge a kol., 1998). Biologické invaze a koexistenci druhů zásadně ovlivňuje typ habitatu a jeho heterogenita (Richardson a Pyšek, 2006). K šíření invazních druhů dochází přirozeně nebo v důsledku antropogenních činností (Richardson a kol., 2000).

Tyto druhy se obvykle vyznačují vlastnostmi, které zvyšují jejich úspěšnost vůči původním druhům, jako je například větší odolnost vůči změnám prostředí, vyšší účinnost získávání potravy či rychlejší růst (Szela a Perry, 2013). Takové vlastnosti mohou zesílit dopad invazních druhů na lokalitu s omezenými zdroji (Higgins a Vander Zanden, 2010). Výsledná změna toku živin může způsobit změny ve struktuře a funkci ekosystému (Vanderploeg a kol., 2012).

S rozvojem cestovního ruchu a mezinárodního obchodu v minulosti došlo a stále dochází k invazím akvatických druhů. Tyto druhy jsou často záměrně introdukovány do nepůvodních oblastí za účelem využití v akvakultuře, akvaristice či k biomanipulaci, nebo přirozeně migrují. Do vodních ekosystémů se mohou dostat také pomocí nechtěných úniků, nejčastěji právě z akvakultury. Fungování sladkovodních ekosystémů je ovlivněno dalšími faktory. Kromě nadměrného využívání a degradace stanovišť, jsou však biologické invaze společně se změnami klimatu považovány za nejdůležitější hnací síly globálních změn vodních ekosystémů (Hellmann a kol., 2008; Walther a kol., 2009). Sladkovodní taxony jsou vystaveny většímu riziku extinkce než ty, které žijí v jiných (např. suchozemských) ekosystémech (Cumberlidge a kol., 2009). Například invazní makrofyta jsou schopny vyčerpávat živiny (Ehrenfeld, 2010), snižovat mikrobiální rozmanitost v sedimentech (Stefanowicz a kol., 2019) a ovlivňovat tak velikost populace bentických bezobratlých. Na vyšších trofických úrovních mohou invazní druhy ryb snižovat početnost, růst a diverzitu původních ryb (Costantini a kol., 2018). V invadovaných oblastech byl pozorován negativní vliv na ekosystém a původní druhy také u raků, zejména u severoamerických druhů, které byly zavlečeny do Evropy (Capinha a kol., 2012; Kozák a kol., 2014).

### **2.1.2 Nepůvodní druhy raků v Evropě**

Na území Evropy v minulosti došlo k početným introdukcím nepůvodních druhů raků. Početnost těchto druhů byla zvýšena natolik, že nepůvodní druhy raků v Evropě již převyšují počet původních druhů raků. V mnoha zemích byl zaznamenán pokles početnosti původních druhů raků vzhledem k rostoucím populacím nepůvodních druhů raků. Ve většině evropských zemí je zachován alespoň jeden původní druh raka. Tyto původní druhy jsou však zároveň ohrožovány ztrátou stanovišť, zhoršující se kvalitou

vody, nadměrným lovem, změnou klimatu a především račím morem přenášeným zejména nepůvodními druhy raků (Holdich a kol., 2009).

Osm z nepůvodních druhů raků vyskytujících se v Evropě pochází ze Severní Ameriky a dva z Austrálie. Tři nejrozšířenější nepůvodní druhy raků evropského kontinentu jsou severoamerické druhy, kterými jsou rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) zavlečen do Švédska v roce 1959, rak pruhovaný (*Faxonius limosus*) dovezen na německo-polskou hranici v roce 1890 a rak červený (*Procambarus clarkii*) importován do Španělska v roce 1973. Tyto druhy byly do Evropy zavedeny za účelem doplnění populací raků, jelikož mnoho populací původních druhů bylo devastováno račím morem, a také pro hospodářské využití v akvakultuře. Po roce 1980 došlo k introdukci dalších druhů, jako jsou severoamerické druhy rak kalikový (*Faxonius immunis*), rak mladistvý (*Faxonius juvenilis*), rak statný (*Faxonius virilis*), rak klínový (*Procambarus acutus*) a australské druhy rak ničivý (*Cherax destructor*) a rak červenoklepetý (*Cherax quadricarinatus*) (Kouba a kol., 2014), přičemž severoamerické druhy raků mají velký potenciál fungovat jako přenašeči račího moru v ekosystému (Holdich a kol., 2009), především díky vyšší imunitě vůči účinkům této račí nemoci za standardních podmínek (nestresové faktory, zdraví jedinci) (Cerenius a Söderhäll, 1992).

Kromě nepůvodních druhů, které jsou v současné době etablováni ve volné přírodě a mohou migrovat přirozeně, existuje hrozba dalšího šíření nepůvodních raků prostřednictvím prodejců s akvaristickými druhy. Mnoho amerických a australských druhů raků je dostupných prostřednictvím internetového obchodu a v akvaristických prodejnách. Chovatelé takových druhů jsou často strůjci zavlečení do lokalit, kde se dříve nevyskytovaly (Holdich a kol., 2009). Jakmile jsou populace nepůvodních raků stabilně zavedené ve volné přírodě, je velmi obtížná jejich kontrola a prakticky nemožné odstranění z ekosystému (Aquiloni a kol., 2009; Peay a kol., 2006).

### **2.1.3 Invazní druhy raků**

Šíření invazních raků představuje vážné riziko pro sladkovodní ekosystémy. Vzhledem k tomu, že raci jsou všežravci, ovlivňují více trofických úrovní a představují tak významnou složku bentických organismů. Invazní druhy raků bývají příčinou úbytku několika sladkovodních druhů v důsledku predace (Arce a Alonso, 2011; Veselý a kol., 2015). Mezi nejúspěšnější invazní druhy raků patří severoamerické druhy rak

červený, rak signální a rak pruhovaný. Tyto druhy byly před rokem 1975 záměrně introdukovány do Evropy především za účelem využití v akvakultuře. Od té doby se rozšířily a mají významný dopad na ekosystémy. V důsledku rozšíření těchto třech druhů v Evropě došlo k extinkci několika tisíc populací původních druhů raků (Capinha a kol., 2012; Kozák a kol., 2014). Nedávno k těmto invazním druhům přibyl další severoamerický rak, rak mramorovaný. Vzhledem k negativním vlivům v nepůvodních oblastech, jsou mezi invazní druhy raků řazeni také rak ničivý, rak červenoklepetý (Veselý a kol., 2015) a rak kalikový (Hossain a kol., 2020).

Díky přenosu nemoci račího moru (*Aphanomyces astaci*) severoamerickými druhy raků, vysoké adaptabilitě a odolnosti, tyto invazní druhy představují hrozbu pro původní evropskou faunu raků (Holdich a kol., 2009). Rak signální byl zavlečen do Japonska, kde vytlačil mnoho populací původního raka *Cambaroides japonicus* (Kawai a kol., 2002; Usio a kol., 2007). V Evropě bylo prokázáno, že je přenašečem račího moru (Kozubíková a kol., 2010). Například ve Švédsku bylo v roce 2007 u 439 lokalit potvrzeno propuknutí račího moru v důsledku přenosu rakem signálním a došlo ke ztrátě 500 populací raků říčních. V této zemi rak signální již značně převyšuje počty populací původních raků (Holdich a kol., 2009). Rak signální je navíc druhem budující si nory, čímž přispívá k erozi břehů (Bubb a kol., 2004). Podobnými vlastnostmi se vyznačuje také rak pruhovaný (Ďuriš a kol., 2006). Linie raka mramorovaného, která byla introdukována v Evropě, se dokáže rozmnožovat partenogeneticky, což v souvislosti s tím, že je zároveň potenciálním přenašečem račího moru, představuje značné riziko pro původní raky. Navíc byla zjištěna konkurenceschopnost vůči rakovi červenému, který je známí svou agresivitou a nebezpečností (Jimenez a Faulkes, 2011). Za nejnebezpečnější invazní druh raka je považován právě rak červený (Tricarico a kol., 2010). I když se jedná o teplomilný druh, dokáže přežít i v nižších teplotách a v nadmořských výškách až 1200 m n. m. (Holdich a kol., 2006). Je nositelem račího moru (Aquiloni a kol., 2011) a zároveň silnějším konkurentem v kompetici s evropskými druhy raků (Gherardi a Cioni, 2004). Vytváří také predační tlak na společenstva vodních rostlin a tím mění druhové složení a početnost druhů (Gherardi a Acquistapace, 2007; Gherardi a Lazzara, 2006). Podobný vliv má na vodní hmyz, měkkýše a vajíčka i vývojová stádia ryb a obojživelníků, čímž zásadně ovlivňuje potravní systém a celý ekosystém. (Coreia a Anastácio, 2008; Cruz a kol., 2008; Gutiérrez-Yurrita a kol., 1998). V některých oblastech poškozují rybářské sítě a úlovky

v nich (De Moor, 2002). Škody způsobuje také v zemědělství, jelikož se často vyskytuje v rýžovištích, kde konzumuje pěstované plodiny. Budováním nor rovněž přispívá k erozi břehů (Anastácio a kol., 2005; Matsuzaki a kol., 2009; Rodríguez a kol., 2005).

## 2.2 Rak mramorovaný

### 2.2.1 Popis druhu

Z taxonomického hlediska je rak mramorovaný (*Procambarus fallax*) Hagen, 1870 *sensu lato*, řazen do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi Cambaridae. Tento druh je v současnosti taxonomicky rozdělen na dvě odlišné linie. Rak mramorovaný, *P. fallax* (Hagen, 1870) bez partenogenetické reprodukce. Druhou linií je rak mramorovaný, *P. virginialis* (Lyko, 2017; Martin a kol., 2010). Právě druhá zmiňovaná linie tohoto druhu je předmětem DP.

Rak mramorovaný dosahuje menšího vzrůstu. Obvykle dorůstá velikosti do 10 cm, ale může dorůst až 13 cm. Jedná se o krátkověký druh. V laboratorních podmínkách se nejčastěji dožívá dvou let. Nejdéle žijící jedinec byl zaznamenán ve věku čtyř a půl roku. K úhynu dochází zpravidla během neúspěšného svlékání (Vogt, 2010).

U tohoto druhu je přítomné zelené nebo hnědé zbarvení těla s typickým mramorováním, především na bocích hlavohrudí (viz Obrázek č. 1). Na hladké hlavohrudí se vyskytuje několik trnů za týlní brázdou a jeden pár postorbitálních lišt. Výrazné rostrum má hladké okraje a je zakončeno vrcholkem ve tvaru trojúhelníku. Rak mramorovaný disponuje malými, slabě zrnitými klepety. Na vnitřní straně zápěstí obou klepet je vyvinutý zřetelný trn (Holdich a kol., 2006).



Obrázek č. 1: Rak mramorovaný, *Procambarus virginalis* (foto: Autor)

### 2.2.2 Přirozená reprodukce

U formy *Procambarus virginalis* jsou známy pouze samice, které se reprodukují apomiktickou partenogenezí (Martin a kol., 2007). Pohlavní dospělosti je dosaženo již ve 25 až 35 týdnu života raka v závislosti na teplotě prostředí. Celková délka v tomto stáří raka činí okolo 40 mm. Pokud je dosaženo optimálních podmínek, dochází k opakované reprodukci v průběhu celého roku v intervalu 8 až 9 týdnů. Plodnost koreluje s velikostí samic. Nejčastěji se pohybuje v rozmezí 50 až 150 vajíček. Větší samice mohou mít až 400 vajíček (Holdich a kol., 2006; Vogt, 2010). Ve výjimečných případech lze v přírodních podmínkách nalézt samice s 500 až 700 vajíčky (Chucholl a Pfeiffer, 2010; Jones a kol., 2009). Velikost vajíček bývá 1,5 až 1,9 mm. Rak mramorovaný se vyznačuje krátkou dobou inkubace. V teplejších podmínkách může inkubace trvat pouze 2 až 3 týdny (Holdich a kol., 2006; Seitz a kol., 2005). Zároveň bylo zjištěno, že potomstvo této druhové linie je geneticky uniformní (Vogt, 2010).

### 2.2.3 Rozšíření a popis habitatu

V původních oblastech se rak mramorovaný vyskytuje na nevysychajících lokalitách stojatých i tekoucích vod. Pro tento druh je charakteristické budování nor (Dorn a Trexler, 2007; Hendrix a Loftus, 2000). Optimální teplota pro chov je uváděna v rozmezí 18 až 25 °C. Byla však zaznamenána tolerance vůči teplotám pod 8 °C a nad 30 °C. V těchto teplotách je však pozastaven růst a reprodukce raků. Jedná se tedy o velmi tolerantní a adaptabilní druh (Holdich a kol., 2006).

Areálem původního výskytu raka mramorovaného jsou severoamerické státy Florida a Georgia (Dorn a Violin, 2009; Taylor a kol., 2007). V původních oblastech není známa partenogenetická forma tohoto druhu.

Partenogenetická linie byla objevena až v Evropě, kde se v 90. letech 20. století začala šířit mezi chovateli raků a také byla dostupná v rakouských a německých akvaristických obchodech (Lukhaup, 2001). Kvůli únikům či záměrným vypouštěním raků do přírody chovateli, došlo k vytvoření životaschopných populací ve volných vodách Evropy. Tento rak byl následně introdukovan v Nizozemí (Koese, 2008), Itálii (Marzano a kol., 2009) a k významnému rozšíření došlo v Německu (Marten a kol., 2004; Martin a kol., 2010). V nedávné době byl potvrzen výskyt raka mramorovaného v přírodním prostředí na Slovensku (Jánský a Mutkovič, 2010).

V roce 2015 došlo k prvnímu nálezu raka mramorovaného ve volných vodách ČR. Lokalitou bylo městské jezírko, které je propojeno s potokem Rokytky, v parku Přátelství v Praze. Na jaře 2016 byly na stejné lokalitě odchyceny tři dospělé samice, tudíž zde tento druh dokázal přezimovat. Další nález byl zdokumentován v létě 2016 v tůni na Radovesnické výsypce nedaleko Bíliny, kdy byly nalezeny čtyři samice, z nichž jedna nesla vajíčka. Na obě lokality byli raci pravděpodobně vysazeni lidmi (Patoka a kol., 2016).

## 2.3 Rak signální

### 2.3.1 Popis druhu

Taxonomicky je rak signální *Pacifastacus leniusculus* (Girard, 1852) řazen do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi rakovití (Astacidae).



Rak signální je řazen mezi druhy raků většího vzrůstu. Celková délka těla je obvykle 12 cm, samci jsou větší a dosahují až 16 cm. Maximální hmotnost je v rozmezí 200 až 250 g. Jedná se o dlouhověkého raka, který se dožívá více než 20 let (Holdich a kol., 2006).

Zbarvení těla bývá od světle hnědé, přes červenohnědě až po tmavě hnědou barvu. Byl zaznamenán výskyt i modrého zbarvení. Hlavohrud' je mohutná a hladká. Přítomny jsou dva páry postorbitálních lišt. Boky jsou bez trnů. Středně dlouhý rostrum disponuje téměř rovnoběžnými hladkými okraji. Klepeta mají hladký povrch a jsou mohutná, obzvláště u samců. Vnitřní strana nepohyblivého prstu je opatřena dvěma vzdálenými výrůstky, mezi nimiž je mělká prohlubeň. Pro raka signálního je typická bílá až tyrkysově modrá skvrna na kloubu svrchní strany klepet (viz Obrázek č. 2). Naopak spodní strana je sytě červená (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).



Obrázek č. 2: Rak signální, *Pacifastacus leniusculus* (foto: Autor)

### 2.3.2 Přirozená reprodukce

Pohlavní dospělosti je dosaženo ve 2 až 3 letech. Velikost raků v tomto stáří bývá okolo 60-90 mm. Samci obvykle dospívají o rok dříve než samice (Abrahamsson, 1971;

Kirjavainen a Westman, 1999). Páření probíhá na podzim, zpravidla v průběhu října (Abrahamsson, 1971; Söderbäck, 1995). Pleopodální plodnost se pohybuje v rozmezí 100 až 400 vajíček, v některých případech až 500 vajíček (Savolainen a kol., 1996; Kirjavainen a Westman, 1999). Velikost vajíček je uváděna v rozmezí od 2,3 mm do 3 mm. V průběhu embryonálního vývoje se vajíčka zvětšují. Inkubace obvykle trvá od 166 do 280 dní v závislosti na teplotě vody (Lewis a Horton, 1997). Líhnutí ráčat pak probíhá od konce března do konce července (Abrahamsson a Goldman, 1970; McGriff, 1983). V porovnání s rakem říčním, dochází u raka signálního k líhnutí ve stejných podmínkách o 3 až 4 týdny dříve (Jonsson, 1995).

### **2.3.3 Rozšíření a popis habitatu**

V oblastech původního výskytu obývá různé biotopy od malých potoků po velké řeky nebo v přírodních či podhorských jezerech. V Evropě žije v podobných lokalitách, jako rak říční. Obývá převážně chladnější vody (Holdich a kol., 2006). Zároveň je schopný přežít na lokalitách s teplotou vody až 30 °C. V břehových partiích vodních nádrží a toků si obvykle buduje nory. Snáší široké rozmezí salinity a může se vyskytovat i v brakických vodách. Oproti evropským druhům raků je odolnější vůči znečištění prostředí. Lokality s hodnotou pH 6 jsou pro tento druh nevyhovující (Harvey a kol., 2011; Holdich a kol., 2006; Johnson a kol., 2010; Nakata a kol., 2010).

Rak signální je původní severoamerický druh. Areálem původního výskytu je oblast mezi Tichým oceánem a Skalistými horami (státy Idaho, Oregon, Washington a Britská Kolumbie) (Taylor a kol., 2007).

Tento druh byl postupně rozšířen do Kalifornie, Nevady a Utahu. Ve 30. letech 20. století došlo k introdukci raků do Japonska (Nakata, 2002; Usio a kol., 2007).

První zavlečení tohoto druhu na území Evropy bylo zdokumentováno v roce 1959, kdy byli raci převezeni z Kalifornie do Švédska (Svärdson, 1995). V následujících letech byl tento druh ve Švédsku hojně vysazován (desítky tisíc kusů) (Brinck, 1977). V letech 1967 a 1968 byli dovezeni raci signální, pocházející z amerických jezer Tahoe a Hennessey, do Finska, kde byli vysazeni do řek a jezer. Ilegálním dovozem byl tento druh rozšířen i ve Francii (raci z Oregonu) a Rakousku (raci z Kalifornie). Další úspěšné introdukce a přirozené šíření napomohli tomu, že je rak signální nejrozšířenější

nepůvodní račí druh v Evropě. Nejpočetnější populace jsou ve Švédsku, Finsku a Anglii (Hogger, 1986; Holdich a kol., 2006; Holdich a kol., 2009). Novější nálezy raků signálních v Evropě byly potvrzeny na Slovensku (Petrušek a Petrusková, 2007), v Norsku (Johnsen a kol., 2007), Chorvatsku (Maguire a kol., 2008), Rusku (Kouba a kol., 2014) a Estonsku (Kaldre a kol., 2017).

Na území tehdejšího Československa byl rak signální dovezen v roce 1980 ze Švédska. Raci byli vysazeni do rybníku Spustík u Velkého Meziříčí, rybníku u obce Čáslavice, rybníku Skříňka u Velké Bíteše a na lokalitu u Ivančic (Policar a Kozák, 2000). V průběhu dalších let došlo rozvoji populací těchto raků a následnému rozšíření, ať už migrací nebo pomocí člověka, do rybníků Nad tratí a Stržek u Velkého Meziříčí a potoků Šipský a Babačka. Další nálezy raka signálního byly zdokumentovány na lokalitě u Čáslavic, v okolí Kroměříže (retenční nádrž u obce Lubná), Litomyšle (několik rybníků Rybářství Litomyšl s.r.o.), Jindřichova Hradce (rybník u obce Lomy), Vodňan (řeka Blanice), Brna (potok Bobrava) či Domažlic (potok Kouba). V nedávné době byla potvrzena přítomnost silné populace raka signálního v potoce Staviště ve Žďáru nad Sázavou. Nadále je očekáváno masivní šíření tohoto druhu do dalších oblastí (Policar a Kozák, 2000; Štambergová a kol., 2009; Štambergová a Kučera, 2009).

## **2.4 Rak pruhovaný**

### **2.4.1 Popis druhu**

Z hlediska taxonomického zařazení patří rak pruhovaný *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi Cambaridae.

Rak pruhovaný se obvykle dožívá věku 2 až 3 let (Smith, 1981). Jedná se o rychle rostoucí druh, který dorůstá do celkové délky těla kolem 9 až 10 cm (Hamr, 2002). Pokud se rak dožije více let, než je uvedeno, může celková délka raka výjimečně přesáhnout 12 cm (Chybowski, 2007).

Tělo raka pruhovaného je zbarveno tmavě hnědě až olivově zeleně, často však bývá variabilní v závislosti na prostředí, kde se rak vykytuje. Typické jsou hnědočervené

příčné pruhy na člancích zadečku. Někdy jsou málo zřetelné a více připomínají skvrny. Spodní část těla a klepet je světle žlutá. Svrchní strana klepet je často zbarvena stejně jako tělo raka. Charakteristické je oranžové zbarvení špiček klepet, které je ohraničeno tmavým proužkem (viz Obrázek č. 3) (Hamr, 2002; Holdich a kol., 2006). Relativně úzká hlavohruď je na bocích opatřena výraznými ostrými trny, které jsou umístěny před týlní brázdou a těsně za ní (Holdich a kol., 2006). V přední části hlavohruďi je přítomen jeden pár postorbitálních lišt. Rostrum je ostré, s hladkými okraji a poměrně dlouhé. Na bázi zúžení rostra se nachází dva ostré trny. Klepeta dosahují malé velikosti. Na dotek jsou hladká, obrvená. Konce prstů klepet jsou zahnuty a vybíhají do ostrých špiček. Svrchní strana klepet je pokryta drobnými jamkami (Hamr, 2002). Samci mají zpravidla větší klepeta než samice stejného věku. Jejich rozměr se mění v závislosti na velikosti těla a rovněž záleží na tom, zda jsou samci pohlavně aktivní či nikoliv (Buřič a kol., 2010a). Buřič a kol., (2010b) uvádí, že tento dimorfismus existuje rovněž u samic.



Obrázek č. 3: Rak pruhovaný, *Faxonius limosus* (foto: Autor)

### 2.4.2 Přirozená reprodukce

Ve druhém roce života rak pruhovaný dosahuje pohlavní dospělosti při celkové délce těla 50 až 60 mm (Momot, 1988; Hamr, 2002). Páření probíhá na podzim (Holdich a kol., 2006). U některých rychle rostoucích jedinců dochází k reprodukci již v prvním roce života na konci první vegetační sezóny (Kozák a kol., 2007). Ke kladení vajíček nedochází po páření, jak je tomu obvykle u jiných evropských druhů raků, ale matofory od samců jsou uchovány v tělní dutině na spodní straně těla samic (*annulus ventralis*) (Vogt, 2002) až do termínu druhého páření. Období druhého páření bývá na jaře a kladení vajíček probíhá v průběhu dubna až května (Hamr, 2002; Holdich a Black, 2007). Pokud není přítomen samec pro rozmnožování, byla u samic potvrzena fakultativní partenogeneze (Buřič a kol., 2011). Rak pruhovaný se vyznačuje vysokou plodností až 400 vajíček v závislosti na velikosti samice (Holdich a kol., 2006). Velikost vajíček je 1,5 až 2 mm. Inkubace trvá pouze 40 až 50 dnů. Ráčata se obvykle líhnou v červnu (Kozák a kol., 2006).

### 2.4.3 Rozšíření a popis habitatu

Výskyt tohoto druhu byl potvrzen v tekoucích (malé i velké řeky) i stojatých vodách (přehrady, rybníky a tůně) (Henttonen a Huner, 1999). Upřednostňována jsou však stanoviště s přítomností měkkého sedimentu, kam se raci zahrabávají (Buřič a kol., 2009; Petrušek a kol., 2006). Často se vyskytuje ve velkých řekách. Zároveň dokáže přežít v chladnějším prostředí rychle proudících toků, ale preferuje spíše teplejší stojaté či pomalu proudící vody (Henttonen a Huner, 1999; Holdich a kol., 2006). Rak pruhovaný je vysoce odolný druh, který dokáže snášet nízký obsah kyslíku ve vodě, vyšší teploty vody či chemické nebo organické znečištění prostředí (Füederer a kol., 2006). Několik týdnů je také schopen odolávat vysušení habitatu (Holdich a kol., 2006).

Rak pruhovaný je severoamerický druh raka. Oblast původního výskytu zahrnuje především povodí dolního toku řeky Delaware (Rhoades, 1962), oblast kolem zálivu Chesapeake Bay ve státech Maryland a Pennsylvania a další řeky v tomto regionu (Filipová a kol., 2011).

Přítomnost tohoto druhu byla zdokumentována v Kanadě (provincie New Brunswick a Québec) a dalších nejméně 14 státech Severní Ameriky

(Connecticut, Delaware, District of Columbia, New Hampshire, New Jersey, New York, Maine, Maryland, Massachusetts, Pennsylvania, Rhode Island, Vermont, Virginia, West Virginia), kam byl pravděpodobně zavlečen (Hamr, 2002; Taylor a kol., 2007).

Do Evropy byl rak pruhovaný introdukován již v roce 1890. Jednalo se o záměrnou introdukci do západní části Polska (Kossakowski, 1966) za účelem doplnění stavu původních raků, kteří byli decimováni račím morem. Následně proběhly pokusy zavedení do dalších zemí např. do Francie (Bramard a kol., 2006). Tyto pokusy však nebyly příliš úspěšné. Hlavním zdrojem pro šíření tak byla populace raků vysazených v roce 1890 (Filipová a kol., 2011). Rak pruhovaný se rozšířil napříč Evropou a v dnešní době je jeho výskyt potvrzen ve více než 20 evropských státech (Kozák a kol., 2014). Zavlečen byl rovněž na Britské ostrovy (Holdich a Black, 2007).

Protiproudou migrací řekou Labe se rak pruhovaný pravděpodobně rozšířil z Německa do České Republiky. Pomocí člověka byl tento druh introdukován na další lokality, z kterých se dále šířil. V hojném počtu se vyskytuje především v řekách Labi a Vltavě a jejich přítocích (např. Jizera, Lužnice, Ohře, Sázava aj.) nebo ramenech. Etablován byl také v některých pískovnách, rybnících či retenčních nádržích (Petrušek a kol., 2006). Do menších potoků a nádrží přirozeně migruje z přítoků řek, většinou se však jedná o kratší vzdálenosti. Do vzdálenějších lokalit je často zavlečen lidmi. Antropogenní vliv na šíření tohoto raka rovněž souvisí s překonáním přehrad vltavské kaskády (Beran a Petrušek, 2006; Petrušek a kol., 2006). Mimo tato povodí došlo k rozšíření také v rámci povodí Odry na severní Moravě (Ďuriš a Horká, 2007) a do rybníku u Vracova na jižní Moravě (Kozák a kol., 2014).

## **2.5 Rak červený**

### **2.5.1 Popis druhu**

Taxonomicky je rak červený *Procambarus clarkii* (Girard 1852) řazen do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi Cambaridae. Dosahuje celkové délky těla 12 cm, ve výjimečných případech až 20 cm. Jedná se o krátkověký druh. Literatura uvádí, že se v přírodních podmínkách nejčastěji dožívá méně než 18 měsíců. Krátkověkost tohoto druhu je spojena především s jeho rychlým životním

cyklem. V chladnějších oblastech se mohou raci dožít 2 až 3 let, výjimečně 5 let (Holdich a kol., 2006; Smart a kol., 2002).

Pro tento druh je typické červené zbarvení (Obrázek č. 4), které se může měnit z oranžovo-hnědé po tmavě červenou barvu. V akvariálních chovech se lze setkat s černým, modrým, žlutým či bílým zbarvením. Juvenilové jsou obvykle zbarveni od olivově zelené barvy až po hnědou (Pöckl a kol., 2006). Hlavohrud' má zrnitý povrch a je poměrně úzká. Na hlavohrudí je přítomen jeden pár postorbitálních lišt. V její zadní části, téměř za týlní brázdou, vyčnívá na bocích jeden pár výrůstků. Branchio-kardiální brázdy jsou sblížené, což způsobuje absenci areoly. V žaberní dutině tím vzniká větší prostor pro rozvoj dýchacího aparátu, tudíž je rak červený odolnější vůči kyslíkovým deficitům ve vodě. Výrazné rostrum je trojúhelníkovitého tvaru a jeho konec je ostře zakončen. Patrná je absence střední rýhy rostra. Klepeta jsou hojně pokryta výrůstky. Typické je esovité prohnutí klepet, zejména pohyblivého prstu. Nepohyblivý prst je opatřen mělkou prohlubní, která je z každé strany ohraničena jedním zubem. Na vnitřní straně zápěstí se nachází výrazný trn (Kozák a kol., 2014). V souvislosti s vývinem klepet existuje u raka červeného, podobně jako u raka pruhovaného, dimorfismus mezi reprodukčně aktivními a neaktivními jedinci. Kvůli uchycení samic při páření jsou u samců vyvinuty zpětné háky na třetím článku třetího a čtvrtého páru kráčivých nohou. Samice mají na spodní straně sedmého hrudního článku tělní dutinu (*annulus ventralis*) pro uchování pohlavních produktů samic (Holdich a kol., 2006; Taketomi a kol., 1990).



Obrázek č. 4: Rak červený, *Procambarus clarkii* (foto: Autor)

### 2.5.2 Přirozená reprodukce

Pohlavní dospělosti může být dosaženo již ve věku 5 měsíců v závislosti na počtu prodělaných svlékání (Huner a Barr, 1991). Celková délka těla pohlavně zralého jedince může být menší než 45 mm, ale také větší než 125 mm (Holdich a kol., 2006). Páření probíhá na jaře nebo začátkem léta dle podmínek prostředí (Huner, 2002; Oluoch, 1990). Pokud přetrvávají optimální teplotní podmínky a jsou přítomni reprodukčně aktivní samci i zralé samice, je rak červený schopen reprodukce po celý rok (Holdich a kol., 2006; Huner a Barr, 1991). Ke kladení vajíček dochází obvykle po několika týdnech až měsících. Inkubace a následné líhnutí ráčat často probíhá v norách, které samice vyhrabou. Nemusí k tomu však docházet vždy. Pro raka červeného je typická vysoká plodnost od 200 do 300 vajíček (výjimečně až 700 vajíček) (Huner, 2002; Oluoch, 1990). Při optimálních teplotních podmínkách (22 °C) je inkubace velice krátká a trvá pouze 2 až 3 týdny. V teplotách pod 10 °C se doba inkubace může prodloužit až na 6 měsíců. V teplejších oblastech byly u tohoto druhu pozorovány samice s vajíčky a čerstvě vylíhlá ráčata po celý rok a zdokumentována byla také reprodukce dvakrát



za rok (Holdich a kol., 2006). Navíc je pravděpodobné, že se tento druh dokáže rozmnožovat pomocí partenogeneze (Yue a kol., 2008).

### **2.5.3 Rozšíření a popis habitatu**

Rak červený je vysoce adaptabilní druh, který se vyskytuje v různých typech habitatu, kterými jsou například malé říčky i velké řeky, mokřady, rybníky, přehrady, jezera či brakické vody, nebo kanály a rýžová pole (Gherardi a Acquistapace, 2007; Huner, 2002; Scalici a kol., 2010). Zároveň dokáže přežít v periodicky vysychajících stanovištích. Období bez vody tráví ve vyhrabaných norách, které mohou být krátké a malé nebo několik metrů dlouhé (Correia a Ferreira, 1995).

Původní oblast výskytu tohoto severoamerického druhu zahrnuje severovýchodní Mexiko a středovýchod USA. Původní areál je ohraničen státem Texas na západě a na severu státy Illinois a Indiana. Ve státech východního pobřeží USA není původním druhem, kromě Floridy (Ackefors, 2000; Holdich a kol., 2006; Taylor a kol., 2007).

V rámci USA došlo k nepřírozeným introdukcím do dalších nejméně 15 států včetně Havajských ostrovů (Ackefors, 2000; Holdich a kol., 2006; Taylor a kol., 2007). Již v roce 1930 byl rak červený převezen do Japonska za účelem chovu v akvakultuře. Z chovů však unikl a dispergoval do dalších oblastí (Nakata a kol., 2005). Následovala introdukce do Číny (Xingyong, 1995), Afriky, dalších zemí Střední a Jižní Ameriky (Holdich, 1988; Huner, 1977; Ibrahim a kol., 1997). V nedávné době byl potvrzen jeho výskyt v Izraeli (Wizen a kol., 2008). Kromě Antarktidy a Austrálie je přítomen na všech kontinentech a stal se nejdůležitějším chovaným druhem raka, což z něj činí nejpočetnější račí druh na světě (Kozák a kol., 2014).

První vysazení raka červeného v Evropě proběhlo v roce 1973 ve Španělsku. Zde byl hojně rozšířen a stal se hospodářsky významným druhem (Carral a kol., 1993; Habsburgo-Lorena, 1986). V 70. a 80. letech 20. století byl vysazován v dalších evropských zemích (např. Francie, Itálie, Portugalsko), kde se úspěšně etabloval (Arrignon, 1996; Barbaresi a Gherardi, 2000; Ramos a Pereira, 1981). Jeho výskyt byl potvrzen také v Německu (Pöckl, 1999) a Rakousku (Petutschnig, 2008), kde dokázal přežít zimní období. Kozák a kol., 2014 dodává, že se tento druh vyskytuje nejméně v 15 evropských teritoriích.

V České republice zatím nebyl prokázán výskyt raka červeného ve volných vodách. Vzhledem k podobným podmínkám prostředí, jaké panují v sousedních zemích s přítomností tohoto druhu, existuje vysoké riziko možného zavlečení a následného etablování také na území ČR. Zároveň hrozí introdukce v důsledku úniků či vypouštění z akvariálních chovů, jelikož je mezi chovateli raků oblíbeným druhem (Kozák a kol., 2014).

## 2.6 Rak říční

### 2.6.1 Popis druhu

Rak říční *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) je z taxonomického hlediska řazen do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi rakovití (Astacidae).

Velikostně patří mezi větší druhy raků. Obvykle dorůstá celkové délky těla do 15 cm a hmotnosti okolo 250 g. Zdokumentováni byli však raci o délce téměř 20 cm a hmotnosti přes 300 g. Samice jsou zpravidla menší než samci. Jedná se o dlouhověký druh, který se může dožít více než 20 let (Kozák a kol., 2014).

Svrchní část těla je zbarvena světle až tmavohnědě. Břišní partie bývá světlejší s béžovým až olivově hnědým zbarvením. V závislosti na prostředí, kde se raci vyskytují, bylo zdokumentováno tmavé, modrošedé nebo modré zbarvení. Ojediněle jsou hlášeny nálezy červeně zbarvených jedinců. Hlavohruď je hladká a bez výrazných trnů. Před týlní brázdou jsou dva páry postorbitálních lišt. Rostrum je středně dlouhé, má téměř rovnoběžné hladké okraje a je výrazně špičaté. Na vrcholu rostra je střední rýha opatřena drobnými zoubky. Klepeta jsou mohutná, u samců větší než u samic. Patrná je prohlubeň na nepohyblivém prstu, která je ohraničena na vnitřní straně dvěma výrůstky. Vrchní strana klepet je pokryta drobnými hrbolky. Charakteristické je rovněž červené zbarvení kloubu pohyblivého a nepohyblivého prstu (viz Obrázek č. 5) (Gherardi a Acquistapace, 2007; Hager, 1996; Kozák a kol., 2014; Pöckl a kol., 2006; Skurdal a Taugbøl, 2002).



Obrázek č. 5: Rak říční, *Astacus astacus* (foto: Petr Hromádko)

### 2.6.2 Přirozená reprodukce

U samců je pohlavní zralosti obvykle dosaženo o rok dříve než u samic, a to ve stáří tří let (Abrahamsson, 1966). Celková délka těla v tomto věku bývá okolo 70 mm. Délka pohlavně zralých samic je v rozmezí 70 až 95 mm v závislosti na podmínkách prostředí

(teplota, dostatek potravy, hustota populace aj.) (Huner a Lindqvist, 1986; Skurdal a kol., 1993). Období páření probíhá koncem září nebo v říjnu (Huner a Lindqvist, 1986; Westin a Gydemo, 1986), kdy dochází k poklesu teploty vody pod 8-12°C (Taugbøl a Skurdal, 1990), a trvá 2 až 3 týdny. Ke kladení a oplodnění vajíček a následnému připevnění na pleopody dochází během několika hodin až šesti týdnů (Skurdal a Taugbøl, 2002). Pleopodální plodnost se pohybuje v rozmezí 87 až 154 vajíček, zatímco ovariální plodnost (pro samice o délce 90 mm) bývá mezi 113 až 231 oocyty II. řádu. Velikost vajíček je v průměru 2,8 až 3,1 mm a během embryonálního vývoje se zvyšuje (Savolainen a kol., 1996; Skurdal a Taugbøl, 1994). Inkubace v optimálních teplotních podmínkách trvá 4 měsíce, ve skandinávských zemích až 8 až 9 měsíců (Hessen a kol., 1987; Westin a Gydemo, 1986). Doba trvání závisí především na teplotě (Huner a Lindqvist, 1986). Líhnutí ráčat probíhá obvykle v červnu a v červenci (Faller a kol., 2006). Samice inkubují vajíčka pouze jednou ročně (Skurdal a Qvenild, 1986).

### **2.6.3 Rozšíření a popis habitatu**

Rak říční se vyskytuje v potocích, řekách i ve stojatých vodách. Co se týče stojatých vod, upřednostňuje spíše chladnější a hlubší stanoviště. V ČR ho lze najít jak v tekoucích vodách, tak například v zatopených lomech a pískovnách, přehradních nádržích, náhonech i rybnících, pokud nejsou příliš intenzivně obhospodařované a využívány k rekreaci (Kozák a kol., 2014). Žádoucí jsou lokality, kde jsou přítomny kořenové systémy břehové vegetace (např. olše, vrby), které slouží rakům jako úkryty. Rovněž se raci říční skrývají pod kameny nebo si budují nory, nejčastěji v jílovitých březích. V bahnitém dně se příliš nevyskytují a využívají ho spíše jako možný zdroj potravy (Holdich a kol., 2006; Skurdal a Taugbøl, 2002).

Území původního výskytu zabírá převážnou část Evropy s hlavním centrem v zemích střední a severní Evropy. Původní území je z východu ohraničeno Ruskem, Běloruskem, Ukrajinou a Gruzii. Ze západu pak Francií. Do Francie, podobně jako do Nizozemí, Belgie, Lucemburska či Švýcarska, byl však pravděpodobně vysazen lidmi. Jižně je areál původního výskytu lemován Řeckem a Albánií. V Norsku a Švédsku je považován za původní druh, i když byl do těchto zemí podle všeho zavlečen ve středověku (Holdich a kol., 2009). Aklimatizoval se rovněž v řekách

a jezerech Maroka, kam byl od 30. let 20. století záměrně vysazován (Benabid a Khodari, 2000). Některé pokusy o introdukci (např. sibiřská část Ruska, Španělsko) nebyly úspěšné (Habsburgo-Lorena, 1978). V 70. letech 20. století byl rak říční vysazen také na Kypr (raci původem z Dánska). Na místech, kde byl původně vysazen, nebyla introdukce úspěšná. Později byl však jeho výskyt potvrzen v přehradě Lefkara (Kozák a kol., 2014).

Záměrně došlo k rozšíření do Anglie a Lucemburska, avšak v těchto zemích je rak říční považován za nepůvodní druh (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).

V České republice je nejrozšířenějším původním račím druhem. Podle plošného astrologického průzkumu v letech 2004-2005, je rak říční rovnoměrně distribuován na území ČR. Jeho výskyt byl prokázán na 1082 mapovacích místech v 550 lokalitách (Chobot, 2006; Štambergová a Kučera, 2009).

## **2.7 Rak kamenáč**

### **2.7.1 Popis druhu**

Z taxonomického hlediska je rak kamenáč *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803) řazen do třídy rakovci (Malacostraca), řádu desetinožci (Decapoda) a čeledi rakovití (Astacidae).

Rak kamenáč (Obrázek č. 6) je považován za nejmenšího a nejpomaleji rostoucího evropského raka. Celková délka těla u samců bývá v rozmezí 8 až 10 cm. Někteří jedinci dorůstají 12 cm a hmotnosti až 55 g. Samice jsou menší a dosahují celkové délky těla okolo 6 až 9 cm. Jedná se o dlouhověký druh, který se dožívá i více než 10 let (Kozák a kol., 2014).

Zbarvení je poměrně variabilní a lze se setkat s olovově zeleným, hnědým, béžovým či oranžovým zbarvením. Spodní strana raka bývá světlejší. Hlavohruď je mírně zrnitá bez výrůstků a trnů. Přítomen je pouze jeden pár postorbitálních lišt. U tohoto druhu se lze setkat s pilovitým okrajem antenální šupiny (*scaphoceritu*) (Štambergová a kol., 2009). Někteří jedinci mají antenální šupinu hladkou (Kozák a kol., 2014). Rostrum je poměrně krátké. Vyznačuje se trojúhelníkovitým tvarem s hladkými vnějšími okraji a je tupě zakončeno. V porovnání s velikostí těla má rak kamenáč velká a mohutná klepeta. Vrchní strana klepet je silně hrbolatá, především

u vyspělých samců. Na vnitřní straně obou prstů vyčnívají poměrně velké zuby. U nepohyblivého prstu je patrná mělká prohlubeň mezi dvěma výraznými zuby. Spodní strana klepet bývá narůžovělá, béžová nebo lehce oranžová. Kloub klepet má nejčastěji světle červenou barvu (Holdich a kol., 2006; Maguire a Klobučar, 2011; Pöckl a kol., 2006).



Obrázek č. 6: Rak kamenáč, *Austropotamobius torrentium* (foto: Oldřich Pecha)

### 2.7.2 Přirozená reprodukce

U obou pohlaví je pohlavní dospělosti dosaženo zpravidla ve třech letech. V chladnějších a méně úživných lokalitách dospívají raci déle, a to ve stáří čtyř až pěti let. Pohlavně zralé samice dosahují celkové velikosti těla 59 až 65 mm (Streissl a Hödl, 2002). V závislosti na podmínkách prostředí to může být i méně (celková délka těla 54 mm) (Maguire a kol., 2005). Nejmenší zdokumentovaná pohlavně zralá samice byla o celkové délce těla 46,1 mm. Na podzim, během října a listopadu, probíhá páření. Rak kamenáč se vyznačuje nízkou plodností v rozmezí 40 až 70 vajíček, v některých případech více než 100 vajíček (Holdich a kol., 2006; Huber a Schubart, 2005). V jedné snůšce bylo nejvíce evidováno 125 vajíček (Hubenova a kol., 2010). Počet nakladených vajíček je dán především velikostí samice a přetrvávajícími podmínkami prostředí (Maguire a kol., 2010). Nízká plodnost u tohoto druhu může být rovněž způsobena velikostí vajíček, která se pohybuje v rozmezí 2,4 až 3,4 mm (Maguire a kol., 2005). Od května do poloviny července obvykle dochází k líhnutí rácat (Holdich a kol., 2006).

### 2.7.3 Rozšíření a popis habitatu

Rak kamenáč se vyskytuje v biotopech s tvrdším dnem a kameny, které slouží jako úkryty. Zřídka buduje nory v březích. Obvykle ho lze nalézt v potocích a řekách podhorských a horských oblastí. Břehy kolem těchto toků bývají lemovány stromy (olše, vrby, jilmy aj.). Stojaté vody a dolní úseky řek obývá jen ojediněle. Na lokalitách s bahnitým dnem se téměř nevyskytuje. Žádoucí jsou naopak meandrující toky s proměnlivou šířkou a hloubkou. Šířka toku, kde se raci vyskytují, často není větší než 10 m a nadmořská výška nebývá vyšší než 800 m. Jsou však známy i populace žijící v širších tocích (až 40 m) a nadmořských výškách až 1700 m. V České republice nejčastěji obývá tento druh vodní toky o šířce 40 cm až 8 m v nadmořských výškách od 360 do 630 m. Dobře snáší rychlejší proudění vody. Optimální teplota je uváděna v rozmezí 14 až 18 °C, při dostatečném nasycení vody kyslíkem až 20 °C. Limitující teplota je 23 °C (Bohl, 1988; Fischer a kol., 2004; Füreder a kol., 2006; Holdich a kol., 2006; Vlach a kol., 2009). Rak kamenáč je méně odolný vůči kyslíkovým deficitům než rak říční. Také z tohoto důvodu je evidován na lokalitách s minimálním zatížením a znečištěním prostředí (Demers a kol., 2006; Svobodová a kol., 2009).

Původní rozšíření zahrnuje oblast střední a jihovýchodní Evropy. Z jihovýchodu je toto území ohraničeno Rumunskem, Bulharskem, Řeckem a evropskou částí Turecka (Harlioğlu a Güner, 2007), ze západu pak Lucemburskem (Holdich a kol., 2009). Na severu prochází hranice původního areálu Českem a Německem. Nejvzdálenější lokalita na severu byla potvrzena v Sasku nedaleko Drážďan (Martin a kol., 2008). Populace v jižní části Balkánského poloostrova jsou centrem genetické diverzity tohoto druhu (Trontelj a kol., 2005). V Evropě je známo 20 teritorií, kde se rak kamenáč vyskytuje (Holdich a kol., 2009).

V České republice byl rak kamenáč v minulosti považován za druh na pokraji vyhynutí a jeho přítomnost byla evidována pouze na čtyřech lokalitách (Ďuriš a kol., 2001; Kozák a kol., 2002; Polícar a Kozák, 2000). Začátkem tohoto století však byly objeveny další populace (Fischer a kol., 2004; Chobot, 2006). Štambergová a kol., (2009) uvádí, že výskyt raka kamenáče byl potvrzen na 45 lokalitách. Centrem výskytu jsou střední a západní Čechy, především povodí řek Berounky, Klabavy, Radbuzy, Střely, Úslavy, Úhlavy a Zubřiny. Méně početné populace byly zdokumentovány

v CHKO České středohoří, v Podkrkonoší a na Domažlicku. Stále ovšem jde o nejvzácnější původní druh raka na území ČR.

## **2.8 Globální oteplování**

V posledních desetiletích se klima rychle mění a Země se nebyvalým tempem neustále ohřívá. Simulace budoucích podmínek naznačují, že povrchové teploty na Zemi budou nadále zvyšovány a stejně tak dojde ke změně rozložení srážek (Rahmstorf a kol., 2017). Teplota je hlavním environmentálním faktorem ovlivňujícím existenci většiny druhů, jakož i populační dynamiku a fungování ekosystémů (Messmer a kol., 2017). Tyto změny budou mít pravděpodobně významný vliv na klíčové části invazí (Galil a kol., 2007; Hellmann a kol., 2008; Rahel a Olden, 2008), včetně distribuce již existujících invazních druhů (Hellmann a kol., 2008; Rahel a Olden, 2008). Již v současné době existuje stále více důkazů o tom, že globální oteplování umožnilo rozšíření nepůvodních druhů do oblastí, kde dříve nemohly přežít a rozmnožovat se (Walther a kol., 2009). Přirozená migrace organismů do chladnějších oblastí v reakci na změnu klimatu ovšem nebude možná u mnoha druhů, které se nemohou pohybovat po souši (Olden a kol., 2011).

### **2.8.1 Vliv na vodní organismy**

Současný úbytek populací a vymírání druhů jsou přičítány antropogenním vlivům, jako jsou destrukce a fragmentace stanovišť, šíření invazních druhů a stupňující se následky změn klimatu (Thomas a kol., 2004). V důsledku změn klimatu se zvyšuje frekvence, trvání a závažnost sucha (Spinoni a kol., 2017), což může představovat riziko destrukce sladkovodních ekosystémů (Kouba a kol., 2016). Jelikož změna teploty vody ovlivňuje termoregulaci, související metabolické procesy jsou přímo spojeny s dostupností zdrojů pro růst, reprodukci a vývoj (Kooijman, 2001). Vnímavost vůči zvyšování teploty prostředí závisí také na ontogenickém stádiu (Pörtner, 2002) a tepelné toleranci organismu (Noyes a kol., 2009). Změna klimatu vyžaduje přizpůsobení druhů novým podmínkám nebo přesunutí do oblastí s preferovanými teplotními podmínkami. Sladkovodní druhy jsou změnou klimatu více ohroženy než mořské či suchozemské druhy, jelikož mají omezené možnosti migrace, která je limitována hranicemi povodí



či překážkami na vodních tocích (Strayer a Dudgeon, 2010). Mnoho sladkovodních druhů tak nemusí být schopno disperze do oblastí s optimálními teplotními podmínkami. Rychlá změna klimatu v důsledku antropogenního vlivu může znevýhodnit taktéž druhy, které se nemohou rychle přesunout do nových vhodných oblastí. V souvislosti se změnou klimatických podmínek navíc hrozí riziko rozšíření invazních druhů do nových oblastí vodních ekosystémů, které způsobí úbytek původních druhů (Capinha a kol., 2013).

### **2.8.2 Vliv na raky**

Změna klimatu dále ohrožuje evropské raky rostoucími teplotami vody, změnami režimů vodních toků v důsledku změny srážkových úhrnů a s nimi spojených extrémních událostech (povodně, sucha) (Moss a kol., 2009). Distribuce raků silně koreluje s klimatem, zejména s teplotou. Schopnost nepůvodních druhů raků odolávat teplotám mimo své přirozené optimum je nezbytným předpokladem pro jejich přežití a šíření (Capinha a Anastácio, 2012).

Globální oteplování může umožnit termofilním druhům raků rozšíření do oblastí, které pro tyto druhy byly dříve nedostupné nebo nevhodné (Capinha a kol., 2013; Lodge a kol., 2000). Teplejší klima může zvýšit dominanci a míru šíření termofilních druhů raků. U raka červeného, raka mramorovaného a raka ničivého bylo zjištěno, že jsou schopni přezimovat v lentických vodách mírného pásma Evropy, což z nich činí vážnou hrozbu pro sladkovodní ekosystémy v důsledku dalších invazí. Vyšší teplota vody pak může zásadně ovlivnit úspěšnost reprodukce teplomilných druhů raků a umožnit jim opakovanou reprodukci během roku. To je částečně způsobeno rychlejším vývojem vajíček při vyšší teplotě (Veselý a kol., 2015).

Naopak u studenomilných druhů raků, jako je rak signální a rak pruhovaný, či na evropském kontinentu endemický rak říční a rak kamenáč, je pravděpodobný úbytek vhodných lokalit a následný přesun do chladnějších oblastí (Capinha a Anastácio, 2011; Capinha a kol., 2012).

### **3. Cíl práce**

Jedním z cílů této DP bylo zpracování dosavadních literárních znalostí problematiky vlivu globálního oteplování v souvislosti s invazemi nepůvodních druhů a invazních druhů, zejména invazních raků.

Cílem praktické části DP pak bylo experimentální porovnání přímých interakcí a kompetic studenomilných a teplomilných nepůvodních druhů raků v ČR ve specifických teplotních podmínkách v návaznosti na globální oteplování a úspěšného šíření invazních druhů.

## **4. Materiál a metodika**

Experimentální část této DP probíhala v měsíci červenci roku 2019 v etologické laboratoři Výzkumného ústavu rybářského a hydrobiologického FROV JU ve Vodňanech.

### **4.1 Získání dospělců raků**

Pro experiment byli vybráni dva zástupci teplomilných druhů raků: rak mramorovaný a rak červený, a dva zástupci studenomilných nepůvodních druhů: rak signální a rak pruhovaný. Dospělci raka mramorovaného a raka červeného pocházeli z vlastního odchovu na Experimentálním rybochovném pracovišti (Model) FROV JU ve Vodňanech. Jedinci raka signálního a raka pruhovaného byli ručně odloveni pracovníky nynější laboratoře sladkovodních ekosystémů v průběhu měsíce května 2019 z přírodních lokalit. Odlov raka signálního, kterého jsem byl účasten, probíhal na úseku Křesánovského potoka u Vimperka, kde se nachází již několik let etablovaná populace s širokou věkovou strukturou raků. Zatímco jedinci raka pruhovaného byli odloveni z řeky Blanice u Protivína, zde se populace raků objevila pomocí neustálé migrace tohoto druhu. Následně byli raci z obou lokalit transportováni v plastových nádobách bez vody do akvarijní místnosti pracoviště Model ve Vodňanech, kde byli raci drženi po dobu 6 týdnů.

### **4.2 Aklimatizace raků**

Před aklimatizací byli zástupci studenomilných druhů ( $t_v$  17,3 °C) a teplomilných druhů ( $t_v$  19,5 °C) změřeni (délka hlavohrudi) a zváženi (celková váha) pro pozdější katalogizaci. Pro účel experimentu byli vybíráni pouze dospělí raci s dobře vyvinutými klepety, bez vajíček a znaků blížícího se, nebo nedávno prodělaného, svlékání. Do tohoto experimentu byla zařazena obě pohlaví všech tří druhů s pohlavním dimorfismem, při vyhodnocení interakcí však nebyl brán zřetel na pohlaví, ale jako na zástupce druhu soupeřícího se zástupci druhu raka mramorovaného. Následně byli raci umístěni individuálně do uzavíratelných plastových boxů (Příloha č. 1) o objemu 1250 ml naplněných 500 ml odstátou a temperovanou ( $t_v$  18 °C) vodou z vodovodu. Každý box byl označen písmenem podle druhu a přiřazenou číslicí, kvůli větší

přehlednosti při pozdějším párování. Boxy se všemi druhy byly náhodně rozděleny do tří skupin podle hodnoty finální teploty vody odchovu a uloženy do specifických laboratoří, kde probíhala jejich aklimatizace. Samotná aklimatizace raků před zahájením experimentu probíhala celkem po dobu 10 dnů kvůli eliminaci předchozího hierarchiálního postavení v rámci populace (Van der Velden a kol., 2008) a především pro postupné přizpůsobení finálním teplotám vody (16, 20, 24 °C), ve kterých později probíhal experiment. Teplota vody byla rakům zvyšována či snižována dle skupinového zařazení rychlostí 2°C za jeden den až do požadované teploty. Raci byli aklimatizováni na hodnotu testované teploty vody již sedm dní před experimentem. Světelný režim byl upraven na 12 hodin světla, 12 hodin tmy. Výměna vody v boxech a krmení raků probíhali každý druhý den. Pro krmení bylo použito peletované krmivo Sera Granugreen – Sera GmbH, Německo, a to v množství jedné pelety na raka.

### **4.3 Design experimentu**

Po období aklimatizace byli raci v každé skupině (na základě délkových záznamů) roztříděni a spárováni do tzv. dyád, které byly velikostně vyrovnané (rozdíl do 5% odchylky). Série experimentálních pokusů probíhala ve třech různých teplotách vody (16, 20 a 24 °C). V každé teplotě byl rak mramorovaný spárován se zástupcem jiného druhu raka, a to buď s rakem červeným, rakem signálním, nebo rakem pruhovaným. Při teplotě 16 °C bylo uskutečněno 20 dílčích pokusů mezidruhových interakcí, v teplotě 20 °C proběhlo 18 interakčních pokusů a u teploty 24 °C bylo provedeno 19 mezidruhových pokusů.

Spárování raci byli umístěni do oválných experimentálních arén (60 x 40 x 25 cm) obsahující 10 litrů odstáté kohoutkové vody. Po celé ploše dna bylo rovnoměrně rozmístěno 0,5 litru jemného písku. Na pískem pokryté dno byly umístěny dva průhledné plastové úkryty se svrchním otvorem (Příloha č. 2) pro vložení raků. Raci byli vrchním otvorem vypuštěni do úkrytů v připravených nádržích (Příloha č. 3) s vytemperovanou vodou. V úkrytech probíhala aklimatizace raků po dobu 10 minut tak, aby nedocházelo k žádným vzájemným interakcím. Po 10 minutách byly odstraněny z nádrží úkryty. Od tohoto okamžiku byly po dobu 30 minut kamerou

zaznamenávány mezidruhové interakce. Během této doby bylo zamezeno hluku a ruchu v místnosti s experimentálním systémem.

Po skončení pokusů byli raci vyjmuti z nádrží zpět do plastových boxů. Zároveň došlo k výměně vody. Každý jedinec byl pro experiment použit pouze jednou. Nádrže byly rozmístěny tak, aby nedošlo k vzájemnému ovlivnění raků (viz Příloha č. 4). Požadovaná teplota vody v nádržích byla dosahována pomocí klimatizačního zařízení, umístěného v experimentální místnosti, tak aby odpovídala testované skupině raků. Teplota vody byla měřena lihovým teploměrem. Nad arénami byly nainstalovány videokamery typu Sony HDR-CX240, Sony, Japonsko (Příloha č. 5).

Následně byly vizuálně vyhodnoceny 30 minutové záznamy. Posouzení a hodnocení mezidruhových interakcí bylo modifikováno dle metodiky Karavanich a Atema, (1998) (viz Tabulka č. 1).

Tabulka č. 1: Označení a popis hodnocených interakcí.

Označení	Interakce	Popis interakce
-2	Únik	Rychlá chůze dozadu/pryč, únik/úskok kmitáním ocasu.
-1	Vyhýbání se	Pomalá chůze dozadu/pryč, odvrácení od protivníka.
0	Bez aktivity	Raci odděleni a bez aktivního pohybu.
A	Aktivita	Aktivní pohyb bez interakcí.
1	Aktivita do vzdálenosti jedné délky těla raka (bez fyzického kontaktu)	Pomalé přibližování k soupeři. Otočení směrem k soupeři. Pronásledování soupeře. Tváří v tvář soupeři.
2	Výhrušné chování (bez fyzického kontaktu)	Zvednutí přední části těla. Zvednutí klepet nahoru. Tleskání klepety.
3	Fyzický kontakt (klepeta nebyla použita k uchopení soupeře)	Dotek anténami. Dotek/tlačení klepety. Boxování klepety. Cvakání/střihání klepety.
4	Fyzický kontakt (klepeta použita k uchopení soupeře)	Uchopení soupeře klepety.
5	Neomezené použití	Nejvyšší stupeň agresivity.

	klepet	Neomezené agresivní chování, zatímco se soupeř nebrání.
--	--------	---

#### 4.4 Analýza dat

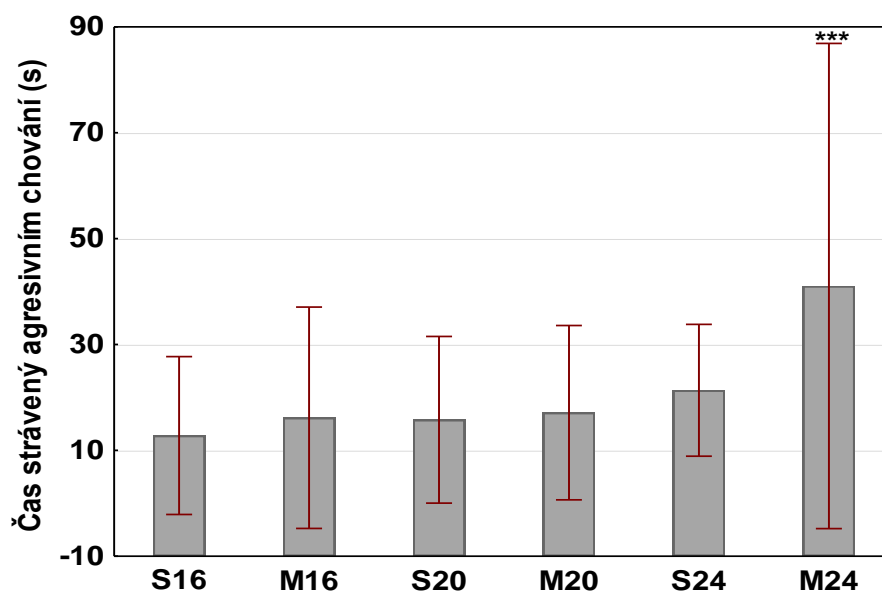
Získané videozáznamy byly vyhodnoceny pomocí vizuální analýzy dle výše uvedené metodiky (Tab. 1). Zaznamenávány byly především jednotlivé typy agresivních či pasivních až útěkových reakcí raků a doby trvání uvedených typů chování.

Statistické vyhodnocení dat bylo provedeno v programu Statistica 12.0, Tulsa, USA. Pro kontrolu normality dat výsledků mezidruhových interakcí byl použit Kolmogorov-Smirnovův test. Celková hodnota interakcí a celková doba trvání interakcí byly testovány Kruskal-Wallisovým testem následovaným vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin pro posouzení rozdílu mezi teplotními režimy daných skupin. Nulová hypotéza byla ve všech testech tohoto experimentu zamítnuta na hladině  $\alpha = 0,05$ .

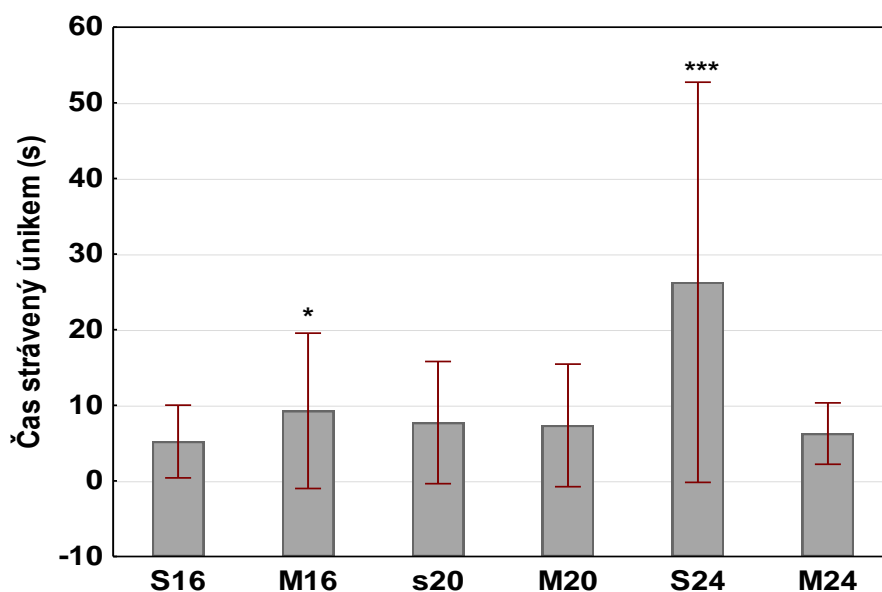
## 5. Výsledky

### 5.1 Rak signální vs. rak mramorovaný

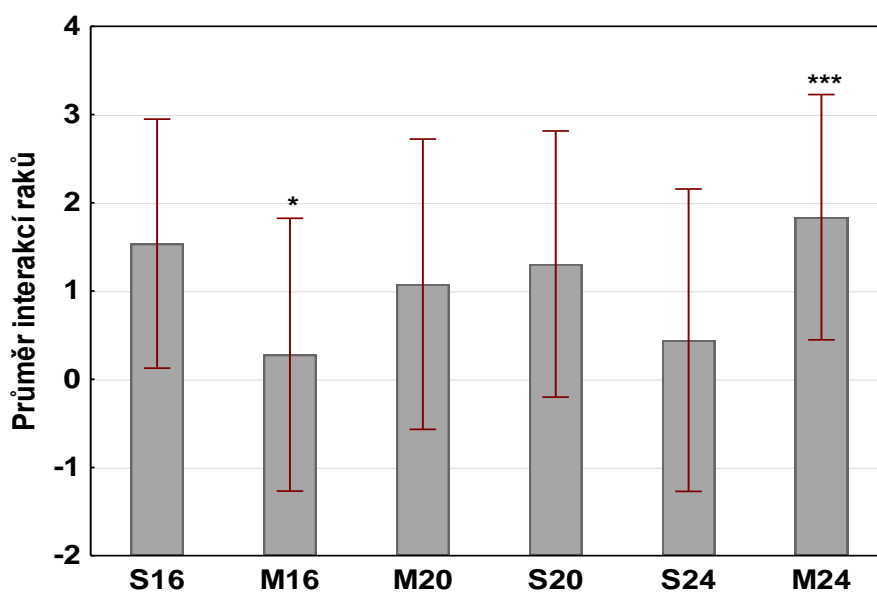
Během mezidruhových interakcí v teplotách 16 a 20 °C nebyly pozorovány rozdíly ( $P > 0,05$ ) mezi časem stráveným přímými souboji. Viditelná signifikance nastala až v nejvyšší teplotě, kdy zástupci raka mramorovaného významně prodlužovali souboje (Obrázek č. 7). Zatímco vyšší únikové reakce ( $P < 0,05$ ) byly zaznamenány především u raka signálního, rovněž v teplotě 24 °C (Obrázek č. 8). Ostatní skupiny pozorované ve střední a nejnižší teplotě nevykazovaly žádné signifikantní rozdíly. Testované dyády byly podrobeny také testování hodnoty interakcí (Obrázek č. 9). Výsledky ukázaly, že v nejnižší teplotě je dominantní rak signální ( $P < 0,05$ ), s rostoucí teplotou prostředí se ovšem tato dominance snižuje (20 °C =  $P > 0,05$ ) a v nejvyšší teplotě dominance raka signálního klesá na rozdíl od raka mramorovaného ( $P < 0,05$ ).



Obrázek č. 7: Grafická analýza doby setrvání v přímých interakcích raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. S16 – rak signální v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; S20 – rak signální v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; S24 – rak signální v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \*\*\* – signifikance mezi skupinou S24 a M24. Průměr ± SD.



Obrázek č. 8: Grafická analýza doby setrvání v únikových reakcích raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. S16 – rak signální v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; S20 – rak signální v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; S24 – rak signální v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \* – signifikance mezi skupinou S16 a M16; \*\*\* – signifikance mezi skupinou S24 a M24. Průměr ± SD.

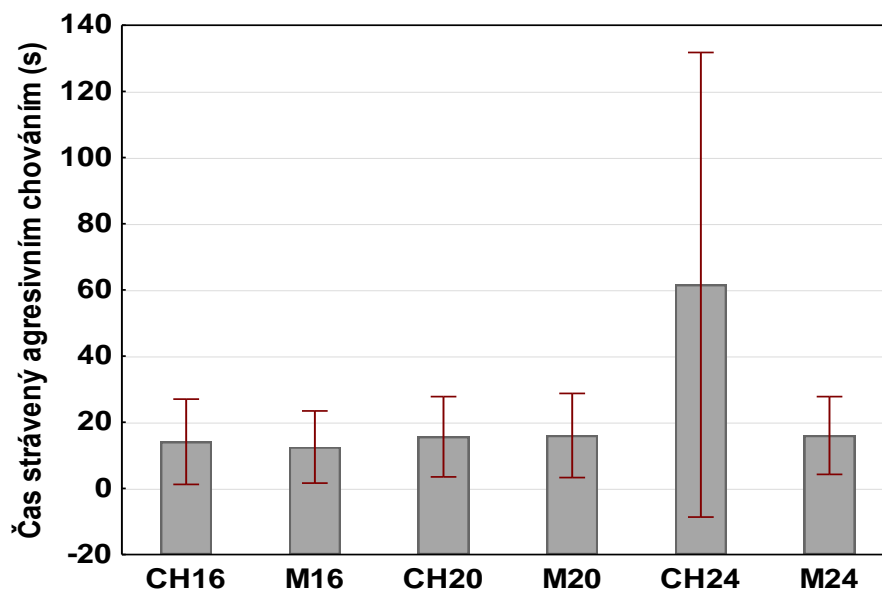




**Obrázek č. 9: Grafická analýza průměru interakcí provedených zástupci druhu raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách.** S16 – rak signální v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; S20 – rak signální v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; S24 – rak signální v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \* – signifikance mezi skupinou S16 a M16; \*\*\* – signifikance mezi skupinou S24 a M24. Průměr ± SD.

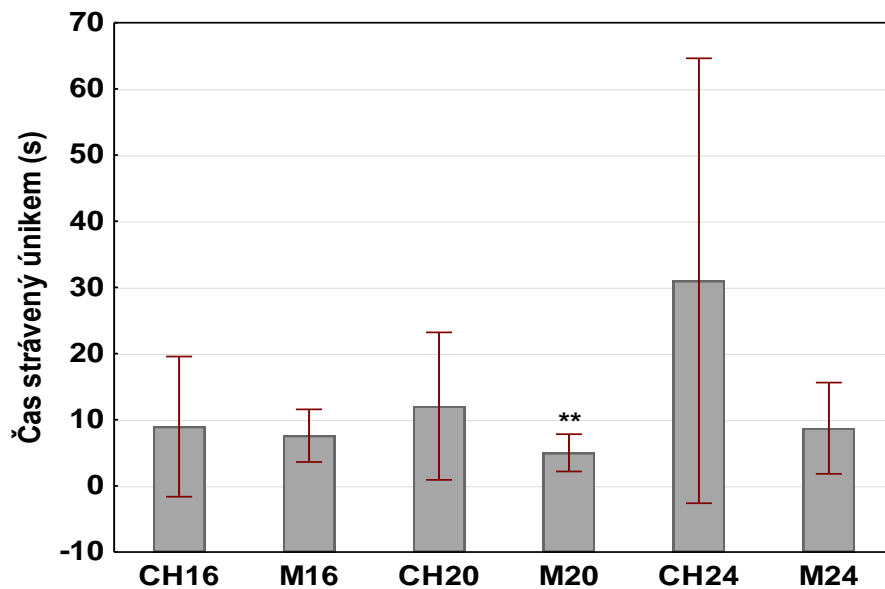
## 5.2 Rak pruhovaný vs. rak mramorovaný

V čase stráveném během mezidruhových přímých interakcí nebyl zaznamenán signifikantní rozdíl ( $P > 0,05$ ) u všech pokusných teplot. Avšak jedinci raka pruhovaného strávili signifikantně více času únikovými reakcemi (Obrázek č. 11) ve střední teplotě (20 °C =  $P < 0,05$ ). Během nízké (16 °C) a vysoké teploty (24 °C) tento rozdíl nebyl prokázán ( $P > 0,05$ ). Z výsledků porovnání všech interakcí (Obrázek č. 12) je patrná dominance raka mramorovaného v nízké a zejména pak ve střední teplotě ( $P < 0,05$ ). V teplotě 24 °C nebyla prokázána dominance konkrétního druhu ( $P > 0,05$ ).

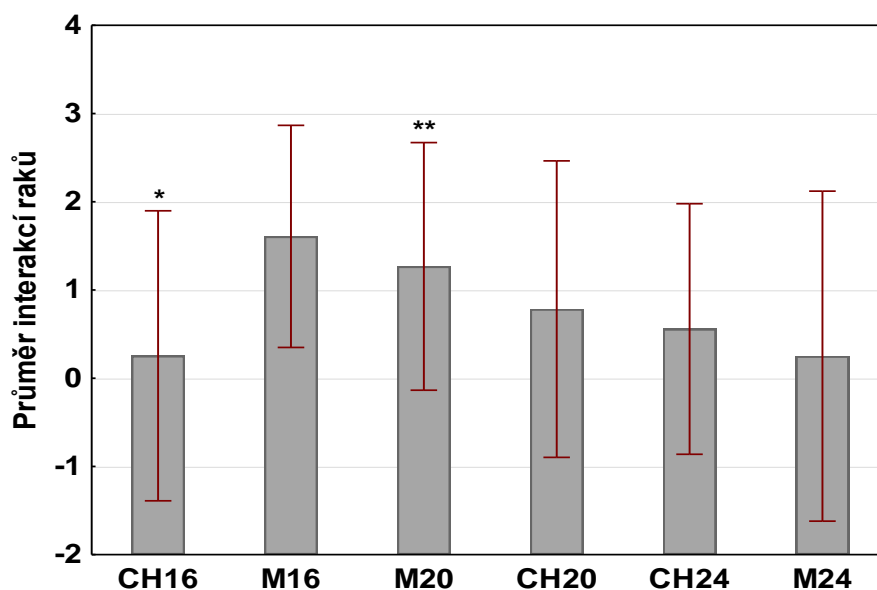


**Obrázek č. 10: Grafická analýza doby setrvání v přímých interakcích raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*)**

ve **třech rozdílných teplotách**. CH16 – rak pruhovaný v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; CH20 – rak pruhovaný v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; CH24 – rak pruhovaný v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. Průměr ± SD.



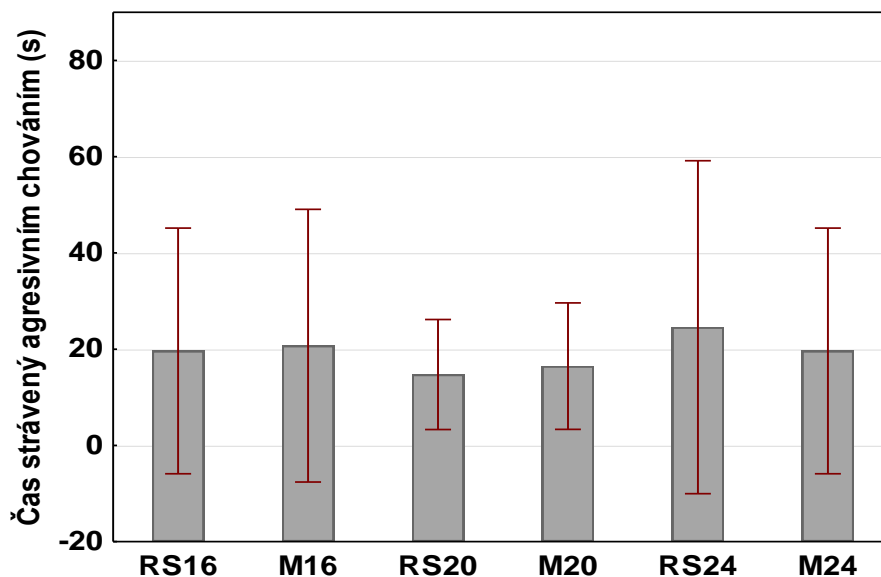
**Obrázek č. 11: Grafická analýza doby setrvání v únikových reakcích raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách.** CH16 – rak pruhovaný v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; CH20 – rak pruhovaný v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; CH24 – rak pruhovaný v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \*\* – signifikance mezi skupinou CH20 a M20. Průměr ± SD.



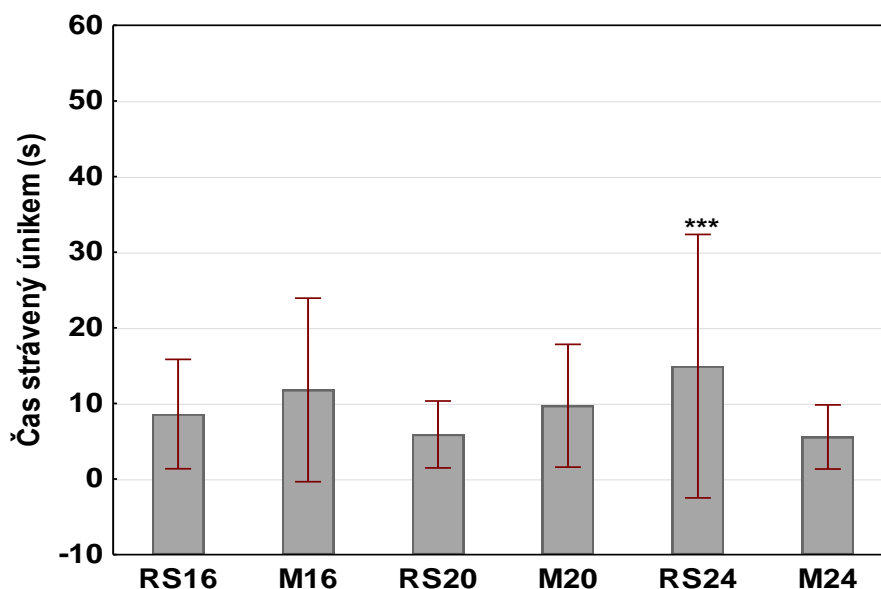
**Obrázek č. 12: Grafická analýza průměru interakcí provedených zástupci druhu raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. CH16 – rak pruhovaný v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; CH20 – rak pruhovaný v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; CH24 – rak pruhovaný v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \* – signifikance mezi skupinou CH16 a M16; \*\* – signifikance mezi skupinou CH20 a M20. Průměr ± SD.**

### 5.3 Rak červený vs. rak mramorovaný

Během přímých mezidruhových interakcí u všech testovaných teplot nebyla prokázána zvýšená míra agrese konkrétního druhu ( $P > 0,05$ ). Jedinci raka červeného strávili v nejvyšší teplotě významně delší ( $24\text{ °C} = P < 0,05$ ) dobu v únikových interakcích (Obrázek č. 14). U ostatních skupin porovnávaných v teplotách 16 a 20 °C nebyla zaznamenána signifikance v čase stráveném únikovými reakcemi ( $P > 0,05$ ). Porovnání všech interakcí ukázalo, že rak červený dominoval nad rakem mramorovaným v teplotách 16 a 20 °C (Obrázek č. 15). Naopak v nejvyšší teplotě (24 °C) nebyla prokázána dominance konkrétního druhu ( $P > 0,05$ ), avšak rak mramorovaný byl konkurenceschopným soupeřem pro raka červeného.

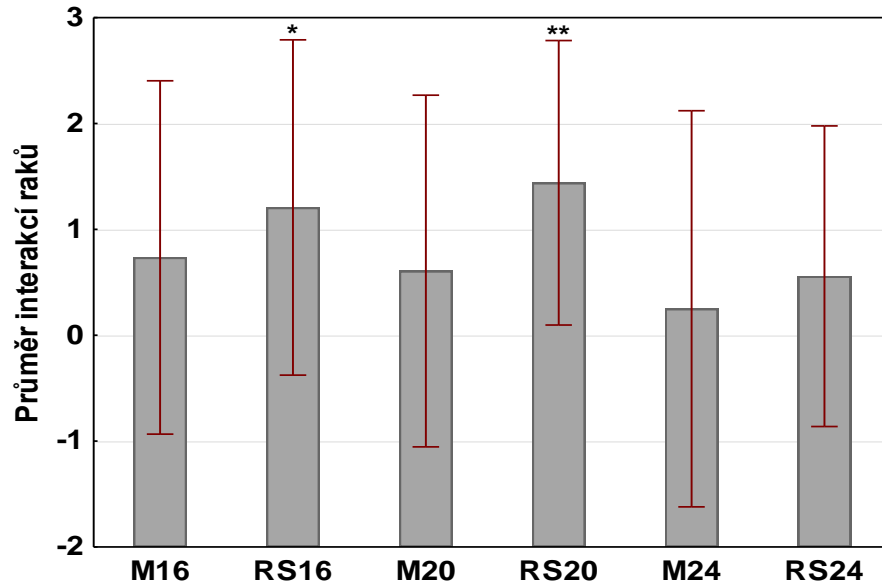


Obrázek č. 13: Grafická analýza doby setrvání v přímých interakcích raka červeného (*Procambarus clarkii*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. RS16 – rak červený v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; RS20 – rak červený v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; RS24 – rak červený v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. Průměr ± SD.



Obrázek č. 14: – Grafická analýza doby setrvání v únikových reakcích raka červeného (*Procambarus clarkii*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. RS16 – rak červený v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; RS20 – rak červený v teplotě 20 °C; M20 – rak

mramorovaný v teplotě 20 °C; RS24 – rak červený v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \*\*\* – signifikance mezi skupinou RS24 a M24. Průměr ± SD.



**Obrázek č. 15: Grafická analýza průměru interakcí provedených zástupci druhu raka červeného (*Procambarus clarkii*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*) ve třech rozdílných teplotách. RS16 – rak červený v teplotě 16 °C; M16 – rak mramorovaný v teplotě 16 °C; RS20 – rak červený v teplotě 20 °C; M20 – rak mramorovaný v teplotě 20 °C; RS24 – rak červený v teplotě 24 °C; M24 – rak mramorovaný v teplotě 24 °C. \* – signifikance mezi skupinou RS16 a M16; \*\* – signifikance mezi skupinou RS20 a M20. Průměr ± SD.**

## 6. Diskuze

V minulosti došlo k početným invazím nepůvodních druhů. Často jsou tyto druhy dispergovány díky antropogenním vlivům. Zejména na území Evropy byly introdukovány ve velkých počtech nepůvodní druhy raků za účelem využití v akvakultuře či v akvaristických chovech. Často však docházelo k únikům nebo záměrnému vysazování těchto druhů. V důsledku těchto introdukcí došlo k vytvoření ustálených populací nepůvodních raků ve vodních ekosystémech, kde začaly ovlivňovat původní a endemické druhy, stejně jako fungování těchto ekosystémů. Díky negativním vlivům se staly druhy invazními. Mezi invazní druhy raků jsou řazeny především severoamerické druhy, které mimo jiné přenáší nemoc račí mor, která představuje vysoké riziko pro evropské druhy raků, zejména pro raka říčního a raka kamenáče (Holdich a kol., 2006; Holdich a kol., 2009; Kozák a kol., 2014). Nedávno byl v Evropě také zaznamenán výskyt raka mramorovaného, který je schopen rozmnožovat se partenogeneticky. V současné době je velice diskutovaným téma zvyšování teplotního gradientu v důsledku změn klimatu. Takové změny by mohly usnadnit šíření termofilních druhů raků do nových oblastí (Walther a kol., 2009). V souvislosti s klimatickými změnami, Capinha a kol., (2013) upozorňují na možný úbytek vhodných lokalit pro původní evropské raky a překrytí areálů výskytu s invazními druhy raků. Několik studií v minulých letech studovalo dopady rozšíření nepůvodních druhů raků (např. Bergman a Moore, 2003; Dorn a Wojdak, 2004, Gherardi a Daniels, 2004), avšak relativně málo studií porovnávalo konkurenceschopnost mezi invazními raky (např. Fořt a kol., 2019; Hossain a kol., 2019; Hossain a kol., 2020). To byl jeden z důvodů vypracování této práce. Cílem experimentu diplomové práce tak bylo porovnání konkurenceschopnosti raka mramorovaného vůči dalším invazním druhům raků v závislosti na teplotě vody, které by objasnilo úspěšnost jejich šíření.

Bergman a Moore, (2003) uvádí, že vnější a vnitřní faktory ovlivňují vnitrodruhovou i mezidruhovou agresi a mohou potenciálně změnit agonistické chování. Vliv vnějšího faktoru byl pozorován i v této DP. Teplota vody prokazatelně ovlivnila agresivitu a konkurenceschopnost raka mramorovaného vůči ostatním druhům raků. Agonistické chování raků je základním aspektem v kompeticích o zdroje, úkryt, a také při výběru partnera pro reprodukci (Kubec a kol., 2019). Zároveň byla u raků prokázána vyšší preference úkrytů oproti potravnímu zdroji. Když jsou zápas v přírodě

porovnávány s laboratorními souboji, jsou ty v přírodě kratší a méně intenzivní. Laboratorní studie však ukazují základní dynamiku soubojů.

Chuchol a kol., (2010) pozorovali sympatrický výskyt raka mramorovaného a raka pruhovaného v malém jezírku v povodí horního Rýna u Freiburgu (Německo). Byla hodnocena relativní početnost a distribuce obou druhů raků. Oba druhy dosáhly srovnatelné, střední hustoty kolem celého jezera. Rak mramorovaný převládal v mělkých a bažinatých stanovištích. Rak mramorovaný se úspěšně etabloval navzdory již existující populaci raka pruhovaného v této lokalitě, což naznačuje konkurenceschopnost raka mramorovaného vůči jiným invazním druhům, v tomto případě vůči rakovi pruhovanému. Tuto hypotézu podporují také výsledky DP, jelikož bylo zjištěno, že rak mramorovaný dokáže konkurovat raku pruhovanému a v teplotě 20 °C nad ním dokonce převládat. Ve studii Gebauera a kol., (2018) zabývající se vlivem faktorů životního prostředí na distribuci nepůvodních druhů v České republice, bylo zjištěno, že početnost bezobratlých a terestrických nepůvodních druhů úzce souvisí s průměrnou roční teplotou, zatímco úspěšnost akvatických nepůvodních druhů v České republice více ovlivňuje přítomnost velkých řek. To může vysvětlovat rozšíření raka pruhovaného v řece Labi. Pokud by došlo k zavlečení raka mramorovaného do povodí Labe, kde se rak pruhovaný vyskytuje, mohlo by docházet ke kompetici mezi těmito invazními druhy. Tuto hypotézu podporují výsledky Hossaina a kol., (2020), kteří porovnávali konkurenceschopnost mezi invazními raky *Faxonius immunis* a rakem mramorovaným. Experiment probíhal v teplotě vody 20 °C. Během agonistických interakcí bez přítomnosti úkrytů vyhrál rak mramorovaný většinu bojů proti druhu *Faxonius immunis*, ale pokud byl přítomen úkryt, nebyl zaznamenán významný rozdíl. Pokud se však v analýze s úkryty vzalo v potaz pohlaví raků, rak mramorovaný vyhrál více soubojů nad samicemi druhu *Faxonius immunis*. V nepřítomnosti úkrytu dominovali raci mramorovaní nad samicemi druhu *Faxonius immunis* v 83,3 % párování a nad samci v 60 % párování. Výsledky naznačují, že pohlaví a dostupnost zdrojů jako je například úkryt, ovlivňují agonistické chování raků. Raci mramorovaní jsou konkurenceschopným soupeřem proti druhu *Faxonius immunis*, o kterém bylo prokázáno, že dominuje nad jiným invazním druhem raka, rakem pruhovaným, v povodí řeky Rýn. Bergman a kol., (2003) dodávají, že chování raků vedoucí k započetí bojové interakce může být ovlivněno také vítězným efektem z předchozího souboje, časovým intervalem mezi souboji či chemickými signály.

Dunn a kol., (2009) hodnotili rozdíly mezi velikostmi invazního raka signálního a původního raka bělonohého v samostatných a smíšených populacích, vyskytujících se ve Velké Británii. Rak bělonohý dosahoval menšího vzrůstu v přítomnosti invazního druhu, oproti lokalitám, kde se vyskytoval jen tento druh. Naproti tomu rak signální dosahoval většího vzrůstu ve smíšených populacích oproti samotnému výskytu. Tyto výsledky naznačují, že rak bělonohý kompetičně prohrává s rakem signálním a je pravděpodobné vytlačení tohoto původního druhu. Navíc bylo zjištěno, že rak signální přenáší na raka bělonohého parazita *Thelohania contejeani*. V experimentu DP bylo zjištěno, že v nejvyšší testované teplotě (24 °C) rak mramorovaný dominoval nad rakem signálním. V teplejších přírodních stanovištích by tak mohl mít rak mramorovaný podobný negativní dopad na původní druhy, jako rak signální. Nakata a kol., (2002) testovali letální vysoké teploty pro ohrožený druh raka *Cambaroides japonicus*

a invazního raka signálního, jelikož přirozená distribuce těchto dvou druhů je často spojována s teplotní tolerancí. Aklimatizace raků probíhala v teplotě 16 °C po dobu dvou týdnů. Následně byla zvyšována teplota o 1 °C za týden. Výsledkem bylo, že nejvyšší letální teploty pro *Cambaroides japonicus* byla 27,0 °C a pro raka signálního 31,1 °C. Letální teplota pro raka signálního tak byla významně vyšší. Vzhledem k tomu, že rak signální je studenomilným druhem, výsledky potvrzují vysokou odolnost tohoto druhu. Ve studii Fořta a kol., (2019) byly porovnávány mezidruhové a vnitrodruhové interakce mezi juvenilí raka mramorovaného, raka signálního a raka ničivého. Pokus probíhal v teplotě vody 20 °C. V mezidruhových interakcích byl rak signální nejčastějším iniciátorem agresivních interakcí, a také vyhrál nejvíce soubojů proti soupeřům podobné velikosti. Naopak rak mramorovaný byl nejméně agresivní a také nejméně úspěšný v mezidruhových soubojích. Průměrný počet bojů, trvání boje a intenzita se mezi intraspecifickými a interspecifickými interakcemi významně lišily. Tyto interakce měly tendenci být výraznější u konspecifických soubojů. V mezidruhových pokusech mezi rakem mramorovaným a rakem signálním, které byly rovněž součástí DP, nebyla při teplotě prokázána dominance raka signálního v teplotě 20 °C. Rak signální dominoval v teplotě 16 °C a rak mramorovaný při teplotě 24 °C. V DP však byli testováni dospělci těchto druhů. Je tedy možné, že úspěšnost mezidruhových kompetic raků je ovlivněna nejen teplotou, ale také věkem jedince. Toto tvrzení podporuje studie Hossaina a kol., (2019), ve které byly pozorovány agonistické interakce mezi rakem červeným a rakem mramorovaným. Pokusy probíhaly



rovněž v teplotě vody 20 °C. V experimentálních pokusech juvenilové i dospělci raka mramorovaného častěji dominovali nad rakem červeným, rovněž vyhráli výrazně více bojů. Juvenilové raka červeného projevovali větší aktivitu v soubojích než dospělci tohoto druhu. Dominance dospělců raka mramorovaného nad dospělými samicemi raka červeného byla prokázána ve všech dyádách. Nad dospělými samci raka červeného dominovali dospělci raka mramorovaného v 60 % párování. Ve více než 75 % párování dominovali juvenilové raka mramorovaného. Bylo tak prokázáno, že pohlaví a věk ovlivňují agonistické chování u raků. Při teplotě 20 °C naopak výsledky DP naznačují dominanci raka červeného nad rakem mramorovaným. Konkurenceschopnost raka mramorovaného byla pozorována až při teplotě vody 24 °C, ve které navíc rak červený strávil prokazatelně více času v únikových reakcích. Gherardi a Daniels, (2004) studovali agresivitu a kompetici o úkryt mezi invazním rakem červeným a původním druhem raka *Procambarus acutus*. Rak červený byl agresivnější a dominoval nad původním druhem raka. V kompetici o úkryt rak červený vytlačoval původní druh, ač sám poté úkryt nevyužil. Vzhledem ke konkurenceschopnosti raka mramorovaného vůči rakovi červenému v nejvyšší testované teplotě (24 °C), v teplejších lokalitách lze u raka mramorovaného očekávat podobný negativní vliv na původní druhy, jaký byl pozorován u raka červeného. Veselý a kol., (2015) testovali vliv teplotních změn na teplomilné invazní raky, raka mramorovaného, raka červeného, raka ničivého a raka červenoklepetého. Raci byli aklimatizováni a následně uchováváni po dobu šest a půl měsíce v teplotách simulujících zimní teplotní režim lentických ekosystémů v mírném pásmu Evropy. Bylo zjištěno, že rak mramorovaný, rak červený a rak ničivý jsou schopni přežít zimní teploty. Raci byli vystaveni nejnižším teplotám 2 až 3 °C. Nejodolnější byl rak červený, následně rak ničivý a rak mramorovaný. U raka červenoklepetého byla zaznamenána nejnižší tolerance z těchto druhů vůči nízkým teplotám. Odolnost raka červeného vůči nízkým teplotám by mohla vysvětlovat dominanci raka červeného nad rakem mramorovaným při nízkých (16 °C) a středních (20 °C) teplotách, která byla zjištěna v této DP.

Farhadi a kol., (2018) testovali vliv různých inkubačních teplot a časů na uvolňování spermií raka bahenního. Jak teplota, tak i čas významně ovlivnily extrakci spermií. Vysoké inkubační teploty způsobily pokles počtu získaných spermií. Naopak nejvíce spermií bylo získáno při teplotě 23 °C po dobu inkubace čtyř hodin, což potvrzuje významnost teploty také v souvislosti s mírou reprodukční úspěšnosti.

Ve studii zabývající se líhnivostí a embryogenezí raka mramorovaného v podmínkách bez vody, Guo a kol., (2019) navíc zjistili, že rak mramorovaný je schopen líhnutí, dosažení 3. fáze embryonálního vývoje a rané fáze postembryonálního vývoje i v podmínkách bez vody, pouze s vysokou vlhkostí vzduchu. Postembryonální vývoj byl zastaven v nepřítomnosti vody a po opětovném ponoření byl úspěšně obnoven. Tento druh je tak pravděpodobně schopen přežít a dokonce se úspěšně reprodukovat i ve vysychajících lokalitách.

Dorn a Wojdak (2004) studovali vliv raků *Faxonius virilis* na společenstva rybníků. Raci v rybnících predovali na jikrách ryb, což ovlivnilo počet vylíhnutých ryb. Nepřímo tak došlo k ovlivnění biomasy zooplanktonu, která se zvýšila. Rovněž došlo k predaci bezobratlých živočichů, řas a devastaci makrofyt. Vliv omnivorních raků na litorální společenstva může mít negativní následky, jelikož rostlinná biomasa poskytuje stanoviště dalším organismům. Výsledky této studie naznačují, že raci mohou mít zásadní přímý a nepřímý vliv na společenstva rybníků včetně litorální částí, prostřednictvím potravních sítí. Tyto výsledky podporuje zjištění Liptáka a kol., (2019), kteří studovali trofickou ekologii raka mramorovaného v lentických ekosystémech. Řasy a detritus byly identifikovány jako důležitější zdroje potravy pro raka mramorovaného, než zoobentos a makrofyta. Kromě toho bylo shledáno, že rak mramorový je důležitým zdrojem potravy pro dravé druhy ryb, zatímco pro omnivorní ryby představoval jen okrajový zdroj potravy.

Lze tak shrnout, že rak mramorovaný je vysoce adaptabilní a odolný druh, který dokáže konkurovat ostatním invazním druhům raků v závislosti na teplotě. Díky vysoké plodnosti, krátké době dospívání, schopnosti partenogenetického rozmnožování a zásadnímu vlivu na trofické úrovně vodních ekosystémů, představuje značné riziko pro původní a endemické druhy.

## 7. Závěr

Cílem této diplomové práce bylo zhodnocení konkurenceschopnosti raka mramorovaného vůči invazním severoamerickým druhům, rakovi červenému, rakovi signálnímu a rakovi pruhovanému v závislosti na teplotě vody. Tyto invazní druhy raků byly pro studii zvoleny, jelikož v minulosti byl prokázán jejich negativní dopad na ekosystémy a původní druhy, zejména původní raky, v nepůvodních oblastech svého výskytu. Do nepůvodních oblastí svého výskytu byly často záměrně vysazovány či unikly z akvakultury nebo akvariijních chovů. Výsledky práce tak mohou objasnit míru úspěšnosti raka mramorovaného v nepůvodních oblastech výskytu v závislosti na teplotě prostředí. Výskyt tohoto druhu byl v nedávné době prokázán také ve volných vodách v České republice. Zvyšující se teplota prostředí v souvislosti s klimatickými změnami by mohla rakovi mramorovanému umožnit přezimování v lokalitách, kde dříve tento druh nemohl existovat. Překrytí areálu výskytu s původními raky České republiky, rakem říčním a rakem kamenáčem, by tak mohlo představovat značné riziko pro tyto původní studenomilné druhy raků.

Výsledky ukazují, že rak mramorovaný strávil více času agresivním chováním v teplotě 24 °C než rak signální. V teplotách 16 a 20 °C nebyl shledán prokazatelný rozdíl v čase stráveném v agresivních interakcích. Lze konstatovat, že rak signální je v teplejších podmínkách agresivnějším druhem než rak signální. Rak signální strávil významně více času únikovými reakcemi v teplotě 24 °C. Ve stejné teplotě je rak mramorovaný zároveň agresivnější, což prokazatelně ukazuje dominanci raka mramorovaného ve vyšších teplotách vody. Z výsledků vyhodnocení všech interakcí vyplývá, že rak signální dominuje v teplotě 16 °C. V chladnějším prostředí tak lze očekávat menší konkurenceschopnost raka mramorovaného vůči raku signálnímu. V teplotě 20 °C nebyly v žádném z pokusů shledány významné rozdíly mezi rakem mramorovaným a rakem signálním. V této teplotě je tedy rak mramorovaný schopen konkurence.

Vyhodnocení všech interakcí mezi rakem mramorovaným a rakem pruhovaným ukázalo, že rak mramorovaný dominuje v teplotách 16 °C a 20 °C. Navíc rak pruhovaný v teplotě 20 °C strávil více času v únikových reakcích. Během interakcí v teplotě 24 °C nebyl nalezen rozdíl mezi těmito druhy. Tyto výsledky prokazují vysokou adaptabilitu

raka mramorovaného a schopnost konkurovat studenomilnému rakovi pruhovanému v nízkých i vysokých teplotách.

Vyhodnocení všech interakcí mezi rakem červeným a rakem mramorovaným prokázalo dominanci raka červeného nad rakem mramorovaným v teplotách 16 a 20 °C. Z toho vyplývá, že rak mramorovaný není v chladnějším prostředí schopen konkurovat rakovi červenému. Vyhodnocení všech interakcí zároveň neprokázalo signifikantní rozdíl mezi rakem mramorovaným a rakem červeným v teplotě 24 °C. V této teplotě však strávil rak červený významně více času v únikových reakcích. Tyto výsledky ukazují schopnost konkurence raka mramorovaného vůči rakovi červenému ve vysokých teplotách vody.

Závěrem lze konstatovat, že teplota významně ovlivnila konkurenceschopnost a agonistické chování raka mramorovaného v mezidruhových interakcích. Díky tomu, že je rak mramorovaný konkurenceschopným soupeřem proti invazním a pro ekosystém nebezpečným druhům, může představovat riziko, jak pro původní faunu raků, tak i pro sladkovodní ekosystémy celkově. Zvyšující se teplota prostředí navíc může usnadnit tomuto teplomilnému rakovi šíření do nových oblastí a zároveň umožnit přezimování v těchto oblastech. K objasnění je však nutné uskutečnit další studie, které by porovnávaly konkurenceschopnost raka mramorovaného nejen v závislosti na teplotě, ale také v kombinaci s jinými faktory, jako je například kompetice o úkryt či potravu. Zároveň je nutné a žádoucí zamezení úniků či záměrným vysazováním (např. chovateli raků) invazních druhů raků do volných vod a eradikovat tyto druhy z nepůvodních oblastí výskytu, pokud je to možné.

## 8. Přehled použité literatury

- Abrahamsson, S. A. A. 1966. Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus* Linné. *Oikos*, 17, 96-107.
- Abrahamsson, S. A. A. 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 22, 373-380.
- Abrahamsson, S. A. A., Goldman, C. R. 1970. Distribution, density and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in Lake Tahoe, California - Nevada. *Oikos*, 21, 83-91.
- Ackefors, H. E. G. 2000. Freshwater crayfish farming technology in the 1990s: a European and global perspective. *Fish and Fisheries*, 1, 337-359.
- Anastácio, P. M., Correia, A. M., Menino, J. P., Martins da Silva, L. 2005. Are rice seedlings affected by changes in water quality caused by crayfish? *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 41, 1-6.
- Aquiloni, L., Becciolini, A., Berti, R., Porciani, S., Trunfio, C., Gherardi, F. 2009. Managing invasive crayfish: use of X-ray sterilisation of males. *Freshwater Biology*, 54, 1510-1519.
- Aquiloni, L., Martín, M. P., Gherardi, F., Diéguez-Uribeondo, J. 2011. The North American crayfish *Procambarus clarkii* is the Carrar of the oomycete *Aphanomyces astaci* in Italy. *Biological Invasions*, 13, 359-367.
- Arce, J. A., Alonso, F. 2011. Factors related to the presence of the *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) species complex in calcareous mountain rivers in central Spain. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 25.
- Arrignon, J. C. V. 1996. Status of foreign crayfish in France. *Freshwater Crayfish*, 11, 665-670.
- Barbaresi, S., Gherardi, F. 2000. The invasion of the alien crayfish *Procambarus clarkii* in Europe, with particular reference to Italy. *Biological Invasions*, 2, 259-264.
- Benabid, M., Khodari, M. 2000. Status of *Astacus astacus* in Moroccan aquatic ecosystems. *Crayfish News*, 22, 8-10.
- Beran, L., Petrusek, A. 2006. First record of the invasive spine-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Cambaridae) in the Bohemian Forest (South Bohemia, Czech Republic). *Siva Gabreta*, 12, 143-146.
- Bergman, D. A., Kozlowski, C. P., McIntyre, J. C., Huber, R., Daws, A. G., Moore, P. A. 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour*, 140, 805-825.
- Bergman, D. A., Moore, P. A. 2003. Field Observations of Intraspecific Agonistic Behavior of Two Crayfish Species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in Different Habitats. *The Biological Bulletin*, 205, 26-35.
- Bohl, E. 1988. Comparative studies on crayfish brooks in Bavaria (*Astacus astacus* L., *Austropotamobius torrentium* Schr.). *Freshwater Crayfish*, 7, 287-294.

- Bramard, M., Demers, A., Trouilhe, M. C., Bachelier, E., Dumas, J. C., Fournier, C., Broussard, E., Robin, O., Souty-Groset, C., Grandjean, F. 2006. Distribution of indigenous and non-indigenous crayfish populations in the Poitou-Charentes region (France): evolution over the past 25 years. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 380-381, 857-866.
- Brinck, P. 1977. Developing crayfish populations. *Freshwater Crayfish*, 3, 211-228.
- Bubb, D. H., Lucas, M. C., Thom, T. J. 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology*, 49, 357-368.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P. 2011. A successful crayfish invader uses facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE*, 6, e20281.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P. 2010a. Moulting and growth in relation to form alternativ of male spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus*. *Zoological Studies*, 49, 28-38.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P. 2010b. Intra-sex dimorphism in crayfish females. *Zoology*, 113, 301-307.
- Buřič, M., Kozák, P., Kouba, A. 2009. Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary. *Fundamental and Applied/Archiv für Hydrobiologie*, 174, 329-337.
- Capinha, C., Anastácio, P. 2011. Assessing the environmental requirements of invaders using ensembles of distribution models. *Diversity and Distributions*, 17, 13-24.
- Capinha, C., Anastácio, P., Tenedório, J. A. 2012. Predicting the impact of climate change on the invasive decapods of the Iberian inland waters: an assessment of reliability. *Biological Invasions*, 14, 1737-1751.
- Capinha, C., Larson, E. R., Tricarico, E., Olden, J. D., Gherardi, F. 2013. Effects of climate change, invasive species, and disease on the distribution of native European crayfishes. *Conservation Biology*, 27, 731-740.
- Carral, J. M., Celada, J. D., González, J., Sáez-Royuela, M., Gaudioso, V. R., Fernández, R., López-Baïsson, C. 1993. Wild freshwater crayfish populations in Spain: current status and perspective. *Freshwater Crayfish*, 9, 158-162.
- Cerenius, L., Söderhäll, K. 1992. Crayfish diseases and crayfish as vectors for important disease. *Finnish Fisheries Research*, 14, 125-133.
- Correia, A. M., Anastácio, P. M. 2008. Shifts in aquatic macroinvertebrate biodiversity associated with the presence and size of an alien crayfish. *Ecological Research*, 23, 729-734.
- Correia, A. M., Ferreira, O. 1995. Burrowing behavior of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda, Cambaridae) in Portugal. *Journal of Crustacean Biology*, 15, 248-257.

- Costantini, M. L., Carlino, P., Calizza, E., Careddu, G., Cicala, D., Caputi, S. S., Fiorentino, F., Rossi, L. 2018. The role of alien fish (the centrarchid *Micropterus salmoides*) in lake food webs highlighted by stable isotope analysis. *Freshwater Biology*, 63, 1130-1142.
- Cruz, M. J., Segurado, P., Sousa, M., Rebelo, R. 2008. Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *The Herpetological Journal*, 18, 197-204.
- Cumberlidge, N., Ng, P. K. L., Yeo, D. C. J., Magalhães, C., Campos, M. R., Alvarez, F., Naruse, T., Daniels, S. R., Esser, L. J., Attipoe, F. Y. K., Clotilde-Ba, F. L., Darwall, W., McIvor, A., Baillie, J. E. M., Collen, B., Ram, M. 2009. Freshwater crabs and the biodiversity crisis: Importance, threats, status, and conservation challenges. *Biological Conservation*, 142, 1665-1673.
- Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., Brown, J. H., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Thompson, K., Pickett, S. T. A., Stromberg, J. C., Del Tredici, P., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, J. P., Mascaro, J., Briggs, J. C. 2011. Don't judge species on their origins. *Nature*, 474, 153-154.
- De Moor, I. 2002. Potential impacts of alien freshwater crayfish in South Africa. *African Journal of Aquatic Science*, 27, 125-139.
- Demers, A., Souty-Grosset, C., Trouilhé, M. C., Füreder, L., Renai, B., Gherardi, F. 2006. Tolerance of free European native species of crayfish to hypoxia. *Hydrobiologia*, 560, 425-432.
- Dorn, N. J., Trexler, J. C. 2007. Crayfish assemblage shifts in a large drought-prone wetland: the roles of hydrology and competition. *Freshwater Biology*, 52, 2399-2411.
- Dorn, N. J., Violin, J. C. 2009. Resistance of crayfish (*Procambarus* spp.) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society*, 28, 766-777.
- Dorn, N. J., Wojdak, J. M. 2004. The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia*, 140, 150-159.
- Dunn, J. C., McClymont, H. E., Christmas, M., Dunn, A. M. 2009. Competition and parasitism in the native White Clawed Crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. *Biological Invasions*, 11, 315-324.
- Ďuriš, Z., Drozd, P., Horká, I., Kozák, P., Polícar, T. 2006. Biometry and demography of the invasive crayfish *Orconectes limosus* in the Czech Republic. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 380-381, 1215-1228.
- Ďuriš, Z., Horká, I. 2007. První nález invazního raka pruhovaného *Orconectes limosus* (Rafinesque) na území Moravy a Slezska v ČR. *Časopis Slezského Muzea, Opava*, 1, 49-52.

- Ďuriš, Z., Kozák, P., Polícar, T., Theimer, J. 2001. Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium* (Schrank) v České republice. Časopis Slezského Zemského Muzea, Opava, 50, 85-93.
- Ehrenfeld, J. G. 2010. Ecosystem Consequences of Biological Invasions. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 41, 59-80.
- Faller, M., Maguire, I., Klobučar, G. 2006. Annual activity of the noble crayfish (*Astacus astacus*) in the Orljava River (Croatia). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 383, 23-39.
- Farhadi, A., Harlioğlu, M. M., Gür, S., Acısu, T. C. 2018. Optimization of the incubation time and temperature for spermatozoa extraction in freshwater crayfish *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823). Animal Reproduction Science, 193, 153-157.
- Filipová, L., Lieb, D. A., Grandjean, F., Petrusek, A. 2011. Haplotype variation in the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*: colonization of Europe and genetic diversity of native stock. Journal of the North American Benthological Society, 30, 871-881.
- Fischer, D., Bádr, V., Vlach, P., Fischerová, J. 2004. Nové poznatky o šíření raka kamenáče v Čechách. Živa, 2, 79-81.
- Fořt, M., Hossain, M. S., Kouba, A., Buřič, M., Kozák, P. 2019. Agonistic interactions and dominance establishment in three crayfish species non-native to Europe. Limnologica, 74, 73-79.
- Füreder, L., Edsman, L., Holdich, D. M., Kozák, P., Machino, Y., Pöckl, M., Renai, B., Reynolds, J. D., Schulz, H., Schulz, R., Sint, D., Taugbøl, T., Trouilhé, M. C. 2006. Indigenous crayfish habitat and threats. In: Souty-Groset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P. (Eds), Atlas of Crayfish in Europe. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 25-48 s.
- Galil, B. S., Nehring, S., Panov, V. 2007. Waterways as invasion highways-impact of climate change and globalization. Biological Invasions, 193, 59-74.
- Gebauer, R., Divíšek, J., Buřič, M., Večeřa, M., Kouba, A., Drozd, B. 2018. Distribution of alien animal species richness in the Czech Republic. Ecology and Evolution, 8, 4455-4464.
- Gherardi, F., Acquistapace, P. 2007. Invasive crayfish in Europe: the impact of *Procambarus clarkii* on the littoral community of a Mediterranean lake. Freshwater Biology, 52, 1249-1259.
- Gherardi, F., Cioni, A. 2004. Agonism and interference competition in freshwater decapods. Behaviour, 141, 1297-1324.
- Gherardi, F., Daniels, W. H. 2004. Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. Canadian Journal of Zoology, 82, 1923-1932.
- Gherardi, F., Lazzara, L. 2006. Effect of the density of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) on pelagic and surface microalgae in Mediterranean wetland. Archiv für Hydrobiologie, 165, 401-414.



- Guo, W., Kubec, J., Veselý, L., Hossain, M. S., Buřič, M., McClain, R., Kouba, A. 2019. High air humidity is sufficient for successful egg incubation and early post-embryonic development in the marbled crayfish (*Procambarus virginalis*). *Freshwater Biology*, 64, 1603-1612.
- Gutiérrez-Yurrita, P. J., Sancho, G., Bravo, M. Á., Baltanás, Á., Montes, C. 1998. Diet of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in natural ecosystems of the Donana National Park temporary fresh-water marsh (Spain). *Journal of Crustacean Biology*, 18, 120-127.
- Habsburgo-Lorena, A. S. 1978. Present situation of exotic species of crayfish introduced to Spanish continental waters. *Freshwater Crayfish*, 4, 175-184.
- Habsburgo-Lorena, A. S. 1986. The status of the *Procambarus clarkii* population in Spain. *Freshwater Crayfish*, 6, 131-133.
- Hager, J. 1996. Edelkrebse: Biologie, Zucht, Bewirtschaftung. Leopold Stocker Verlag, Graz-Stuttgart, 128 s.
- Hamr, P. 2002. Orconectes. In: Holdich, D. M. (Ed.) *Biology of freshwater crayfish*. Blackwell Science, Oxford, 585-609 s.
- Harliođlu, M. M., Güner, U. 2007. A new record of recently discovered crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803), in Turkey. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 387, 1-5.
- Harvey, G. L., Moorhouse, T. P., Clifford, N. J., Henshaw, A. J., Johnson, M. F., Macdonald, D. W., Reid, I., Rice, S. P. 2011. Evaluating the role of invasive aquatic species as drivers of fine sediment-related river management problems: The case of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Progress in Physical Geography: Earth and Environment*, 35, 517-533.
- Hellmann, J., Byers, J., Bierwagen, B., Dukes, J. S. 2008. Five potential consequences of climate change for invasive species. *Conservation Biology*, 22, 534-543.
- Hendrix, A. N., Loftus, W. F. 2000. Distribution and relative abundance of the crayfishes *Procambarus alleni* (Faxon) and *P. fallax* (Hagen) in Southern Florida. *Wetlands*, 20, 194-199.
- Henttonen, P., Huner, J. V. 1999. The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. In: Gherardi, F., Holdich, D. M., (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A. A. Balkema, Rotterdam, 13-22 s.
- Hessen, D. O., Taugbøl, T., Fjeld, E., Skurdal, J. 1987. Egg development and lifecycle timing in the Noble crayfish (*Astacus astacus*). *Aquaculture*, 64, 77-82.
- Higgins, S. N., Vander Zanden, M. J. 2010. What a difference a species makes: a meta-analysis of dreissenid mussel impacts on freshwater ecosystems. *Ecological Monographs*, 80, 179-196.
- 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, 27-44.

- Holdich, D. M. 1988. The dangers of introducing alien animals with particular reference to crayfish. *Freshwater Crayfish*, 7, 15-30.
- Holdich, D., Black, J. 2007. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. *Aquatic Invasions*, 2, 1-16.
- 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. *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris Patrimoines naturels, 64, 49-129.
- Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., Sibley, P. J. 2009. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 11, 394-395.
- Hossain, M. S., Guo, W., Martens, A., Adámek, Z., Kouba, A., Buřič, M. 2020. Potential of marbled crayfish *Procambarus virginalis* to supplant invasive *Faxonius immunis*. *Aquatic Ecology*, 54, 45-56.
- Hossain, M. S., Kubec, J., Kouba, A., Kozák, P., Buřič, M. 2019. Still waters run deep: marbled crayfish dominates over red swamp crayfish in agonistic interactions. *Aquatic Ecology*, 53, 97-107.
- Hubenova, T., Vasileva, P., Zaikov, A. 2010. Fecundity of stone crayfish *Austropotamobius torrentium* from two different populations in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*, 16, 387-393.
- Huber, M. G. J., Schubart, C. D. 2005. Distribution and reproductive biology of *Austropotamobius torrentium* in Bavaria and documentation of a contact zone with the alien crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 376-377, 759-776.
- Huner, J. V. 1997. Introduction of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard): an update. *Freshwater Crayfish*, 3, 193-202.
- Huner, J. V. 2002. *Procambarus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, 541-584 s.
- Huner, J. V., Barr, J. E. 1991. Red swamp crayfish: biology and exploitation. The Louisiana Sea Grant College Program, Louisiana State University, Louisiana, 128 s.
- Huner, J. V., Lindqvist, O. V. 1986. A stunted crayfish *Astacus astacus* population in central Finland. *Freshwater Crayfish*, 6, 156-165.
- Chobot, K. 2006. Mapování raků v AOPK ČR. *Ochrana přírody*, 61, 57-59.
- Chucholl, C., Pfeiffer, M. 2010. First evidence for an established Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) population in Southwestern Germany, in syntopic occurrence with *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817). *Aquatic Invasions*, 5, 405-412.

- Chybowski, Ł. 2007. Morphometrics, fecundity, density, and feeding intensity of the spinycheek crayfish, *Orconectes limosus* (Raf.) in natural conditions. Archives of Polish Fisheries, 15, 175-241.
- Chytrý, M., Maskell, L. C., Pino, J., Pyšek, P., Vilà, M., Font, X., Smart, S. M. 2008. Habitat invasions by alien plants: A quantitative comparison among mediterranean, subcontinental and oceanic regions of Europe. Journal of Applied Ecology, 45, 448-458.
- Ibrahim, A. M., Khalil, M. T., Mubarak, M. F. 1997. Ecological studies on the exotic crayfish, *P. clarkii* and *P. zonangulus* in the River Nile, Egypt. International Journal of Ecology and Environmental Science, 23, 217-228.
- Jánský, V., Mutkovič, A. 2010. Rak *Procambarus* sp. (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) - prvý nález na Slovensku. Acta Rerum Naturalium Musei Slovaci, 56, 64-67.
- Jimenez, S. A., Faulkes, Z. 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorokrebs compete with other crayfish species in fights? Journal of Ethology, 29, 115-120.
- Johnsen, S. I., Taugbøl, T., Andersen, O., Museth, J., Vrålstad, T. 2007. The first record of the non-indigenous signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in Norway. Biological Invasions, 9, 939-941.
- Johnson, M. F., Rice, S. P., Reid, I. 2010. Topographic disturbance of subaqueous gravel substrates by signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). Geomorphology, 123, 269-278.
- Jones, J. P. G., Rasamy, J. R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M. H., Raminosoa, N., Ravoahangimalala, O. R. 2009. The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. Biological Invasions, 11, 1475-1482.
- Jonsson, A. 1995. Life history differences between crayfish *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in embryonic and juvenile development, laboratory experiences. Freshwater Crayfish, 8, 170-178.
- Kaldre, K., Paaver, T., Hurt, M., Grandjean, F. 2017. First records of the non-indigenous signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) and its threat to noble crayfish (*Astacus astacus*) populations in Estonia. Biological Invasions, 19, 2771-2776.
- Karavanich, Ch., Atema, J. 1998. Individual recognition and memory in lobster dominance. Animal Behaviour, 56, 1553-1560.
- Kawai, T., Nakata, K., Hamano, T. 2002. Temporal changes of the density for two crayfish species, the native *Cambaroides japonicus* (De Haan) and the alien *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in natural habitats of Hokkaido, Japan. Freshwater Crayfish, 13, 198-206.
- 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, 387-401.

- Koese, B., Blokland, A. 2008. Gestreepte ontmoet Rode én Geknobbelde. European Invertebrate Survey. Kreeften nieuwsbrief, 2, 2-6.
- Kooijman, S. A. L. M. 2001. Quantitative aspects of metabolic organization: a discussion of concepts. Philosophical Transactions of the Royal Society of the Royal Society B, 356, 331-349.
- Kossakowski, J. 1966. Raki. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 292 s.
- Kouba, A., Petrussek, A., Kozák, P. 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 413, 31.
- Kouba, A., Tíkal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Příborský, J., Patoka, J., Buřič, M. 2016. The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. Scientific Reports, 6, 26569.
- 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., Hamáčková, J., Lepičová, A. 2007. The effect of inter-and intra-specific competition on survival and growth rate of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*. Hydrobiologia, 590, 85-94.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrussek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Polícar, T. 2014. Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV České Budějovice, 113 s.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Polícar, T. 2002. The stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in the Czech Republic. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 367, 1-7.
- Kozubíková, E., Puky, M., Kiszely, P., Petrussek, A. 2010. Crayfish plague pathogen in invasive North American crayfish species in Hungary. Journal of Fish Diseases, 33, 925-929.
- Kubec, J., Kouba, A., Buřič, M. 2019. Communication, behaviour, and decision making in crayfish: A review. Zoologischer Anzeiger, 278, 28-37.
- Lewis, S. D., Horton, H. F. 1997. Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon. Freshwater Crayfish, 11, 34-53.
- Lipták, B., Veselý, L., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Ruokonen, T., Kouba, A. 2019. Trophic role of marbled crayfish in a lentic freshwater ecosystem. Aquatic Invasions, 14, 299-309.
- Lodge, D. M., Stein, R. A., Brown, K. M., Covich, A. P., Brönmark, Ch., Garvey, J. E., Klosiewski, S. P. 1998. Predicting impact of freshwater exotic species on native biodiversity: Challenges in spatial scaling. Australian Journal of Ecology, 23, 53-67.

- Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., Skurdal, J. 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries*, 28, 7-20.
- Lukhaup, C. 2001. *Procambarus* sp. - der Marmorkrebs. *Aquaristik aktuell*, 7-8, 48-51.
- Lyko, F. 2017. The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species. *Zootaxa*, 4363, 544-552.
- Maguire, I., Klobučar, G. 2011. Size structure, maturity size, growth and condition index of stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in North-West Croatia. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 12.
- Maguire, I., Klobučar, G. I. V., Erben, R. 2005. The relationship between female size and egg size in the freshwater crayfish *Austropotamobius torrentium*. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 376-377, 777-785.
- Maguire, I., Klobučar, G., Marčić, Z., Zanella, D. 2008. The first record of *Pacifastacus leniusculus* in Croatia. *Crayfish News*, 30, 4.
- Maguire, I., Lucić, A., Schletterer, M., Sint, D., Erben, R., Füreder, L. 2010. Fecundity of indigenous stone crayfish populations: Implications for crayfish conservation in Austria and Croatia. *Freshwater Crayfish*, 17, 103-107.
- Marten, M., Werth, C., Marten, D. 2004. Der Marmorkrebs (Cambaridae, Decapoda) in Deutschland - ein weiteres Neozoon im Einzugsgebiet des Rheins. *Lauterbornia*, 50, 17-23.
- Martin, P., Kohlmann, K., Scholtz, G. 2007. The parthenogenetic Marmorkrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. *Naturwissenschaften*, 94, 843-846.
- Martin, P., Pfeifer, M., Fullner, G. 2008. First record of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schränk, 1803) (Crustacea: Decapoda: Astacidae) from Saxony (Germany). *Faunistische Abhandlungen (Dresden)*, 26, 103-108.
- Martin, P., Shen, H., Füllner, G., Scholtz, G. 2010. The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems. *Aquatic Invasions*, 5, 397-403.
- Marzano, F. N., Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Piccinini, A., Gibertini, G. 2009. The first record of the marbled crayfish adds further threats to fresh waters in Italy. *Aquatic Invasions*, 4, 401-404.
- Matsuzaki, S. S., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I. 2009. Contrasting impacts of invasive engineers of freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia*, 158, 673-686.
- McGriff, D. 1983. Growth maturity, and fecundity of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, from Sacramento-San Joaquin Delta. *California Fish and Game*, 69, 227-242.

- Messmer, V., Pratchett, M. S., Hoey, A. S., Tobin, A. J., Coker, D. J., Cooke, S. J., Clark, T. D. 2017. Global warming may disproportionately affect larger adults in a predatory coral reef fish. *Global Change Biology*, 23, 2230-2240.
- Mlíkovský, J., Stýblo, P. 2006. *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky. Český svaz ochránců přírody*, Praha, 12 s.
- Momot, W. T. 1988. Orconectes in North America and elsewhere. In: Holdich, D. M., Lowery, R. S. (Eds), *Freshwater crayfish. Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, 262-282 s.
- Moss, B., Hering, D., Green, A. J., Aidoud, A., Becares, E., Beklioglu, M., Bennion, H., Boix, D., Brucet, S., Carvalho, L., Clement, B., Davidson, T., Declerck, S., Dobson, M., van Donk, E., Dudley, B., Feuchtmayr, H., Friberg, N., Grenouillet, G., Hillebrand, H., Hobaek, A., Irvine, K., Jeppesen, E., Johnson, R., Jones, I., Kernan, M., Lauridsen, T. L., Manca, M., Meerhoff, M., Olafsson, J., Ormerod, S., Papastergiadou, E., Penning, W. E., Ptacnik, R., Quintana, X., Sandin, L., Seferlis, M., Simpson, G., Triga, C., Verdonschot, P., Verschoor, A. M., Weyhenmeyer, G. A. 2009. Climate change and the future of freshwater biodiversity in Europe: a primer for policy-makers. *Freshwater Reviews*, 2, 103-130.
- Nakata, K. 2002. Temporal changes of the density in two crayfish species, the native *Cambaroides japonicus* (De Haan) and the alien *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in natural habitats of Hokkaido, Japan. *Freshwater Crayfish*, 13, 198-206.
- Nakata, K., Hamano, T., Hayashi, K. I., Kawai, T. 2002. Lethal limits of high temperature for two crayfishes, the native species *Cambaroides japonicus* and the alien species *Pacifastacus leniusculus* in Japan. *Fisheries Science*, 68, 763-767.
- Nakata, K., Hayashi, N., Ozaki, M., Ohtaka, A., Miwa, J. 2010. First record of the North American invasive crayfish *Pacifastacus leniusculus* from the Kanto region, Tone River basin, central Japan: a range expansion to a warm water area. *Plankton and Benthos Research*, 5, 165-168.
- Nakata, K., Tsutsumi, K., Kawai, T., Goshima, S. 2005. Coexistence of two North American invasive species, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) and *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in Japan. *Crustaceana*, 78, 1389-1394.
- Noyes, P. D., McElwee, M. K., Miller, H. D., Clark, B. W., Van Tiem, L. A., Walcott, K. C., Erwin, K. N., Levin, E. D. 2009. The toxicology of climate change: environmental contaminants in a warming world. *Environment International*, 35, 971-986.
- Olden, J. D., Kennard, M. J., Lawler, J. J., Poff, N. L. 2011. Challenges and opportunities in implementing managed relocation for conservation of freshwater species. *Conservation Biology*, 25, 40-47.
- Oluoch, A. O. 1990. Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, 208, 85-92.
- Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtyl, M., Franta, P., Tropek, R., Kalous, L., Petrusek, A., Kouba, A. 2016. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: Evidences from the Czech Republic. *Biologia*, 71, 1380-1385.

- Peay, S., Hiley, P. D., Collen, P., Martin, I. 2006. Biocide treatment of ponds in Scotland to eradicate signal crayfish. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 380-381, 1363-1379.
- Petrusek, P., Filipová, L., Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Policar, T., Štambergová, M., Kučera, Z. 2006. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic: past and present. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 380-381, 903-917.
- Petrusek, A., Petrusková, T. 2007. Invasive American crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Morava River (Slovakia). *Biologia*, 62, 356-359.
- Petutschnig, J. 2008. Der Rote Amerikanischer Sumpfkrebs (*Procambarus clarkii*) in Österreich. *Forum flusskrebse*, 10, 21-25.
- Pöckl, M. 1999. Distribution of crayfish species in Austria with special reference to introduced species. *Freshwater Crayfish*, 12, 733-750.
- Pöckl, M., Holdich, D. M., Pennerstorfer, J. 2006. Identifying native and alien crayfish species in Europe. European Project CRAYNET, 47.
- Policar, T., Kozák, P. 2000. Výskyt raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany*, 36, 18-22.
- Pörtner, H. O. 2002. Climate variations and the physiological basis of temperature dependent biogeography: systemic to molecular hierarchy of thermal tolerance in animals. *Comparative Biochemistry and Physiology part A: Molecular and Integrative Physiology*, 132, 739-761.
- Pyšek, P., Chytrý, M., Pergl, J., Sádlo, J., Wild, J. 2012. Plant invasions in the Czech Republic: Current state, introduction dynamics, invasive species and invaded habitats. *Preslia*, 84, 575-629.
- Rahel, F. J., Olden, J. D. 2008. Assessing the effects of climate change on aquatic invasive species. *Conservation Biology*, 22, 521-533.
- Rahmstorf, S., Foster, G., Cahill, N. 2017. Global temperature evolution: recent trends and some pitfalls. *Environmental Research Letters*, 12, 054001.
- Ramos, M. A., Pereira, T. M. 1981. Um novo Astacidae para a fauna portuguesa: *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). *Boletim do Instituto Nacional de Investigação das Pescas (Lisboa)*, 6, 37-47.
- Rhoades, R. 1962. The evolution of crayfishes of the genus *Orconectes* section *limosus*. *Ohio Journal of Science*, 62, 65-96.
- Richardson, D. M., Pyšek, P. 2006. Plant invasions: Merging the concepts of species invasiveness and community invasibility. *Progress in Physical Geography*, 30, 409-431.
- Richardson, D. M., Pyšek, P., Rejmánek, M., Barbour, M. G., Panetta, F. D., West, C. J. 2000. Naturalization and invasion of alien plants: concepts and definitions. *Diversity and Distributions*, 6, 93-107.

- Rodríguez, C. F., Bécares, E., Fernández-Aláez, C. 2005. Los sof diverzity and degradation of wetlands as a reset of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, 7, 75-85.
- Savolainen, R., Westman, K., Pursiainen, M. 1996. 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.
- Scalici, M., Chiesa, S., Scuderi, S., Celauro, D., Gibertini, G. 2010. Population structure and dynamics of *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in a Mediterranean brakish wetland (Central Italy). *Biological Invasions*, 12, 1415-1425.
- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., Maier, G. 2005. Ontogeny of the Marmorokrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology*, 303 A, 393-405.
- Skurdal, J., Qvenild, T. 1986. Growth, maturity and fecundity of *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, SE Norway. *Freshwater Crayfish*, 6, 182-186.
- Skurdal, J., Qvenild, T., Taugbøl, T., Garnas, E. 1993. Long term study of exploitation, yield and stock structure of noble crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden. *Freshwater Crayfish*, 9, 118-133.
- Skurdal, J., Taugbøl, T. 1994. Do we need harvest regulations fo European crayfish? *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4, 461-485.
- Skurdal, J., Taugbøl, T. 2002. *Astacus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, 467-510.
- Smart, A. C., Harper, D. M., Malaisse, F., Schmitz, S., Coley, S., Gourder de Beaugard, A. C. 2002. Feeding of the exotic Louisiana red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda), in an African tropical lake: Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, 488, 129-142.
- Smith, D. G. 1981. Life history parameters of the crayfish *Orconectes limosus* (Raf.) in Southern New England. *The Ohio Journal of Science*, 81, 169-172.
- Söderbäck, B. 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake-possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology*, 33, 291-304.
- Spinoni, J., Naumann, G., Vogt, J. V. 2017. Pan-European seasonal trends and recent changes of drought frequency and severity. *Global and Planetary Change*, 148, 113-130.
- Stefanowicz, A. M., Stanek, M., Majewska, M. L., Nobis, M., Zubek, S. 2019. Invasive plant species identity affects soil microbial communities in a mesocosm experiment. *Applied Soil Ecology*, 136, 168-177.
- Strayer, D. J., Dudgeon, D. 2010. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 29, 344-358.



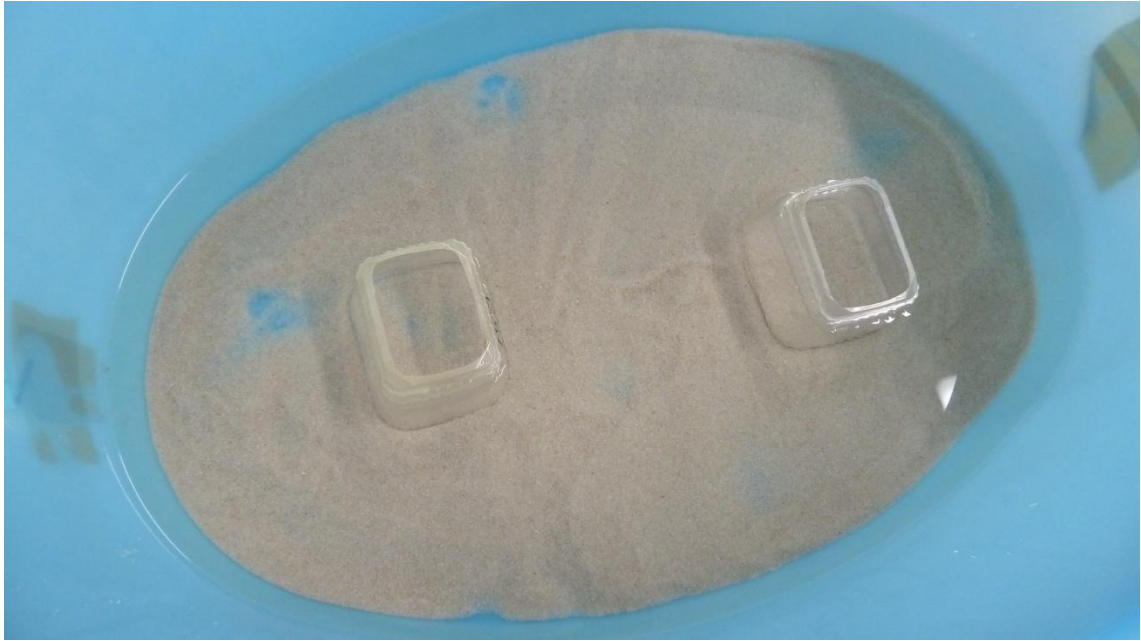
- Streissl, F., Hödl, W. 2002 Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia*, 477, 201-208.
- Svärdson, G. 1995. The early history of signal crayfish introduction into Europe. *Freshwater Crayfish*, 8, 68-77.
- Svobodová, J., Douda, K., Vlach, P. 2009. Souvislost mezi výskytem raků a jakostí vody v České republice. *Bulletin VÚRH Vodňany*, 45, 100-109.
- Szela, K., Perry, W. L. 2013. Laboratory competition hierarchies between potentially invasive rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) and native crayfishes of conservation concern. *The American Midland Naturalist*, 169, 345-353.
- Štambergová, M., Kučera, Z. 2009. Celoplošné mapování a monitoring populací raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany*, 45, 91-99.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E. 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Taketomi, Y., Murata, M., Miyawaki, M. 1990. Androgenic gland and secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Crustacean Biology*, 10, 492-497.
- Taugbøl, T., Skurdal, J. 1990. Effect of density on brood size in noble crayfish, *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. *Aquaculture and Fisheries Management*, 21, 17-23.
- Taylor, Ch. A., Schuster, G. A., Cooper, J. E., DiStefano, R. J., Eversole, A. G., Hamr, P., Hobbs, H. H., Robison, H. W., Skelton, Ch. E., Thoma, R. F. 2007. A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness. *Fisheries*, 32, 372-389.
- Thomas, C. D., Cameron, A., Green, R. E., Bakkenes, M., Beaumont, L. J., Collingham, Y. C., Erasmus, B. F. N., Ferreira de Siqueira, M., Grainger, A., Hannah, L., Hughes, L., Huntley, B., van Jaarsveld, A. S., Midgley, G. F., Miles, L., Ortega-Huerta, M. A., Peterson, A. T., Phillips, O. L., Williams, S. E. 2004. Extinction risk from climate change. *Nature*, 427, 145-148.
- Tricarico, E., Vilizzi, L., Gherardi, F., Copp, G. H. 2010. Calibration of FI-ISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater invertebrates. *Risk Analysis*, 30, 285-292.
- Trontelj, P., Machino, Y., Sket, B. 2005. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 34, 212-226.
- Usio, N., Nakata, K., Kawai, T., Kitano, S. 2007. Distribution and control status of the invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Japan. *Japanese Journal of Limnology*, 68, 471-482.
- Van der Velden, J., Zheng, Y., Patullo, B. W., Macmillan, D. L. 2008. Crayfish recognize the faces of fight opponents. *PLoS One*, 3(2).

- Vanderploeg, H. A., Pothoven, S. A., Fahnenstiel, G. L., Cavaletto, J. F., Liebig, J. R., Stow, C. A., Nalepa, T. F., Madenjian, Ch. P., Bunnell, D. B. 2012. Seasonal zooplankton dynamics in Lake Michigan: Disentangling impacts of resource limitation, ecosystem engineering, and predation during a critical ecosystem transition. *Journal of Great Lakes Research*, 38, 336-352.
- Veselý, L., Buřič, M., Kouba, A. 2015. Hardy exotics species in temperate zone: can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Scientific Reports*, 5, 16340.
- Vlach, P., Fischer, D., Hulec, L. 2009. Microhabitat preferences of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 394-395, 15.
- Vogt, G. 2002. Functional Anatomy. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, 53-151 s.
- Vogt, G. 2010. Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans. *Biogerontology*, 11, 643-669.
- Walther, G. R., Roques, A., Hulme, P. E., Sykes, M. T., Pyšek, P., Kühn, I., Bugmann, H. 2009. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. *Trends in Ecology and Evolution*, 24, 686-693.
- Westin, L., Gydemo, R. 1986. Influence of light and temperature on reproduction and moulting frequency in the crayfish, *Astacus astacus*. *Aquaculture*, 52, 43-50.
- Wizen, G., Galil, B. S., Shlagman, A., Gasith, A. 2008. First record of red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Israel – too late to eradicate? *Aquatic Invasions*, 3, 181-185.
- Xingyong, W. 1995. Report on red crayfish (*Procambarus clarkii*) from Nanjing, Jiangsu Province People’s Republic of China. *Freshwater Crayfish*, 8, 145-147.
- Yue, G. H., Wang, G. L., Zhu, B. Q., Wang, C. M., Zhu, Z. Y., Lo, L. C. 2008. Discovery of four natural clones in a crayfish species *Procambarus clarkii*. *International Journal of Biological Sciences*, 4, 279-282.
- Zefferman, E., Stevens, J. T., Charles, G. K., Dunbar-Irwin, M., Emam, T., Fick, S., Morales, L. V., Wolf, K. M., Young, D. J. N., Young, T. P. 2015. Plant communities in harsh sites are less invaded: A summary of observations and proposed explanations. *AoB Plants*, 7, plv056.

## 9. Seznam příloh



Příloha č. 1: Plastové boxy pro přechování raků (foto: Autor)



Příloha č. 2: Plastové úkryty s vrchním otvorem (foto: Autor)



Příloha č. 3: Aklimatizace raků před započítím experimentu (foto: Autor)



Příloha č. 4: Experimentální systém arén (foto: Autor)



Příloha č. 5: Kamera pořizující videozáznam (foto: Autor)

## 10. Abstrakt

### Vliv různých teplot na konkurenceschopnost raka mramorovaného v agresivních interakcích

Raci jsou důležitou složkou vodních ekosystémů. Nepůvodní druhy raků často ovlivňují početnost původních druhů a působí tím na všechny trofické úrovně, což ovlivňuje fungování ekosystémů. Změny ve sladkovodních systémech často způsobují invazní druhy raků, zejména severoamerické druhy, které mimo jiné přenášejí račí mor *Aphanomyces astaci*. Jedním z těchto druhů, který byl nedávno introdukován a následně rozšířen v Evropě, je rak mramorovaný (*Procambarus virginalis*). U tohoto druhu byla navíc potvrzena schopnost partenogenetického rozmnožování, což může způsobit vážné dopady na původní evropskou faunu raků. Změna klimatu a zvyšující se teplotní gradient by tak mohly usnadnit šíření invazních druhů do oblastí, kde se tyto druhy dříve nevyskytovaly. Cílem diplomové práce bylo experimentální porovnání konkurenceschopnosti raka mramorovaného v mezidruhových interakcích s rakem červeným (*Procambarus clarkii*), rakem signálním (*Pacifastacus leniusculus*) a rakem pruhovaným (*Faxonius limosus*) v závislosti na teplotě vody. Experimentální část zahrnovala 20 dílčích pokusů mezidruhových interakcí v teplotě 16 °C, 18 interakčních pokusů v teplotě 20 °C a 19 mezidruhových pokusů v teplotě 24 °C. Interakce probíhaly v jednotlivých arénách s vytemperovanou vodou, které byly snímány videokamerami umístěnými nad experimentálním systémem arén. Následně byly z pořízených 30 minutových záznamů vyhodnoceny agonistické interakce raků. Rak mramorovaný dominoval nad rakem pruhovaným v teplotách 16 a 20 °C. Dominance byla prokázána nad rakem signálním v teplotě 24 °C. Rakovi červenému byl schopný konkurovat v nejvyšší testované teplotě 24 °C.

Z výsledků vyplývá, že rak mramorovaný je konkurenceschopný vůči studenomilným i teplomilným druhům raků, především pak ve vyšších teplotách. Zvyšující se teplota prostředí může zvýšit úspěšnost tohoto vysoce odolného a adaptabilního druhu v šíření do nových oblastí, jakož i přežití zimních období, a způsobit tak negativní dopady na původní organismy, zejména na původní druhy raků.

**Klíčová slova:** globální oteplování, invaze, invazní raci, rak mramorovaný

## 11. Abstract

### Impacts of temperature gradient on the marbled crayfish competitiveness in aggressive interactions

Crayfish are an important aquatic ecosystems engineers. Non-indigenous crayfish often decrease the abundance of native species and they affect ecosystem balance. Changes in freshwater ecosystems are usually caused by invasive species of crayfish, especially North American species. These species transmit crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) too. One of these species is marbled crayfish (*Procambarus virginalis*). This species was recently introduced and spread in Europe. In addition, the ability of parthenogenetic reproduction of marbled crayfish has been confirmed. It could have negative impact for native crayfish in Europe. Climate change and an increasing temperature gradient could thus facilitate the spread of invasive species to areas where these species did not previously occur. Aim of the thesis was an experimental comparison of the competitiveness of marbled crayfish in interspecies interactions with red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*), signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) and spiny-cheek crayfish (*Faxonius limosus*) depending on water temperature. The experiment included 20 runs of interspecific interactions at 16 °C, 18 runs of interspecific interactions at 20 °C and 19 runs of interspecific interactions at 24 °C. Interactions occurred in individual plastic tanks with tempered water. Interactions in tanks were recorded by camera. Subsequently, the agonistic interactions of crayfish were evaluated from 30 minutes of recordings. Marbled crayfish was dominant over spiny-cheek crayfish at temperatures of 16 and 20 °C and over signal crayfish at 24 °C. The marbled crayfish was a competitive opponent for red swamp crayfish at the highest tested temperature of 24 °C.

In conclusion, marbled crayfish is competitive opponent for psychrophilic and thermophilic crayfish species, especially at higher temperatures. The global warming could increase the success of spreading to new areas for marbled crayfish, as well as the survival of winter. In new areas, marbled crayfish could cause negative impacts for native organisms, especially native crayfish species.

**Key words:** global warming, invasion, invasive crayfish, marbled crayfish