Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Bakalářská práce

Zhodnocení přežívání a růstu dvou invazivních raků v teplotně suboptimálních podmínkách

Autor: Kateřina Marková

Vedoucí bakalářské práce: Ing. Antonín Kouba, Ph.D.

Studijní program a obor: Zootechnika, rybářství

Forma studia: Prezenční

Ročník: Čtvrtý

České Budějovice, 2021

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

V Českých Budějovicích

Kateřina Marková

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybářství a ochrany vod

Akademický rok: 2018/2019

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

Jméno a příjmení:	**Kateřina MARKOVÁ**
Osobní číslo:	**V17B011P**
Studijní program:	**B4103 Zootechnika**
Studijní obor:	**Rybářství**
Téma práce:	**Zhodnocení přežívání a růstu dvou invazivních raků v teplotně suboptimálních podmínkách**
Zadávající katedra:	**Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Zásady pro vypracování

Populace původních druhů raků v Evropě byly velkou měrou zdevastovány. Jedním z hlavních důvodů bylo zavlečení řady „úspěšnějších" (agresivnějších, dříve dospívajících, plodnějších, rychleji rostoucích atd.) severoamerických druhů raků. Tito jsou chronickými přenašeči račího moru, vůči němuž jsou raci nepocházející ze Severní Ameriky velmi citliví. Rak mramorovaný *Procambarus virginalis* je novým, v Evropských vodách stále častěji se vyskytujícím se druhem, jenž se nezřídka dostává do kontaktu s jinými, již dříve etablovanými nepůvodními raky. Kdo však bude mít při takovém setkání navrch? Rak mramorovaný totiž také pochází ze Severní Ameriky a račí mor tak nebude hrát žádnou, popř. jen minimální roli. V nedávné době jsme porovnávali přežívání, růst a dospívání ráčat (od přechodu na vnější výživu) raka mramorovaného se čtyřmi dalšími nepůvodními raky. Ve sledovaných parametrech dominoval rak mramorovaný nad rakem signálním *Pacifastacus leniusculus* a rakem pruhovaným *Faxonius limosus*. Ráčata byla držena v jednodruhových nebo smíšených obsádkách a v pravidelných intervalech bylo zjišťováno jejich přežití, růst a případné dozrávání (tvorba žláz, ovulace vajíček). Experiment však probíhal v teplotě ca 21,5 °C, což mohlo nahrávat teplomilnému raku mramorovanému. Zmiňovaní raci se však mohou setkat i na chladnějších lokalitách, kde již dominance raka mramorovaného nemusí být tak zjevná.

Cílem této bakalářské práce bude vypracování literárního přehledu na téma rozšíření, růstu, dospívání a reprodukce raka mramorovaného a raka signálního. Experimentální část bude zaměřena na porovnání přežívání, růstu a dozrávání zvolených druhů držených v jednodruhových, popř. smíšených obsádkách. Odchov bude probíhat při teplotě vody 16 °C. Tato teplota je pro raka mramorovaného považována za suboptimální, stále se však nachází v rozmezí, kdy je druh schopný úspěšné reprodukce.

Rozsah pracovní zprávy:	**30-50 stran**
Rozsah grafických prací:	**dle potřeby (do 10 stran)**
Forma zpracování bakalářské práce:	**tištěná**

Seznam doporučené literatury:

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, 394-395: 11.

HOSSAIN, M.S., PATOKA, J., KOUBA, A., BUŘIČ, M. (2018). Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. Biologia. 73: 841-855.

KOUBA, A., PETRUSEK, A., KOZÁK, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 413: 5.

KOZÁK, P. a kol. (2013). Biologie a chov raků (ed. KOZÁK, P.). Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta Rybářství a ochrany vod, Vodňany.

Vedoucí bakalářské práce: **Ing. Antonín Kouba, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání bakalářské práce: **11. ledna 2019**
Termín odevzdání bakalářské práce: **4. května 2020**

V Českých Budějovicích dne 25. února 2019

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
FAKULTA RYBÁŘSTVÍ A OCHRANY VOD
Zátiší 728/II
389 25 Vodňany

LS

prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

(2)

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

OBSAH

1. ÚVOD ... 6
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED ... 8
2.1. Druhy raků v Evropě ... 8
2.2. Faktory negativně ovlivňující populace původních raků ... 11
2.2.1. Račí mor ... 12
2.3. Nepůvodní druhy raků na území Evropy ... 14
2.3.1. „Staré“ nepůvodní druhy raků ... 15
2.3.2. „Nové“ nepůvodní druhy raků ... 17
2.4. Akvaristické chovy a legislativa ... 22
2.5. Rak signální ... 24
2.5.1. Popis druhu ... 24
2.5.2. Rozšíření ... 25
2.5.3. Biologie ... 26
2.5.4. Ekologie ... 28
2.6. Rak mramorovaný ... 29
2.6.1. Popis druhu ... 29
2.6.2. Rozšíření ... 30
2.6.3. Biologie ... 32
2.6.4. Ekologie ... 33
2.7. Význam teploty vody pro raky ... 34
3. MATERIÁL A METODIKA ... 36
3.1. Materiál ... 36
3.2. Design testu ... 36
3.3. Analýza dat ... 40
4. VÝSLEDKY ... 40
4.1. Růst ... 40
4.2. Přežívání ... 41
4.3. Poškození klepet ... 42
4.4. Reprodukce a plodnost ... 43
5. DISKUZE ... 45
6. ZÁVĚR ... 50
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY ... 51
8. ABSTRAKT ... 72
9. ABSTRACT ... 74

1. ÚVOD

„Za našich mladých let, to bylo raků! Plný potoky!“ Podobnou větu vám řekne každý otec, strýček, dědeček, nebo kdokoli, kdo jako mladý jen trošku miloval přírodu a dění kolem vody. Byly doby, kdy se v našich bystřinách, lesních potůčcích, řekách a rybnících běžně vyskytovali populace původních druhů raků a jejich hojnost se odrážela i v lidových pokrmech tehdejší doby, kdy bývali raci běžně konzumováni.

Velkou měrou do devastace raků zasáhl račí mor, který se na území Evropy objevil koncem 19. a začátkem 20. století, a který velmi ovlivnil objem úlovků raků a tehdy rozvinutý obchod s nimi. Bohužel, s původní populací raků nejen v České republice, ale i v celé Evropě pořádně „zacvičilo“ také postupné znečišťování vod. Do volných vod se čím dál častěji dostávali chemikálie z čistících a jiných prostředků, či umělá hnojiva a pesticidy používaná v zemědělském průmyslu. Koncentrace těchto ve vodě nevítaných látek radikálně stoupala a s tím stoupala i mortalita mnoha vodních organismů. Negativní dopad na račí společenstvo měl i antropogenní zásah do přirozeného prostředí vodních toků, kdy vodní toky v důsledku lidské činnosti měnily svou hydrobiologickou charakteristiku a tím ztráceli svou biologickou rozmanitost.

Za účelem komerčního chovu a s cílem vysazení do přírody na místa, kde račí populace zanikly v důsledku račího moru byly do Evropy dovezeni raci pocházející ze Severní Ameriky. Skutečnost, že dovezení severoameričtí raci jsou přenašeči račího moru nebyla v té době ještě zřejmá, a tak se na území Evropy realizovaly rozsáhlé introdukce raků, kteří byli svými ekologickými a gastronomickými charakteristikami porovnatelní s původními druhy, především rakem říčním *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758). Dnes už víme, že oni nepůvodní raci jsou potencionálními přenašeči račího moru a jejich přítomnost ve volných vodách Evropy našim původním, sensitivnějším a proti račímu moru citlivějším rakům opravdu nesvědčí. Raci hrají významnou roli v potravních řetězcích sladkovodních ekosystémů, a invaze nepůvodních druhů raků a s tím spojený úbytek a vymírání původních druhů raků nese změny v jejich fungování. Bohužel, díky některým neuváženým introdukcím nezodpovědných chovatelů zůstávají současným problémem nově se vyskytující populace vzrůstajícího počtu nepůvodních druhů raků ve volných vodách Evropy. Tato skutečnost samozřejmě skýtá značné hrozby pro původní ohrožené druhy, s jejichž zbývajícími populacemi se dostávají invazní raci do kontaktu.

Rak mramorovaný *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) je jeden z nových, v Evropských vodách stále častěji se vyskytující druhů, jenž se nezřídka dostává do kontaktu s jinými, již dříve etablovanými nepůvodními raky. Do budoucna lze očekávat i společný výskyt s rakem signálním *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852). Oba tyto nepůvodní druhy raků pochází ze Severní Ameriky, a jsou rezistentní vůči onemocnění račího moru, a tak výše zmíněné onemocnění nehraje v jejich společném výskytu žádnou, popř. jen minimální roli. Rozhodujícím faktorem při koexistenci těchto dvou druhů by mohla být teplota vody, přičemž rak mramorovaný je na rozdíl od raka signálního považován za teplomilný druh. V teplých vodách je růst raka mramorovaného oproti raku signálnímu významně větší, pokud se však setkají na chladné lokalitě o tuto růstovou výhodu by mohl přijít.

Cílem této bakalářské práce bylo zaměřit se na porovnávání přežívání, růstu, poškození klepet a dozrávání raka mramorovaného a raky signálního, kteří byli drženi v jedno-druhových, popř. smíšených obsádkách a jejich odchov probíhal při teplotě vody ~16 °C. Tato teplota je pro raka mramorovaného považována za suboptimální, přesto však v rozsahu, kdy by měl být schopný úspěšné reprodukce.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Druhy raků v Evropě

Evropa je oproti jihovýchodní části Severní Ameriky, nebo Australské oblasti na četnost druhů raků poměrně chudá. Dnes je v Evropě známo 16 původních druhů raků, přičemž o značné části z nich je známo velice málo (Crandall a De Grave, 2017; Pârvulecsu, 2019). Na území České republiky jsou původní pouze dva druhy raků, rak říční a rak kamenáč *Austrapotamobius torrentium* (von Paula Schrank, 1803). Rak bahenní *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823) by snad mohl být původní na spodním toku řeky Moravy, na zbytku území je zdomácnělý a je rovněž chráněn (Kozák a kol., 2013).

Rak říční

Typickým a v ČR jediným představitelem rodu *Astacus* je rak říční. Svou velikostí a hmotností, která může dosahovat hodnot až 200-300 g, řadíme raka říčního mezi větší druhy raků. A díky své obdivuhodné, až dvacetileté délce života patří stejně jako i některé další račí druhy mezi nejdéle žijící sladkovodní bezobratlé (Kozák a kol., 2013).

Rak říční obývá široké spektrum biotopů zahrnující různě velké potoky, řeky, rybníky či přehradní nádrže různého typu, pokud nejsou příliš intenzivně hospodářky a rekreačně využívané (Dyk, 1977; Krupauer, 1982). Jedná se o stenotermní druh, který využívá úzký rozsah hodnot a vyžaduje teplotně vyrovnaný režim. Vůči nízkým hodnotám obsahu kyslíku ve vodě jsou raci říční poměrně odolní, což je výhodou v oblastech se slabým průtokem vody. Podle Hagera (1996) jsou raci říční sice odolnější vůči většímu organickému znečištění, ale velmi citlivě reagují na výskyt chemického znečištění ze zemědělství a průmyslu.

Pohlavní dospělost nastává mezi 3-5 rokem života (Abrahamsson, 1996; Mackevičienė a kol., 1999) a k úspěšnému rozmnožení raků říčních jsou zapotřebí gamety od obou pohlaví. Doba páření přichází s poklesem teploty, obvykle v období října až listopadu. Jako obvyklou plodnost uvádí Štambergová a kol. (2009) 90-260 vajíček, přičemž Skurdal a Taugbøl (2002) udávají pleopodální plodnost (počet vajíček uchycených na pleopodách) raka říčního 87-154 vajíček (při délce samice 90 mm). Oplodněná samice připevňuje vajíčka na spodní část

abdomenu, kde jsou přichycena k tzv. pleopodům, a opatruje je až do jara následujícího roku. Přes zimní období při poklesu teploty vody pod 5-6 °C dochází ke zpomalení vývoje zárodku, tzv. diapauze. K líhnutí ráčat dochází obvykle v červnu a červenci (Ackefors a kol., 1989; Faller a kol., 2006) v závislosti na teplotě vody. Vylíhnutá ráčata, označována jako I. vývojové stádium jsou závislá na matce. Po 5-7 dnech dochází k prvnímu svlékání (ekdyzi) do II. vývojového stádia, které je již samostatné, ale stále vyhledává ochranu a pohybuje se v jejím okolí. Po druhém svlékání se ráčata dostávají do III. vývojového stádia, jsou zcela samostatná a již se podobají dospělému jedinci, -včetně plně diferencovaného ocasního vějíře (Kanta, 2007).

Rak kamenáč

Náš nejvzácnější, nejmenší a nejpomaleji rostoucí rak. Velikost tohoto raka se pohybuje v rozmezí od 6 do 10 cm, ale podle Souty-Grosset a kol. (2006) může dorůstat délky až 12 cm. Délka života tohoto druhu je prokazatelně delší než 10 let (Kozák a kol., 2013). Areál výskytu raka kamenáče se na našem území nachází ve středních a západních Čechách (Štambergová a kol., 2009), ale ještě v nedávné době byl rak kamenáč na území ČR považován za téměř vyhynulý druh (Holzer 2000, Policar & Kozák 2000).

Rak kamenáč se bahnitým sedimentům vyhýbá, a tak jeho přítomnost můžeme pozorovat zejména v horních partiích kamenitých neregulovaných toků, s velkým množstvím přirozených úkrytů mající přírodní charakter. Obecně výskyt tohoto druhu zaznamenáváme na lokalitách s lepší kvalitou vody, vyšším obsahem ve vodě rozpuštěného kyslíku, nižším organickým zatížením a absencí znečišťujících látek (Demers a kol., 2006; Svobodová a kol., 2008; Pârvulescu a kol., 2011). Nicméně najdou se autoři, jako Dolný & Ďuriš (2001), Mourek a kol. (2006) nebo Pecina (1985), kteří jsou ztotožněni s tvrzením, že rak kamenáč se v extrémních případech vyskytuje i na lokalitách s velmi vysokým znečištěním komunálními odpady, silným zabahněním a nízkou koncentrací kyslíku, popřípadě obývá vody beta-mezosaprobní, tedy středně znečištěné.

Stejně jako u raka říčního pohlavní dospělost nastává po překonání 3 roku života a k páření dochází na podzim, od října do listopadu. Počet vajíček ve snůšce je do jisté míry ovlivněn velikostí samice, ale jak uvádí Maguire a kol. (2010), liší se i mezi jednotlivými populacemi, což může být ovlivněno různou úživností a teplotou vody v daných lokalitách. Obvyklá

plodnost samic raka kamenáče je v porovnání s ostatními druhy malá, zpravidla 40-70 vajíček, může jich však být i více než 100 (Huber a Schubart, 2005; Holdich a kol., 2006). To je způsobeno nejen malou velikostí druhu samotného, ale i skutečností, že jeho vajíčka jsou poměrně velká (Maguire a kol., 2005). V závislosti na zeměpisné šířce, nadmořské výšce a teplotě se ráčata raka kamenáče líhnout v období od května do poloviny července. Do prvního svlékání se narozená ráčata přidržují na pleopodech matky, poté se osamostatňují a začínají přijímat potravu. Zpočátku se malá ráčata svlékají několikrát do roka, postupně se však počet svlékání snižuje a je závislý převážně na stáří, teplotě vody a úživnosti prostředí (Štambergová a kol., 2009). Během prvního roku života vykazují ráčata raka kamenáče v porovnatelných podmínkách obdobnou rychlost růstu jako ráčata raka říčního, v dalších letech však začínají v růstu zaostávat (Holdich a kol., 2006; Kanta 2007).

Rak bahenní

Rak bahenní je velký druh a v ojedinělých situacích mohou samci tohoto druhu dorůstat celkové délky těla až 30 cm, daleko běžnější jsou však hodnoty okolo 15 cm. Obdobně jako rak kamenáč se tento druh dožívá více než deseti let (Köksal 1988; Holdich a kol., 2006).

Ze všech původních druhů evropských raků je rak bahenní nejméně náročným druhem na nízký obsah kyslíku, zakalení vody a změny teploty i salinity (Skurdal a Tauqbøl 2002; Souty-Grosset a kol., 2006). Zároveň dobře snáší vyšší zabahnění stanoviště, a můžeme jej tak nalézt na lokalitách s nejrůznějším substrátem dna (Holdich a kol., 2006; Štambergová a Kučera, 2009). Podle Štěpána (1932) roste rak bahenní v našich rybnících rychleji než rak říční. To vše společně s vysokou plodností a vyšší rychlostí růstu oproti ostatním evropským druhům nasvědčuje tomu, že má daleko vyšší schopnosti jim konkurovat (Souty-Grosset a kol., 2006). Nicméně např. Vlach a kol. (2009) úspěšnou koexistenci raka bahenního s rakem říčním i rakem kamenáčem shledal na Padrťském potoce.

Pohlavní dospělosti samci i samice obvykle dosahují mezi 3 až 4 rokem života (Skurdal a Taugbøl, 2002; Balik a kol., 2005). Jedná se o poměrně rychle rostoucí druh, který ve svém třetím roce života může dorůstat délky okolo 10 cm (Kozák a kol., 2013). Načasování rozmnožování se v rámci Evropy liší, ale v našich zeměpisných podmínkách páření obvykle probíhá v období října až listopadu, s postupným snížením teploty vody. Stejně jako období páření se pleopodální plodnost samic raka bahenního liší v závislosti na oblasti, ve které se daný

jedinec vyskytuje. Jako obvyklé se však udávají hodnoty na úrovni 200-400 vajíček (Kozák a kol., 2013). Kladení vajíček se uskutečňuje o několik dnů až týdnů později a líhnutí ráčat pozorujeme na začátku léta, v květnu až červnu (Aleknovich a Kulesh, 1996; Kovačeva, 1998; Kozák a kol., 2009).

2.2. Faktory negativně ovlivňující populace původních raků

Na přelomu 19. a 20. století byly napříč Evropou zaznamenávány rozsáhlé úhyny a decimace mnoha populací původních raků. Šlo o zcela neznámou nemoc a vědci začínali hledat její příčinu, aniž by měli jakékoli vodítko, jakým směrem se ubírat (Kozubíková a Petrusek, 2009). Mezitím bylo nasnadě podpořit původní druhy raků, jejichž populace byli tímto onemocněním zdevastovány, a tak se do Evropy začali dovážet a do volné přírody vysazovat raci původem ze Severní Ameriky. Nejdříve se jednalo o raka pruhovaného *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817), později byl ve velkém importován především rak signální. Jejich introdukce se v té době zdála býti správná, protože vykazovali značný potenciál oproti původním druhům raků. Ale bohužel, jak už dnes víme, onemocnění, které zredukovalo počty původních druhů raků bylo těmito introdukcemi dodatečně ještě více podpořeno.

Se zvyšující se životní úrovní společnosti rostla i úroveň znečištění chemickými látkami ve volných vodách. Se zvýšeným rozvojem měst, produkcí průmyslové výroby a intenzifikací zemědělství, které bylo na vzestupu, souviselo i scelování pozemků, nebo necitlivé odvodňování luk, pastvin a mokřadů. Tyto skutečnosti vedli k rozsáhlému znečišťování a devastaci toků, což mělo nepříznivý vliv nejen na veškerou vodní biodiverzitu, ale také na populace původních druhů raků. Negativní vliv na jakost vody mělo i regulování vodních toků, jejich napřimování, dláždění, nebo dokonce zatrubnění. Těžká mechanizace používaná k obhospodařování polí zpevňovala podorniční vrstvy půd, což způsobilo nižší infiltraci srážkové vody, která po sléze odtékala do toků i s použitými průmyslovými hnojivy a pesticidy, které se využívali v poměrně vysokých dávkách a společně s průmyslovými a komunálními vodami významně znečišťovali vodní toky. Dnes už se díky Vodnímu zákonu (č. 254/2001Sb.), Rámcové směrnici (směrnice 200/60/ES) a dalším legislativám více dbá na udržování kvality a zlepšování vodního prostředí, nicméně výše zmíněné aktivity socialistického Československa vedli velkou měrou k devastaci původních druhů raků, kteří byli už tak velmi ohrožováni račím morem.

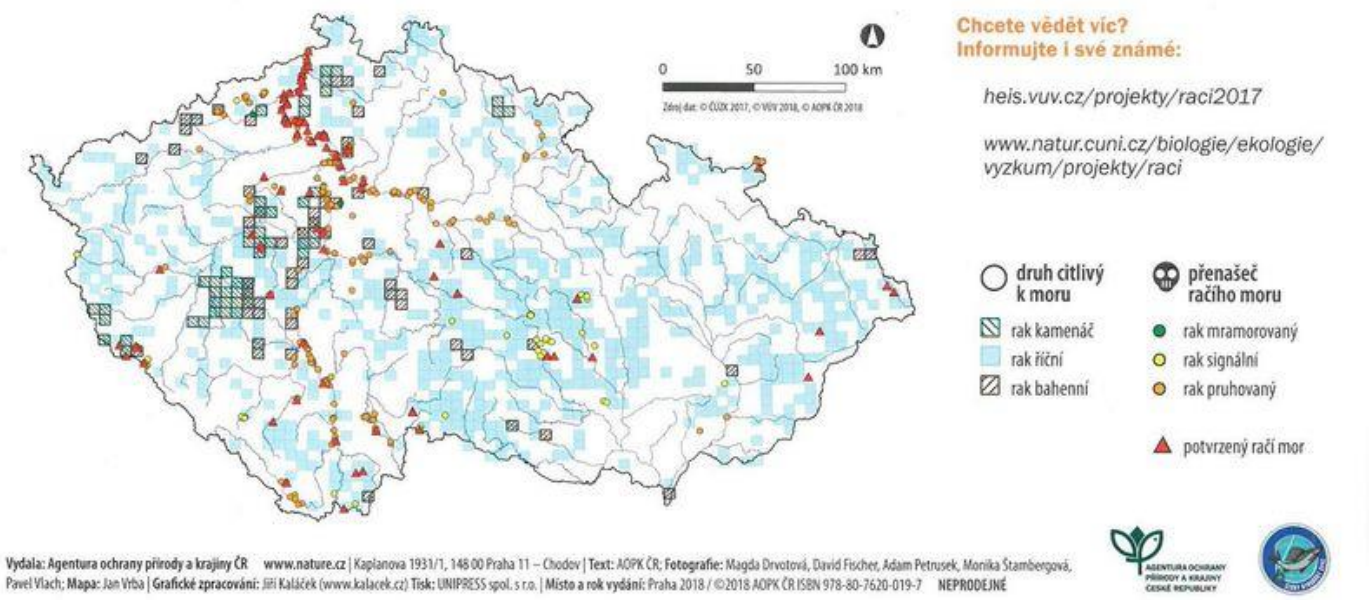
Raci jsou z biologického hlediska velmi významným článkem trofických řetězců ve sladkovodních ekosystémech (Lipták a kol., 2019). Zástupci původních druhů raků jsou velmi citlivý vůči organickému znečištění, vysokým výkyvům pH, nedostatku kyslíku atd., a díky tomu byli dříve raci vnímáni jako významný bioindikátor čisté a kvalitní vody. Vymírání a úbytek račích populací, je následek nejen rozsáhlého znečišťování vodních toků, ale také zavlečení řady nepůvodních druhů, kteří vykazují odlišné chování, jsou tolerantnější a přizpůsobivější ke znečištění životního prostředí a zároveň disponují rychlejší životní strategií než naši původní raci. Původní raci mohou být těmi nepůvodními také vytlačováni na méně vhodná místa, včetně těch s vyšší hrozbou predátorů (Mather a Stein, 1993; Garvey a kol., 1994).

2.2.1. Račí mor

Račí mor je devastující onemocnění vysoce nebezpečné pro všechny raky nepocházející ze Severní Ameriky. Způsobuje ho parazit *Aphanomyces astaci* (Oomycetes), česky nazývaný jako hnileček račí. Toto mycelium rostoucí v těle hostitele (raka), tvoří za určitých podmínek sporangia. Ta produkují do vodního prostředí pohyblivé zoospory, které umožňují šíření patogenu. Po přisednutí na povrch těla nového hostitele vznikají ze zoospor cysty, které klíčí a parazit prorůstá do kutikuly, čímž se cyklus uzavírá. Akutní fáze nákazy se projevuje neklidem a neobvyklou aktivitou postižených jedinců, křečemi, upadáváním končetin a hynutím. Dnes už také víme, že se jedná o nevyléčitelné onemocnění, které se velmi snadno šíří např. manipulací s hynoucími raky, zasaženou vodou, nebo předměty, které byly vystaveny přítomnosti tohoto patogenu (Kozubíková a Petrusek, 2009)

Severoameričtí raci jsou díky imunitní reakci, která výrazně omezuje růst parazita v kutikule a nedovoluje mu prorůstat do těla, mnohem odolnější než původní evropské druhy (Cerenius a kol., 2003). Tento parazit však stále zůstává živý a může se rozmnožovat, čímž se do vody uvolňují zoospory a dochází k přenosu infekce na další hostitele (Svoboda, 2011). A protože dosud nebylo zjištěno, že by nákaza račím morem nějak ovlivňovala např. blešivce, berušky nebo jiné korýše, kteří se běžně vyskytují ve stejných habitatech jako raci (Kozák a kol., 2013), jsou právě raci nepocházející ze Severní Ameriky tou nejohroženější skupinou. Výskyt vybraných původních a nepůvodních druhů raků a račího moru v České republice je vyobrazen na obrázku 1).

Existují však vzácné výjimky, kdy některé populace původních raků v severní Evropě, Rumunsku nebo Turecku zjevně přežívají infekci tímto parazitem mnohem déle, kdy raci nevykazují zjevné poškození (Jussila a kol., 2011; Kozubíková, 2011; Pârvulescu a kol., 2012).



Obrázek 1: Výskyt populací původních/nepůvodních druhů raků a račího moru na území České republiky (převzato z Agentury ochrany životního prostředí ČR, 2018)

2.3. Nepůvodní druhy raků na území Evropy

Před rokem 1975 byly do Evropy, za účelem komerčního chovu nebo vysazení na místa, kde račí populace zanikly v důsledku račího moru vysazeni tři nepůvodní druhy raků rak pruhovaný, rak signální a rak červený *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Kozák a kol., 2013). V literatuře bývají tyto druhy označované jako „Old NICS"-*Old Non-Indigenous Crayfish Species,* tj. „staré" nepůvodní druhy raků. Vysazení těchto tří druhů mělo za následek nejen vyhynutí tisíců populací původních raků, ale i značně devastující dopady na nově osídlené ekosystémy. Jedná se totiž o značně „úspěšnější", agresivnější, dříve dospívající a rychleji rostoucí druhy raků, než jsou evropské původní druhy. Jejich rozšíření ve volné přírodě je způsobeno zpravidla úniky a mnohdy i úmyslným vypouštěním jedinců z akvarijních chovů. Právě akvarijní chovy a s tím spojená i jednoduchá dostupnost nepůvodních i exotických druhů raků i v internetových obchodech představují značnou hrozbu. Obrovské nebezpečí vyplývá především z faktické nemožnosti efektivní kontroly těchto aktivit, protože někteří chovatelé se nezdráhají vysadit přemnožené jedince do volné přírody a tím ohrožují nejen původní raky, ale i celé biocenózy. Díky tomu můžeme po roce 1980 pozorovat značný nárust počtu dalších nepůvodních druhů, označovaných jako „New NICS", tj. "nových" nepůvodní druhů raků a jejich rychlou expanzi. Invaze nepůvodních raků a s tím spojené vymírání původních populací jen poukazuje na značnou a lepší „vybavenost" nepůvodních raků. Introdukovaní raci jsou navíc mnohdy schopni své chování upravit dle společenstva nově osídlených vodních útvarů (Pintor a kol., 2008; Hanshew a Garcia 2012), a proto jsou často využívaní jako modelové organismy pro experimentální účely při výzkumu biologických invazí, nebo behaviorálních studiích (Gherardi a kol., 2012; Lodge a kol., 2012).

Značnou výhodu před původními druhy mají právě díky své životní reprodukční a růstové strategii. Nepůvodní druhy raků v Evropě obvykle řadíme k tzv. r-stratégům, kteří jsou charakterističtí svým rychlým růstem, časnou pohlavní dospělostí, vysokou plodností a v mnohých případech i krátkověkostí. Jedná se tedy o přesný opak kategorie K-stratégů, kam řadíme naše původní raky. Reynolds a kol. (2013) uvádí, že raci patřící ke kategorii r-stratégů jsou schopni dominovat především ve více znečištěných lokalitách, zatímco v lokalitách s vyšší kvalitou prostředí mohou dominovat K-stratégové. Kozák a kol. (2015) pak také poukazují na vyšší denní i noční aktivitu, kterou v porovnání s původními druhy vykazují nepůvodní raci, což jim dává značnou výhodu v získávání potravy i úkrytů (Garvey a kol., 1994). Hale a kol. (2016) pak doplňují, že se jedná o značně agresivnější druhy.

2.3.1. „Staré“ nepůvodní druhy raků

Rak pruhovaný

Rak pruhovaný byl prvním do Evropy dovezeným nepůvodním račím druhem (v roce 1890 vysazen na území dnešního západního Polska). Jeho domovinou jsou Spojené státy americké, avšak díky lidské činnosti se dnes tento druh vyskytuje i na mnoha lokalitách Evropy. Jeho výskyt byl shledán i na území České republiky, kam se pravděpodobně dostal přirozenou migrací proti proudu Labe z Německa (Petrusek a kol., 2006). Díky své migrační schopnosti, sekundárním introdukcím, a tedy i poměrně značnému rozšíření, agresivitě a schopnosti přenášet račí mor je navzdory své menší velikosti silnou hrozbou pro naše původní druhy. Zároveň dokáže snášet i silné organické znečištění a nevadí mu ani částečné vyschnutí ekosystému (Holdich a kol., 2006). Značnou odlišností tohoto druhu oproti evropským rakům je především jeho způsob reprodukce. K páření dochází jak na podzim, jako to známe u našich původních raků, tak na jaře. Kozák a kol. (2013) připisují význam dvojího páření jakési pojistce produkce potomstva i při nepříznivých podmínkách prostředí, včetně nízké populační hustoty (nízká pravděpodobnost setkání se obou pohlaví pro účely páření). Mimo to, byla u raka mramorovaného zjištěna tzv. „fakultativní partenogeze“. Jedná se o typ „příležitostné“ partenogeneze, kdy je samice schopná reprodukce bez přítomnosti samce a všichni vzniklí potomci nesou totožnou genetickou informaci jako matka (Groot a kol., 2003).

Rak signální

Druhým úspěšně introdukovaným rakem do Evropy z USA je rak signální. Prvotní rozšíření toho druhu v Evropě, spadá na území Švédska, kam byl roku 1959 poprvé dovezen z Kalifornie (Svärdson, 1995). První záznamy o introdukci raka signálního na území tehdejšího Československa spadají do roku 1980. Uvádí se, že na naše území bylo dovezeno 1 000 ráčat a rozsazeno na min. čtyři lokality (Policar a Kozák, 2000). Díky nově vzniklým evropským populacím, či introdukci přímo z Ameriky, je rak signální lokalizován na téměř 30 evropských teritoriích a jedná se tak o nejrozšířenější nepůvodní račí druh kontinentu.

Více se tímto druhem zabývám v samostatné kapitole 2.5.

Rak červený

Třetím druhem s „dlouhou“ introdukční historií v Evropě je rak červený. Stejně jako výše uvedení zástupci je i on původem ze Severní Ameriky a ve Spojených státech amerických je znám z celkem 27 států (Taylor a kol., 2007). Prvotní vysazení tohoto druhu na území Evropy proběhlo ve Španělsku v roce 1973, kde se na základě prvotních výsledků této introdukce přistoupilo k jeho vysazení ve velkém a dnes se jedná o nejhojnější druh, obývající téměř celé území tohoto státu. Díky pomoci člověka, ale i díky jeho vysoké migraci je rak červený zaznamenán na mnoha evropských lokalitách. V posledních letech byl lokalizován ve středním a jižním Polsku (Maciaszek a kol., 2019) a na řadě lokalit v Maďarsku (Weiperth a kol., 2020; Veselý a kol., 2021). Hrozba toho druhu nespočívá jen v přenosu račího moru, ale díky svému způsobu života je schopný devastovat celé ekosystémy. Vyznačuje se především konzumací společenstev vodních rostlin, čímž mění jejich druhové složení (Gherardi a Lazzara, 2006; Gherardi a Acquistapace, 2007), obdobný vliv má i na vodní hmyz, měkkýše, vajíčka i vývojová stádia obojživelníků a ryb, z nichž někteří jsou tímto existenčně ohroženy (Gutiérrez-Yurrita a kol., 1998; Correia a Anastácio, 2008; Cruz a kol., 2008; Reynolds, 2011). Mezi další nežádoucí činnosti tohoto druhu patří např. budování hlubokých nor, což může vést ke zvýšenému zákalu vody v důsledku čehož může dojít ke komplexní změně celých ekosystémů a jejich potravních sítí (Anastácio a kol., 2005; Rodríguez a kol., 2005; Gherardi a Lazara, 2006; Holdich a kol., 2006; Matsuzaki a kol., 2009; Kouba a kol., 2013). Možné také je, že se tento druh dokáže rozmnožovat partenogeneticky, stejně jako rak pruhovaný nebo rak mramorovaný (Yue a kol., 2008; Buřič a kol., 2011).

2.3.2. „Nové“ nepůvodní druhy raků

Do skupiny „nových“ nepůvodních druhů raků řadíme dva australské zástupce rodu *Cherax,* patřící do čeledi Parastacidae a nejméně sedm severoamerických druhů z čeledi Cambaridae, rodů *Faxonius, Procambarus* a *Cambarellus* (Kouba a kol., 2014; Weiperth a kol., 2017). V budoucnu lze očekávat nálezy i dalších druhů chovaných pro okrasné účely (Weiperth a kol., 2017,2020).

Rak ničivý

Rak ničivý *Cherax destructor* (Clark, 1936) je původem z východní Austrálie (Munasinghe a kol., 2003). Tento poměrně velký druh raka bývá označován jako nejtypičtější zástupce rodu *Cherax* a zároveň jako nejznámější australský rak vůbec. Ve své domovině byl rozšířen především díky introdukci do chovů a následným únikům do volné přírody, což mělo negativní dopad nejen na původní endemické druhy raků, ale i na nově osídlené ekosystémy (Horwitz, 1990; Jasinka a kol., 1993). Do Evropy byl poprvé dovezen do Španělska, za účelem akvarijního chovu a akvakultury, a ačkoli byli jeho populace eradikovány račím morem, jeho výskyt ve volné přírodě byl lokalizován (Scalici a kol., 2009) např. na Sicílii (Deidun a kol., 2018). Nebezpečným pro naše původní druhy se rak ničivý vyznačuje především svou vysokou mírou agresivity a teritoriálním chováním (Holdich a kol., 2006; Kouba a kol., 2013). Je rovněž citlivý na račí mor, avšak méně, než evropské druhy (Mrugała a kol., 2016).

Rak červenoklepetý

Rak červenoklepetý *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) je nesporně významným druhem akvakultury a je rovněž značně oblíbený mezi akvaristy. V Evropě se rozšířil především díky dovozu na konzum nebo jako obchodovaný druh mezi akvaristy. Původní areál výskytu představují státy severovýchodní Austrálie a jižní část Nové Guinei (Lawrence a Jones, 2002; Wingfield, 2008). Především díky rozšíření v akvakultuře se jedná, po raku červeném, o druhý celosvětově nejrozšířenější druh. Tento druh byl lokalizován na 67 teritoriích a na všech kontinentech kromě Antarktidy, byli hlášeny jeho divoké populace (Haubrock a kol., 2021), např. v Indonésii (Patoka a kol., 2018), Španělsku (Rodríguez a kol.,

2021) a termálních lokalitách ve Slovinsku (Jaklič a Vrezec, 2011) a v Maďarsku (Weiperth a kol., 2020).

Jedná se o vysoce plodný a rychle rostoucí druh, který je v chovech poměrně málo agresivní a pouze v omezené míře si buduje nory. Je tolerantní vůči organickému zatížení, nízkému obsahu kyslíku i řadě nemocí, přesto se jedná o druh citlivý vůči nákaze račím morem. Vyznačuje se vysokou výtěžností masa, které je na trhu velice ceněno (Du Boulay a kol., 1993; Medley a kol., 1993; Jones, 1995; Holdich a kol., 2006). Není schopný dlouhodobě přežívat při teplotách nižších než 10 °C (Semple a kol., 1995), což potvrzuje i nedávný experiment Veselého a kol., (2015).

Rak kalikový

Rak kalikový *Faxonius immunis* (Hagen, 1870) je menší rak, který je zároveň jeden z nejrozšířenějších druhů Severní Ameriky. Taylor a kol. (2007) uvádějí, že tento rak obývá téměř 30 států USA a Kanady, avšak v řadě z nich je nepůvodní. Šíření tohoto druhu bylo velkou měrou způsobeno rybáři, kteří jej s oblibou využívali jako nástrahu při lovu ryb (DiStefano a kol., 2009), kdy zbylí, již nepotřební jedinci, často končili ve vodách dané lokality. V Evropě byl výskyt toho druhu poprvé zaznamenán v polovině devadesátých dvacátého století let v jižním Německu (Dussling a Hoffmann, 1998; Dehus a kol., 1999). Kouba a kol. (2013,2014) uvádí, že byli pravděpodobně do Evropy zavezeni jako rybářská nástraha kanadských vojáků, kteří byli alokováni na letecké základně poblíž lokalit, kde byl druh poprvé objeven. Díky vysoké rychlosti růstu, vysoké plodnosti a časnému pohlavnímu dospívání řadíme raka kalikového mezi r-stratégy (Kouba a kol., 2014). Jeho nebezpečnost lze dokumentovat úspěšným vytlačováním již dříve přítomných populací invazního raka pruhovaného, nebo hloubení nor, které mu umožňují úkryt a tím i úspěšné přezimování (Tierney a kol., 2000; Chucholl a kol., 2008). Rak kalikový byl potvrzen také jako nosič patogenu račího moru ve volné přírodě (Filipová a kol., 2013; Schrimpf a kol., 2013).

Rak mladistvý

Rak mladistvý *Faxonius juvenilis* (Hagen, 1870) je obecně označován za menší druh raka (Hamr, 2002), jeho domovinou jsou především lokality v povodí řeky Ohio států Kentucky a Indiana (Hobbs, 1974; Simon, 2001; Taylor a kol., 2007). V Evropě se tento druh poprvé objevil ve Francii, kde byl lokalizován na dvou rybnících místní restaurace, která je nabízela jako delikatesu svým zákazníkům (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Chucholl a Daudey, 2008). Odtud se úspěšně rozšířil do přilehlé řeky. Podobně jako i ostatní zástupci rodu *Faxonius* jsou raci toho druhu schopni rychlé reprodukce, vyznačují se značnou plodností, zvýšenou odolností vůči znečištění životního prostředí a zároveň jsou přenašeči račího moru (Kozák a kol., 2013).

Rak statný

Rak statný *Faxonius virilis* (Hagen, 1870) je díky širokému přirozenému výskytu a rozsáhlým introdukcím považován za nejrozšířenější druh raka ve Spojených státech amerických a Kanadě (Taylor a kol., 2007). Dnes už o populaci tohoto druha raka víme i z několika evropských lokalit (Kouba a kol., 2014). S největší pravděpodobností je rak statný zodpovědný za úbytek vodních rostlin na lokalitách v Nizozemsku (Soes a Koese, 2010). Řada vlastností, jako časné dospívání, relativně vysoká plodnost, krátká inkubace, rychlí růst (Momot, 1967; Weagle a Ozburn,1972; Corey,1987) , vysoká agresivita (Bovbjerg, 1970), hloubení rozsáhlých nor (Hazlett a kol., 1974; Hazlett a Rittschof, 1985), společně se schopností odolávat nízkým teplotám (Williams a kol., 2011) charakterizuje raka statného jako potencionální invazní druh s významným dopadem na vodní ekosystémy (Kouba a kol., 2014).

Rak klínový

Rak klínový *Procambarus* cf *acutus* (Girard, 1852) je krátkověký severoamerický druh raka, vzhledově i biologií podobný raku červenému (Kozák a kol., 2013). V Evropě byl poprvé zaznamenán v 2005 v Nizozemí (Soes a van Eekelen, 2006). Někteří autoři, jako Koese (2008), nebo Soes a Koese (2010) však informují o pozorovaní přítomnosti jedinců tohoto druhu na území Evropy již v roce 2002. Lokalizován byl např. v jihovýchodní Anglii (Almeida a kol., 2014) a v poslední době také na čtyřech místech na severu Belgie (Scheers a kol., 2020). Tento

rak vytváří populace jak v pomalu tekoucích potocích a řekách, tak v bažinatých stojatých vodách. Vzhledem k podobným požadavkům prostředí jako u raka červeného, a především díky schopnosti budování nor mohou tito raci přežívat i na lokalitách, které dočasně vysychají (Kozák a kol., 2013).

Rak mramorovaný

Ačkoli je dnes rak mramorovaný již považován za samostatný druh (Lyko, 2017), ještě donedávna se předpokládalo, že se jedná o partenogeneticky se rozmnožující formu raka klamavého *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) (Martin a kol., 2010), jehož původním areálem výskytu jsou státy Florida a Georgia (Taylor a kol., 2007; Dorn a Volin, 2009). Před pozorováním volně žijících jedinců na území Evropy byl rak mramorovaný znám hlavně z akvaristických chovů, kde se na území Německa a později i Rakouska, od poloviny 90. let minulého století rozšířil a mezi chovateli se stal velmi žádaným druhem (Lukhaup, 2001; Kouba a kol., 2014). Díky svému specifickému mramorovému zabarvení, nenáročnosti na životní podmínky a unikátnímu způsobu rozmnožování je rak mramorovaný velmi oblíbený (Martin a kol., 2007).

Více informací o raku mramorovaném uvádím v samostatné kapitole 2.6.

Rak floridský

Rak floridský *Procambarus alleni* (Faxon, 1884), pro své populární zbarvení často označován také jako rak modrý, je druh široce dostupný v akvaristických obchodech (Chucholl, 2013). Jeho výskyt ve volné přírodě je znám velmi málo a přisuzuje se především únikům z akvaristických chovů (Kouba a kol., 2014). Nicméně, Chucholl (2013) tento račí druh, na základě biogeografie, biologie a ekologie druhu označil jako vysoce rizikový. Weiperth a kol. (2020) udávají, že se jedná o krátkověký druh, který dokáže obývat širokou škálu biotopů. V období sucha se může ukrývat do již vytvořených nor, nebo si budovat nové. A zároveň udávají, že se jedná o značně agresivní, rychle rostoucí druh se schopností přenášet račí mor. Prozatím byl ve volnosti zaznamenán v Německu a opakovaně v Maďarsku.

Rak mexický

Rak mexický *Cambarellus patzcuarensis* (Villalobos, 1943) (označovaný také jako zakrslý/trpasličí mexický rak), byl na území Evropy poprvé zaznamenán v roce 2017, konkrétně v Budapešti. Jednalo se o první záznam populace raka mexického mimo Severní Ameriku (Weiperth a kol., 2017). Jedná se o možného přenašeče patogenu račího moru. Mezi akvaristy jsou rozšířeni především jeho oranžově zbarvení jedinci.

Tabulka 1: Porovnání hlavních parametrů vybraných původních a nepůvodních druhů raků s výskytem v Evropě

Druh původní/ nepůvodní	Pleopodální plodnost	Pohlavní dospělost	Ohrožený račím morem	Mezidruhová agresivita	Délka inkubace	Délka života	Reference
Rak říční	90-260	3-5 let	Ano	Nízká	7-8 měsíců	až 20 let	Abramovitz,1996; Ackefors a kol., 1989; Faller a kol., 2006; Huner a barr, 1991; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2013; Mackevičienė a kol., 1999; Skurdal a Taugbøl, 2002; Stucki,2002; Štambergová a kol., 2009
Rak kamenáč	40-100	3 roky	Ano	Nízká	7-9 měsíců	<10 let	Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2013; Pöckl a kol., 2006
Rak bahenní	200-400	3-4 roky	Ano	Nízká	7-8 měsíců	<10 let	Aleknovich a Kulesh, 1996; Balik a kol., 2005; Holdich a kol., 2006; Kovačeva, 1998; Kozák a kol., 2009,2013; Köksal, 1988; Pöckl a kol., 2006; Skurdal a Taugbøl, 2002
Rak pruhovaný	100-500	1-2 roky	Ne	Vysoká	1-2 měsíce	2-3 roky	Hamr, 2002; Henttone a Huner, 1999; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2006; Stucki, 2002; Pöckl a kol., 2006
Rak signální	200-500	2-3 roky	Ne	Vysoká	7-8 měsíců	<20 let	Abrahamsson, 1971; Holdich a kol., 2006; Kirjavainen a Westman, 1995, 1999; Savolainen a kol., 1996
Rak červený	200-700	5 měsíců	Ne	Vysoká	↑°C 2-3 týdny, ↓°C až 6 měsíců	1,5- 5 let	Crandall a Buhay, 2008; Holdich a kol., 2006; Huner a Barr, 1991; Huner, 2002; Kozák a kol., 2013; McClain a Romaire, 2007; Smart a kol., 2002; Olouch, 1990; Pöckl a kol., 2006
Rak mramorovaný	obv. 50-200 max. 400-700	25-35 týdnů	Ne	Vysoká	3 týdny	až 4,5 roku	Holdich a kol., 2006; Hossain a kol., 2019; Vogt, 2010; Chucholl a Pfeifer, 2010; Jones a kol., 2009; Kozák a kol., 2013; Lipták a kol., 2016,2017; Seitz a kol., 2005; Patoka, 2019

2.4. Akvaristické chovy a legislativa

Česká republika hraje unikátní roli v rámci celosvětového obchodu s akvaristickými raky a společně s Německem je hlavním trhem, přes který se raci dostávají ke koncovým chovatelům. V porovnání se Severní Amerikou se na našem území chová řádově více druhů. Na tuzemském trhu se objevuje cca 30 druhů původem ze Severní Ameriky, Indonésie, nebo Nové Guinei. Tito raci jsou velmi snadno dostupní jak na internetu, tak mezi chovateli, kteří mnohdy vůbec neznají důvody, proč je vlastnictví některých druhů zakázáno a nejsou si vědomi ani rizik spojených s vypuštěním do volné přírody (Patoka, 2019).

Obchodování a manipulaci s invazními druhy mělo zamezit nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 1143/2014 o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů, které vstoupilo v platnost 1.1.2015, bohužel, i tato legislativa se zdá býti nedostatečná (Patoka a kol., 2018). A protože invazní druhy raků se vyznačují značnou agresivitou a nebezpečností pro ostatní živočišné druhy i celé ekosystémy, není překvapivé, že několik z nich, konkrétně rak pruhovaný, rak signální, rak červený, rak statný a rak mramorovaný jsou na základě Nařízení komise (EU) 2016//1141 na Seznamu invazních druhů s významným dopadem na Evropu. V současné době také výše zmíněné nařízení společně s nařízením Evropské komise (EU) č. 1143/2014 zakazují dovoz, odchov a chov raků mramorovaných v Evropské unii.

Uchování je povoleno pouze za dodržení přísných opatření a patřičných povolení za účelem výzkumu (Hossain a kol., 2018).

Původní druhy raků v ČR jsou chráněny hned několika zákony. Směrnice Rady (ES) č. 92/43/EHS, o ochraně přírodních stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin stanovuje, že rak kamenáč je druh vyžadující zvláštní ochranu, zároveň definuje podmínky odchytu, transportu a manipulace s rakem kamenáčem a rakem říčním. Povinnosti vyplývající z této směrnice jsou v České republice začleněny do zákona č. 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, ve znění pozdějších předpisů. Podle seznamu zvláště chráněných živočichů ve vyhlášce MŽP č. 395/1992 Sb., kterou se provádějí některá ustanovení zákona České národní rady č. 114/1992 Sb., patří rak kamenáč i rak říční mezi kriticky ohrožené druhy. Rak bahenní je zařazen do kategorie ohrožených živočichů, kdy je zakázáno sbírat, přemisťovat, zraňovat nebo prodávat či vyměňovat, a to i mrtvé jedince nebo části jejich těl.

Výjimku ze zákazu může udělit příslušný krajský úřad nebo pověřené správy CHKO, a to především v zájmu ochrany přírody, či za účelem výzkumné, ochranářské nebo pedagogické činnosti, která je podmíněna doporučením odborníků (Svobodová a kol., 2010; Patoka, 2012).

2.5. Rak signální

2.5.1. Popis druhu

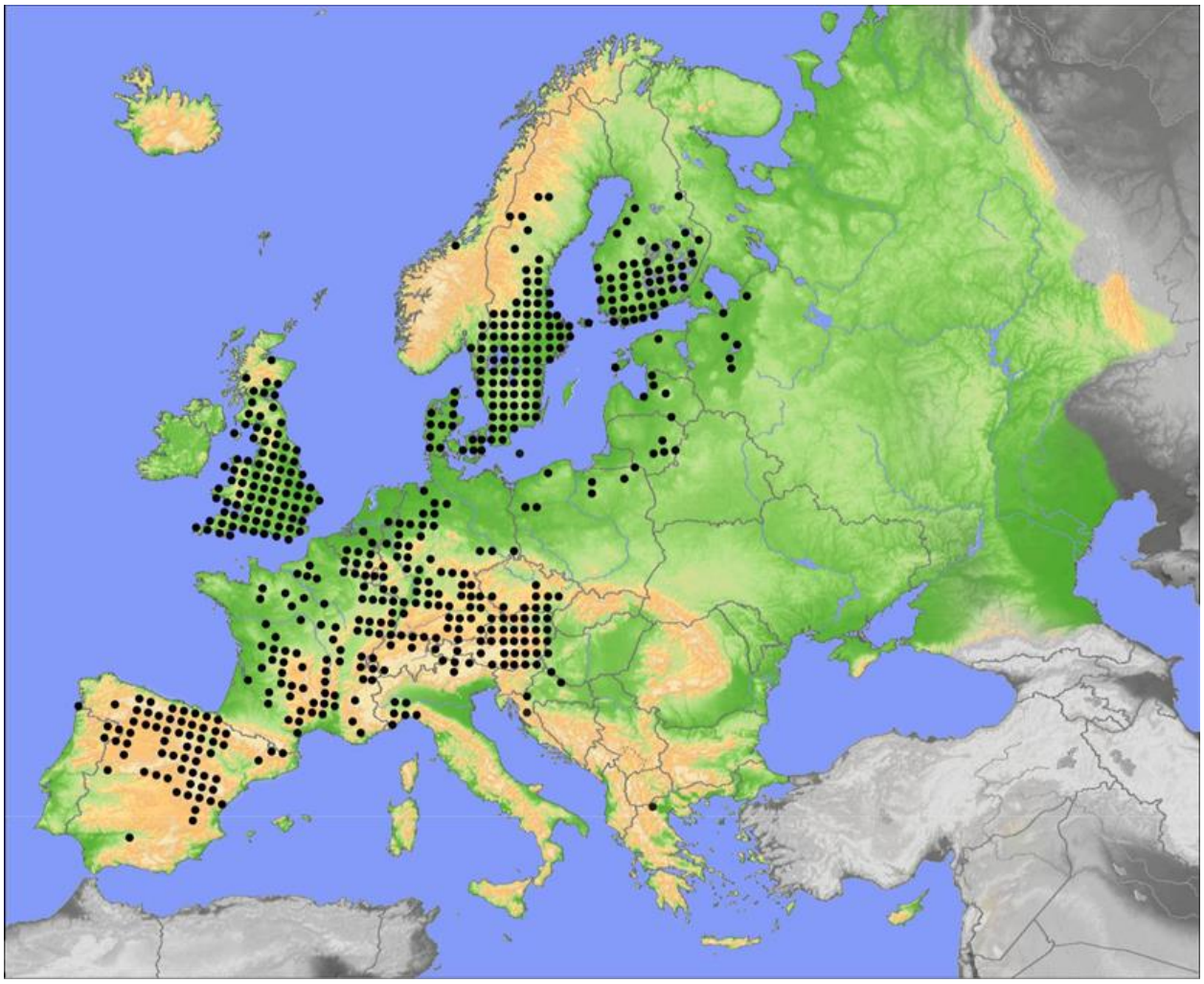
Svou tělesnou stavbou je velmi podobný našemu raku říčnímu. Na první pohled bezesporu dominují jeho mohutná klepeta a celková délka těla tohoto raka může dosahovat až 16 cm. Zbarvení těla je proměnlivé, stejně jako i u jiných druhů raků, v závislosti na charakteru obývaného biotopu. Jako charakteristické však bývá uváděno více či méně tmavě hnědé zabarvení (Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2013). Mezi nejdůležitější determinační znaky řadíme přítomnost dvou párů postorbitálních lišt, absenci bočních trnů za týlní rýhou a hladký povrch hlavohrudi i klepet. Druhově specifická je přítomnost bílé až tyrkysové skvrny na kloubu svrchní strany klepet (viz. Obrázek 2), naproti tomu spodní strana klepet je sytě červená. Délka života tohoto druhu je odhadována na 20 let (Holdich a kol.,2006; Pöckl a kol., 2006).

Obrázek 2: Rak signální *Pacifastacus leniusculus* (převzato z Natura Bohemica, 2016; foto Adam Bednaří

2.5.2. Rozšíření

První zmínky o introdukci raka signálního do Evropy spadají na území Švédska, kam byl dovezen roku 1959 z Kalifornie, a díky rozsáhlým vysazováním a podpoře ráčat z již dříve vzniklých chovů se rozšířil na značnou část území tohoto státu. Dále byl ilegálně dovezen do Rakouska a Francie. V důsledku dalších introdukcí, úniků z odchovných zařízení a samovolného šíření je s nově hlášeným výskytem na Slovensku, v Norsku, Chorvatsku, Estonsku a Rusku s téměř 30 osídlenými teritorii nejrozšířenějším nepůvodním druhem v Evropě (Holdich a kol., 2006, 2009).

V srpnu 2006 byla v úseku řeky Moravy mezi Slovenskem a Rakouskem potvrzena přítomnost signálních raků pocházejících pravděpodobně z dovozu rakouskými rybáři, nebo invazí z volné přírody (Petrusek a Petrusková, 2007). Ve stejném roce byly poprvé nelezeni jedinci v Norsku (Johnsen a kol., 2007) a v roce 2009 na dalších čtyřech lokalitách poblíž Osla. Tyto norské populace byly vyhubeny pesticidem BETMAX VET na bázi cypermethrinu (Sandodden a Johnsen, 2010). V důsledku úspěšné introdukce ze 70. let minulého století napadli raci signální řeku Muru (v roce 2003) a Drávu (v roce 2007) ve Slovinsku (Vrezec a kol., 2013) a později byl zaznamenán jejich výskyt v Chorvatsku (Maguire a kol., 2008). Přítomnost signálních raků byla zaznamenána také v Koraně (řeka procházející Chorvatskem a Bosnou a Hercegovinou; Hudina a kol., 2013), v Estonsku a také na ostrově Saarema, který byl na četnost raků říčních velmi bohatý (Paaver a Hurt, 2009). Objevil se také na území Ruska v regionech Leningradu a Novgorodu, což vzhledem k silné populaci vyskytující se v sousedním Finsku není překvapující. Zvláště rozšířený je tedy ve Švédsku, Finsku a Anglii, nicméně jejich nelegální šíření je neustále hlášeno po celé Evropě. Na základě podrobných průzkumů týkajících se přítomnosti raků v několika spolkových zemích Německa se předpokládá podstatné rozšíření nejen v této zemi, ale i ve Francii, Rakousku, Lotyšsku či České republice. Lze tedy předpokládat, že i přes relativně skromné rozložení zobrazené na mapě (viz. Obrázek 3), lze očekávat podobnou situaci v Polsku, Litvě, Bělorusku, Itálii a dalších oblastech (Kouba a kol., 2014).



Obrázek 3: Rozšíření raka signálního v Evropě (převzato z Kouba a kol., 2014)

2.5.3. Biologie

Pohlavní dospělost u raků signálních je dosažena ve dvou (samci), potažmo třech letech (samice) (Abrahamsson, 1971; Kirjavaienen a Westman, 1995, 1999). V tomto věku dosahují jedinci velikosti okolo 6 až 9 cm a pleopodální plodnost samic bývá až 500 vajíček. Daleko běžnější je průměrná hodnota v rozmezí mezi 200-400 ks vajíček (Savolainen a kol.,1997; Kirjavaienen a Westman 1999). Abrahamsson a Goldman (1970) například uvádějí průměrnou pleopodální plodnost 110 vajíček. McGriff (1983) potom uvádí 201 vajíček a za extrémní hodnotu považujeme 952 vajíček, která byla zjištěna Savolainenem a kol. (1997). Průměrná velikost vajíček bývá uváděna v rozmezí od 2,3 mm do 3 mm, a v průběhu embryogeneze se lehce zvyšuje (Kouba a kol., 2011). K rozmnožování a kladení vajíček dochází většinou v průběhu října. Inkubační doba, v závislosti na teplotě vody, se pohybuje od 166 do 280 dní,

resp. od 1500 do 2200 °D (denní stupeň), ale průměrně je okolo 1900 °D (Lewis a Horton, 1997; Lewis, 2002).

V našich zeměpisných šířkách se ráčata obvykle líhnou koncem května (Buřič a kol., 2007; Kouba, 2007), ovšem doba líhnutí koreluje s teplotou vody a k líhnutí může docházet již od konce března do konce července (Abrahamsoon a Goldman, 1970; Lewis, 2002; Štambergová a kol., 2009). V porovnání s rakem říčním dochází k líhnutí ráčat raka signálního ve stejných podmínkách o 3-4 týdny dříve (Jonsson, 1995), což dává ráčatům tohoto druhu výrazný ekologický náskok. Vylíhnutá ráčata jsou plně závislá na matce a jejich hmotnost se pohybuje v rozmezí okolo 16 mg. Zhruba po týdnu dochází k prvnímu svlékání do II. vývojového stádia, kdy se ráčata osamostatňují a začínají přijímat potravu (váží 25 až 30 mg). Ve III. vývojovém stádiu je již ráče morfologicky velmi podobné dospělému jedinci a dosahuje hmotnosti v průměru 46 mg a délky 12 mm (Kanta, 2007).

Stejně jako u všech druhů raků je rychlost růstu podmíněna řadou biotických a abiotických faktorů. Mezi nejzásadnější patří teplota vody, která, jak uvádí Kozák a kol. (2009) má zásadní vliv na růst, protože ovlivňuje délku období mezi jednotlivými svlékáními. Velikost ráčat po první vegetační sezóně se u raka signálního pohybuje okolo 30 mm, ve druhém roce života pak 60 mm (Westman a kol., 1993). V průběhu prvního roku života se mohou ráčata v závislosti na ekologických podmínkách svléknout až 11x. V průběhu let se potom frekvence svlékání snižuje. Mason (1963) a Flint (1975) zmiňují že od věku tří let se raci signální svlékají zpravidla 2x ročně a poté pouze jednou. Buřič a kol. (2021) pak doplňují, že při prvním svlékání vykazují samice izometrický růst (roste stejnoměrně celé tělo), zatímco při druhém svlékání rostou především sktruktury spojené s reprodukcí (roste především zadeček).

2.5.4. Ekologie

Ve svém přirozeném a původním areálu výskytu (Severní Amerika) obývá rak signální velmi rozmanité biotopy. Vyskytuje se v malých potocích, tůních, menších i větších řekách, a nakonec i podhorských jezerech. Díky svým ekologickým nárokům bývá rak signální často přirovnáván k našemu původnímu druhu raku říčnímu. V našich končinách osidluje obdobně jako původní evropské druhy raků především malé potoky, rybníky, přírodní jezera a jiné vodní nádrže (Souty-Grosset a kol., 2006; Štambergová a kol., 2009). Na rozdíl od původních evropských druhů je rak signální více tolerantní k nepříznivým podmínkám prostředí a celkovému znečištění. Obzvláště dobře snáší široké rozmezí salinit a vyskytuje se i v brakických vodách (Pöckl a kol., 2006). Obecně je charakterizován jako chladnomilný druh, ale pokusem Beckera a kol. (1975) byla letální teplota vody pro raka signálního zjištěna až na úrovni 32-33 °C. Vyžaduje také poměrně vysoký obsah ve vodě rozpuštěného kyslíku. Obecně lze říci že jeho rozšíření a hustota populace je vysoce závislá na teplotě vody, obsahu kyslíku, stupni eutrofizace, typu substrátu a také pH (Goldman 1973).

Rak signální je také znám pro svou vysokou životaschopnost bez dlouhodobého přístupu k vodě. V lokalitách s nedostatkem přirozených úkrytů si buduje vlhké nory a to až 65 cm hluboké (Guan, 1999), především v břehových liniích vodních nádrží a toků. V případě tekoucích a proudných vod tak podstatně přispívá erozi břehů (Kozák a kol., 2013).

Jak už víme, rak signální obývá podobné biotopy, jako původní druhy evropských raků a na některých lokalitách se mohou vyskytovat společně. Bohužel, raci signální jsou svou agresivitou a větší konkurenceschopností schopni původní druhy raků z dané lokality vytlačit a stejně jako řada dalších severoamerických druhů jsou přenašeči račího moru (Souty-Grosset a kol. 2006). Ale jsou známy i případy dlouhodobé koexistence raka signálního s rakem říčním na jedné lokalitě, ovšem tyto populace raků signálních obvykle nejsou promořeny oomycetou A. astaci, nebo je jejich nákaza původcem račího moru velmi slabá (Schrimpf a kol., 2013).

2.6. Rak mramorovaný

2.6.1. Popis druhu

Raka mramorovaného řadíme mezi menší druhy, dorůstá celkové délky těla okolo 10-12 cm, přičemž jedinci žijící v dobrých přirozených podmínkách v přírodě dorůstají větších rozměrů, než ti v akvaristických chovech (Patoka, 2019). Jedná se o značně krátkověký druh. Jak už samotné druhové jméno napovídá, zbarvení tohoto druhu je specifické svým mramorováním, (viz. Obrázek 4) které je pro každého jedince unikátní, stejně jako například lidské otisky prstů (Martin a kol., 2010). Mramorování je typické na hnědavém, tmavě hnědém, nebo zeleném podkladě, a je výrazné především na bocích hlavohrudi. Hlavohruď je hladká s několika trny za týlní rýhou. Postorbitální lišty jsou přítomny v jednou páru. Výrazné rostrum má hladké okraje a na konci se sbíhá do malého trojúhelníkového vrcholku. Klepeta raka mramorovaného jsou relativně drobná, dosahují přibližně poloviny délky hlavohrudi a na svém povrchu jsou jen slabě strukturovaná. Jejich spodní strana může nabývat různých barev od oranžové až po šedomodrou. Obě zápěstí klepet mají na vnitřní straně silně vyvinutý trn (Holdich a kol., 2006; Martin a kol., 2010; Kozák a kol., 2013).

Obrázek 4: Rak mramorovaný *Procambarus virginalis* (převzato z Profimedia.cz; foto: ardea.com/ Paulo Di Oliviera)

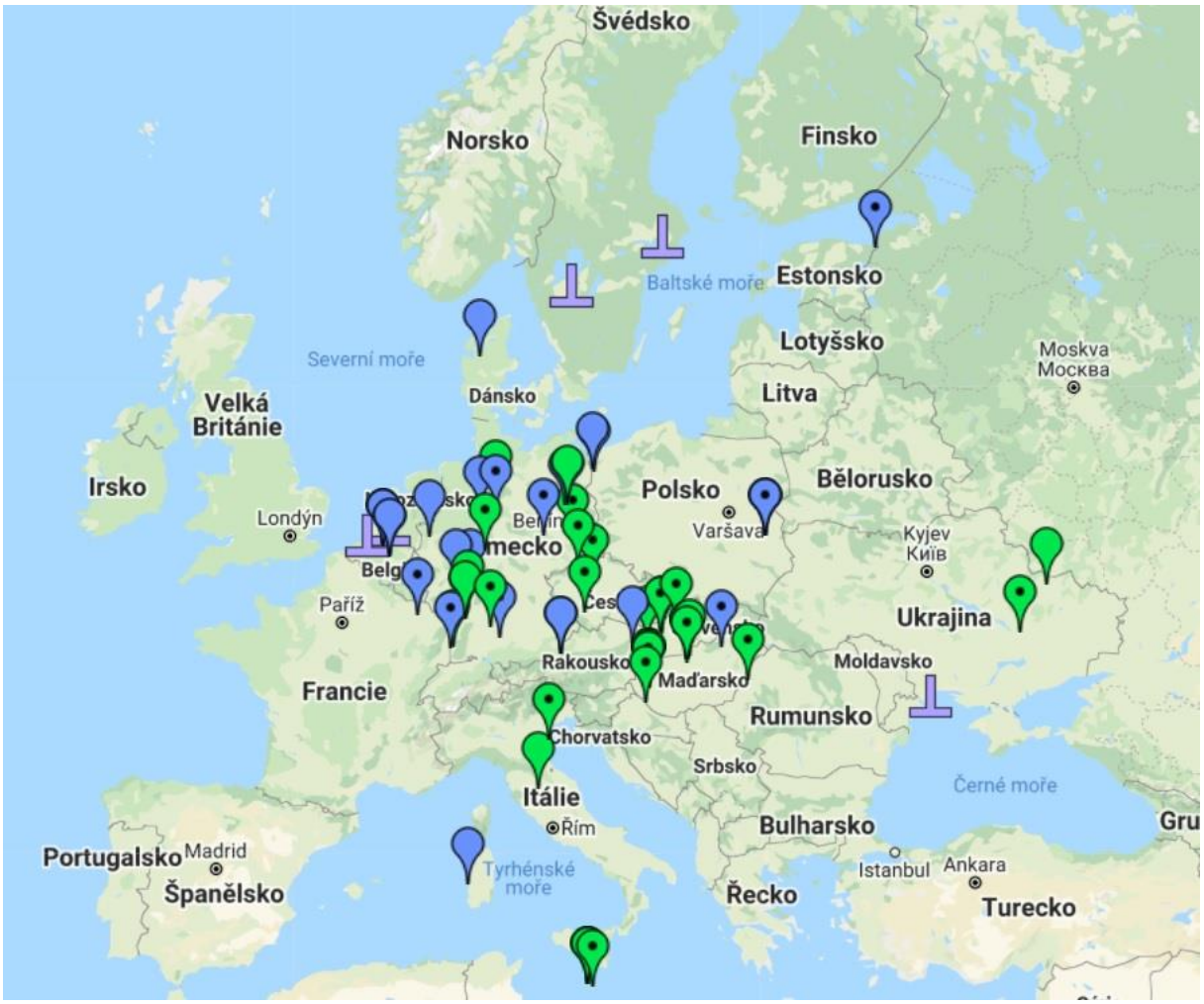
2.6.2. Rozšíření

Před pozorováním volně žijící populace byl rak mramorovaný znám pouze z akvaristických chovů, kde se velmi rychle množil (Souty-Grosset a kol., 2006), a tak byli chovatelé nuceni řešit problém co s přebytky. To vedlo nejen k poskytování přebytečných jedinců dalším chovatelům a akvaristickým obchodům, ale bohužel také k častému vysazování přemnožených jedinců do přírody (Holdich a kol., 2009; Chucholl a kol., 2012; Kouba a kol., 2014).

Poprvé byl volně žijící exemplář odchycen v roce 2003 v Německu (Martin a kol., 2010). Následně, v roce 2004 bylo nalezeno několik jedinců v Nizozemsku a jediný exemplář byl hlášen také v roce 2008 v již dobře etablované populaci červených raků v Itálii (Marzano a kol., 2009). Dramatické nálezy prosperujících populací raka mramorovaného byli hlášeny roku 2010 v Německu (Martin a kol., 2010) a také na Slovensku (Janský a Mutkovič, 2010). Byl zavlečen také na Madagaskar (Kawai a kol., 2009) a potvrzen byl i v Japonsku (Kawai a Takahala, 2010). Alarmující zprávy o výskytu mramorovaných raků dorazily také ze Švédska (Bohman a kol., 2013) a Chorvatska (Samardžić a kol. 2014).

V současné době se šíří po celé Evropě (Hossain a kol., 2019). Dnes jsou známy lokality s potvrzenou přítomností jedinců tohoto druhu i na území České republiky. Patoka a kol. (2016) objevili dvě populace mramorovaných raků vyskytujících se v systému nádrží v pražském Parku přátelství a v jedné tůni na Radovesické výsypce v severních Čechách. V následujících letech byly zaznamenány dvě další lokality.

Čtyři nové populace byly potvrzeny také na Slovensku (Lipták a kol., 2016, 2017), Ukrajině (Novitsky a Son, 2016), v Rumunsku (Pârvalescu a kol., 2019), Rakousku (Latzer a Pekny, 2018), Estonsku, Maltě (Deidun a kol., 2018) a v neposlední řadě také v Maďarsku (Weiperth a kol., 2020) a ve Francii (Grandjean a kol., 2021). Upřesňující mapa lokalit s výskytem raků mramorovaných na území Evropy je vyobrazena na obrázku 5.



Obrázek 5: Mapa Evropských lokalit, kde byly v přírodních ekosystémech objeveni mramorovaní raci. Pozice označené tečkou značí místa s prokázanými etablovanými populacemi; pozice bez tečky značí místa, kde byli zaznamenáni pouze jedinci, popřípadě je současný populační statut nejasný. Pozice označené zeleně pocházejí z publikovaných vědeckých článků. Polohy označené modře dosud nebyly ve vědecké literatuře popsány. Pozice označené „obráceným T“ představují místa, kde byli raci mramorovaní eliminovány (Faulkes, 2021)

2.6.3. Biologie

Tento rak se rozmnožuje výhradně pomocí tzv. apomiktické partenogeneze. Jedná se o druh nepohlavního rozmnožování, kdy matka produkuje geneticky naprosto identické potomky, tedy své klony (Hossain a kol., 2018). Samci se u tohoto raka vůbec nevyskytují. Samice v závislosti na teplotě vody a dalších významných atributech (potrava, roční období) (Hossain a kol., 2019) pohlavně dospívají poměrně záhy. Při teplotě vody 20-25 °C je tomu pouhých 25 až 35 týdnů (Seitz a kol., 2005). V tomto období je pohlavně dospělý rak mramorovaný poměrně malý (dosahuje celkové délky těla okolo 40 mm) a od toho se odvíjí i počet nakladených vajíček. Plodnost samic raka mramorovaného je ovlivněna také růstem. Se zvyšujícím se růstem a počtem snůšek se zvyšuje i počet nakladených vajíček (Kozák a kol., 2013; Hosssain a kol., 2019; Patoka, 2019). Obvyklá pleopodální plodnost raka mramorovaného je 50 až 200 vajíček u menších samic, u větších až 400 vajíček (Vogt, 2010; Hosaain a kol., 2019). Ve volné přírodě je však možné najít samice nesoucí kolem 700 vajíček (Jones a kol., 2009; Chucholl a Pfeiffer, 2010; Lipták a kol., 2017). Například u prvně rozmnožujících se samic pozorovali Hossain a kol. (2019) při teplotě vody ~ 20 °C pleopodální plodnost 349 ks, a u opakovaně reprodukujících 524 vajíček. Délka inkubace je velice krátká a při vyšších teplotách může být pouhé 3 týdny (Holdich a kol., 2006). V příznivých podmínkách se samice raka mramorovaného rozmnožují během celého roku, a to v 8. až 9. týdenních intervalech (Vogt a kol., 2004).

Vylíhnutá ráčata zpravidla zůstávají po dobu 4-5 dnů v I. vývojovém stádiu, kdy jsou k samici připevněna přes vaječný obal pomocí tzv. telsonového vlákna a speciálně zformovaných klepet majících zpětně zahnuté terminální háčky. Poté se svlékají do II. vývojového stádia trvajícího 6-7 dnů, které je rovněž závislé na matce. A po dobu 10-26 dnů zůstávají ve III. vývojovém stádiu, které je již plně samostatné a podobá se dospělému jedinci (Vogt a Tolley, 2004; Kozák a kol.,2015). Ačkoli jsou ráčata v tomto stádiu již plně vyvinutá, aktivně se pohybují a shánějí si potravu, jsou během tohoto období přitahována k matčiným ocasním panožkám (pleopodům) a tím chráněna od okolních vlivů (Seitz 2001; Vogt a Tolley, 2004; Vogt, 2008; Hossain a kol.,2018).

Rychlý růst, vysoká plodnost, častá reprodukce, krátká embryogeneze a časná pohlavní dospělost (Seizt a kol., 2005) často vede k rychlému přemnožení, a možnému rozhodnutí některých chovatelů nadbytečné jedince vysadit do volné přírody (Holdich a kol.,2009; Chucholl a kol.2012; Kouba a kol., 2014).

2.6.4. Ekologie

Raka mramorovaného lze velice snadno chovat, čemuž nasvědčují i skutečnosti jeho nenáročnosti na životní podmínky (Jimenez a Faulkes, 2010). Jedná se totiž o vysoce tolerantní a přizpůsobivý račí druh. Ačkoli se jedná o teplomilný druh, experimentálně bylo ověřeno, že je schopen úspěšně přezimovat i v podnebí mírného pásma. To koresponduje s potvrzenou reprodukcí na mnoha lokalitách v těchto klimatických podmínkách včetně lokalit, které během zimy zamrzají (Patoka a Kouba, 2017). Mnoho týdnů až měsíců je schopen snášet teploty pod 8 °C a nad 30 °C (Seitz a kol., 2005; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2009). Díky schopnosti budování nor je také schopen odolávat podmínkám dlouhého sucha (Kouba a kol., 2016)

Využívá širokou škálu zdrojů potravy, čímž pravděpodobně ovlivňuje a mění strukturu potravní sítě v ekosystému. Liptákem a kol. (2019) bylo zjištěno, že nejdůležitějším prvkem v potravně mramorovaných raků je detrit, v menší míře zastoupený i zoobentos, řasy či makrofyta. Studie Veselého a kol. (2021) pak poukazuje na trofické niky při společném výskytu s rakem pruhovaným, který se živil více detritem a vodními rostlinami, zatímco rak mramorovaný byl více masožravý. Díky vysoké přizpůsobivosti dokáže využívat zdroje potravy z různých trofických úrovní (Lipták a kol., 2019; Linzmaier a kol., 2020). Navíc je rak mramorovaný důležitým zdrojem potravy pro dravé ryby, což koresponduje s hypotézou o multitrofické funkční roli tohoto druhu v ekosystému. V důsledku své dominance v bentickém společenství má rak mramorovaný vysoký potenciál negativně ovlivnit místní druhovou rozmanitost a fungování ekosystému (Ruokonen a kol., 2014; Lipták a kol., 2017).

Rak mramorovaný byl shledán jako nejagresivnější račí druh u nás. Vyznačuje se vysokou konkurenceschopností, která může představovat vážnou hrozbu pro celé vodní biocenózy (Hossain a kol., 2018). Navíc bylo zjištěno, že srovnatelně velký rak mramorovaný si při soubojích nezadá s rakem červeným, který, jak již bylo zmíněno, je typickým invazním druhem vyznačujícím se značnou agresivitou a nebezpečností (Jimenez a Faulkes, 2011). Potencionální hrozbu tedy přináší i jediná samice tohoto druhu, která je v dobrých podmínkách schopná v krátké době osídlit novou lokalitu a díky schopnosti přenosu nákazy račím morem (Keller a kol., 2014), společně s dalšími vlastnostmi, se jedná o značnou hrozbu pro naše původní endemické druhy.

2.7. Význam teploty vody pro raky

Teplota vody je hlavní abiotický faktor, který ovlivňuje celou škálu životních dějů raků. Působí především na příjem potravy, aktivitu a rozmnožování (Bohl 1999; Maguire a kol., 2002). V průběhu roku se teplota vody v závislosti na lokalitě může výrazně měnit. Díky teplotní stratifikaci jezer, rybníků a jiných nádrží v podnebí mírného pásma dochází k teplotním změnám v průběhu roku, zatímco v horských potocích se tak výrazné teplotní změny v průběhu roku nevyskytují. Pozitivní závislost račí aktivity na teplotu vody udává Hamrin (1987) a Lozán (2000), kteří pozorovali vyšší aktivitu raků v teplejší vodě. S poklesem teploty vody dochází ke snížení aktivity raků (Sint a Füreder 2004) a raci začínají vyhledávat vhodné úkryty pro přezimování. Tento abiotický faktor ovlivňuje také rozmnožování, ke kterému u většiny původních evropských druhů raků dochází v podzimních měsících při poklesu teploty vody, líhnutí ráčat pak nastává až na jaře nebo začátkem léta následujícího roku. Evoluční termální biologie, včetně tepelné adaptace, je také složitě propojena s mnoha aspekty přežívání a rozšíření druhů v reakci na budoucí změnu klimatu. Ideální teploty nejsou rakům vždy k dispozici a změny v teplotním režimu mohou hrát zásadní roli ve snižování diverzity raků. Hodnoty teplotní tolerance pro původní druhy nebo potencionálně invazní druhy také umožňují předpověď úspěšného usazení (Kolar a Lodge, 2002) nebo rozsah budoucí expanze (Kimball a kol., 2004).

Každý račí druh má svá optimální teplotní rozmezí, ale přesnost takových hodnot je závislá na mnoha faktorech, například na zdravotním stavu (Westhoff a Rosenberger, 2016). Pro čeleď Astacide je optimální teplota v porovnání s ostatními čeleděmi nižší, pohybuje se v rozmezí 14-21 °C (Svobodová, 1987; Kozák a kol., 2013). Jako letální Ďuriš a kol. (2013) uvádí teplotu okolo 30 °C. Teplomilný australský rod *Cherax* má rozmezí optimálních teplot 20-30 °C. Pro v této práci uvedené zástupce rodu *Faxonius* (*F. immunis, F. juvenilis, F. virilis*) jsou uváděna teplotní optima v rozmezí 25-26 °C. Pro rod *Procambarus* (*P. clarkii, P. virginalis, P. cf. acutus, P. alleni*) v rozmezí 18-30 °C (Kouba a kol., 2013; Westhoff a Rosenberger, 2016).

Cílem našeho experimentu bylo zjistit, jak se „daří“ raku signálnímu a raku mramorovanému při teplotě vody ~16 °C. Pro raka signálního je tato teplota vody v rozmezí optimálních hodnot úspěšné reprodukce i růstu, zatímco Seitz a kol. (2005) u raka mramorovaného pozorovali při teplotě vody 15 °C a méně úplné zastavení reprodukce. Nízká teplota vody měla také velký vliv na růstové schopnosti raka mramorovaného v jejich pokusu.

Po dobu 150 dnů při teplotě vody 15 °C pozorovali přírůstek raka mramorovaného, izolovaného bezprostředně po dosažení samostatnosti, pouze 7 mm, respektive 100 mg. Za optimálních teplotních podmínek (25 °C) dosáhli 17,5 mm, respektive 1700 mg (Seitz a kol., 2005). Zvolená teplota ~16 °C využita v našem experimentu by neměla mít významný vliv na růst a reprodukci raka signálního, přičemž rak mramorovaný by ještě měl být schopný reprodukce, byť v očekávatelně nižší frekvenci, než je tomu v optimálních podmínkách, kdy může klást vajíčka vícekrát do roka (Vogt, 2015; Patoka, 2019).

3. MATERIÁL A METODIKA

Cílem této práce bylo porovnávání přežívání, růstu, poškození klepet a dozrávání raka mramorovaného a raky signálního chovaných v jedno-druhových a smíšených obsádkách (simulující společný výskyt na lokalitě). Studie probíhala na Experimentálním rybochovném pracovišti a pokusnictví Výzkumného ústavu rybářského a hydrobiologického ve Vodňanech (dále jen VÚRH). Tento ústav je součástí Fakulty rybářství a ochrany vod Jihočeské univerzity v Českých Budějovicích.

3.1. Materiál

Samice raků signálních s vajíčky pocházely z Křesánovského potoka (Vimperk), samice raka mramorovaného pak z vlastního laboratorního chovu. Pro dosažení srovnatelnosti výsledků byly k experimentu vybrány samice, jejichž ráčata dosáhli nezávislosti a tím započetí exogenní výživy ve stejný den.

3.2. Design testu

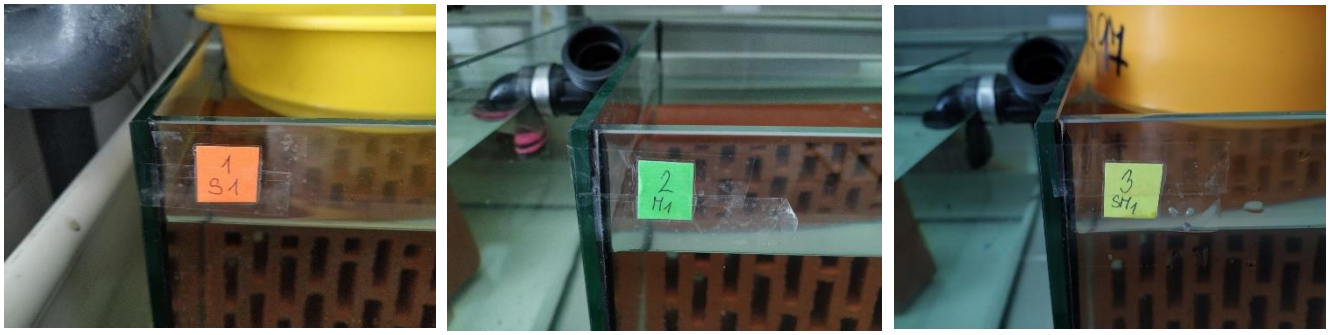
Pokus začal na konci května 2019 a trval 39 týdnů. Probíhal v recirkulačním systému s odchovnými akvárii (viz. Obrázek 6). Z důvodu minimalizace stresu byla k experimentu vyčleněna místnost s omezeným přístupem. V průběhu celého testu byla upravena fotoperioda na 14:10, 14 hodin světla a 10 hodin tmy. Teplota byla udržována pomocí chladícího zařízení.

Do žlabů v recirkulačním systému bylo umístěno celkem 15 akvárií o rozměrech (šířka 37 cm × délka 55 cm × výška 31,5 cm, využitelný objem 55 l). S cílem minimalizovat agresivitu a kanibalismus, byla akvária opatřena jednou pálenou hliněnou cihlou (6,5 × 28,5 × 13,5 cm) s 39 příčnými otvory (26 s profilem 1 x 3 cm a 13 otvorů s profilem 1 x 1 cm). Po 6 týdnech odchovu byly přidány také dva bloky spojených polypropylenových trubek, přičemž každý blok představoval tři podélně spojené trubky se dvěma dalšími umístěnými pyramidálně ve druhé vrstvě, jež sloužily za úkryt větším jedincům (Veselý a kol., 2017). Odtok vody každého akvária byl kvůli nechtěným únikům opatřen síťkou.

Obrázek 6: Recirkulační systém s odchovnými akvárii (foto autorka)

Každé akvárium bylo označeno číslem, počátečním písmenem umístěného druhu a číslem obsádky druhu (viz. Obrázek 7). Dle plánu bylo do každého akvária umístěno celkem

16 ks samostatných ráčat (ve II. vývojovém stádiu u raka signálního a ve III. vývojovém stádiu u raka mramorovaného). Do 5 akvárií (označených 1 S_1, 4 S_2, 7 S_3, 10 S_4, 13 S_5) bylo po 16 ks do každého akvária rozmístěno 80 ks ráčat raka signálního. Do 5 akvárií (označených 2 M_1, 5 M_2, 8 M_3, 11 M_4, 14 M_5) bylo do každého akvária po 16 ks rozmístěno celkem 80 ráčat raka mramorovaného. A do 5 akvárií (označených 3 SM_1, 6 SM_2, 9 SM_3, 12 SM_4, 15 SM_5) bylo do každého akvária umístěno 8 ks ráčat raka signálního a 8 ks ráčat raka mramorovaného, celkem zde tedy bylo rozmístěno 40 ks ráčat raka signálního a 40 ks ráčat raka mramorovaného. Pro celý experiment bylo využito 120 ks ráčat raka signálního a 120 ks ráčat raka mramorovaného.



Obrázek 7: Označení akvárií, 1 S_1= 1. akvárium s první jedno-druhovou obsádkou raka signálního. 2 M_1= 2. akvárium s první jedno-druhovou obsádkou raka mramorovaného. 3 SM_1= 3. akvárium s první smíšenou obsádkou raka signálního a raka mramorovaného (foto: autorka)

Raci byli krmeni 1x denně, po dobu 6 týdnů žábronožkou solnou (*Artemia salina*, Linnaeus, 1758) a rozmrazenými larvami pakomárů (patentky, *Chironomus* sp.), později pak rostlinnými peletami s přídavkem řas (Granugreen, Sera, Německo) a patentkami. Krmivo bylo podáváno vždy v přebytku a čištění (odsávání nespotřebovaného krmiva a sedimentu) akvárií probíhalo třikrát týdně (pondělí, středa, pátek). Aby byla minimalizována manipulace s ráčaty probíhalo v průběhu čištění akvárií každé tři týdny také vážení jedinců. Jedinci byli po osušení na savém papíru váženi na analytických vahách (Kern & Sohn GmbH, Balingen, Německo) s přesností na 0, 001 g a při této příležitosti bylo zaznamenáno jejich přežití, přítomnost chybějících klepet a dozrávání (přítomnost bílkovinných sekrečních žláz na spodní části zadečku u samic).

Denně byly sledovány základní fyzikálně-chemické parametry vody. Teplota vody a obsah ve vodě rozpuštěného kyslíku byly měřeny pomocí oxymetru Oxi 315i (WTW GmbH, Weilheim, Německo) a pH bylo měřeno pomocí pH metru pH 315i (WTW GmbH, Weilheim, Německo, viz. Obrázek 8). Teplota vody byla v průběhu celého experimentu stabilní a činila 16,0 ± 0,3 °C (průměr ± směrodatná odchylka). Obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě byl 8,4 ± 0,6 mg. l^{-1} a pH 7,7 ± 0,3.

Obrázek 8: Monitorování pH vody pomocí laboratorního metru inoLab pH 7110 S2 (WTW GmbH, Weilheim, Německo), (foto: autorka)

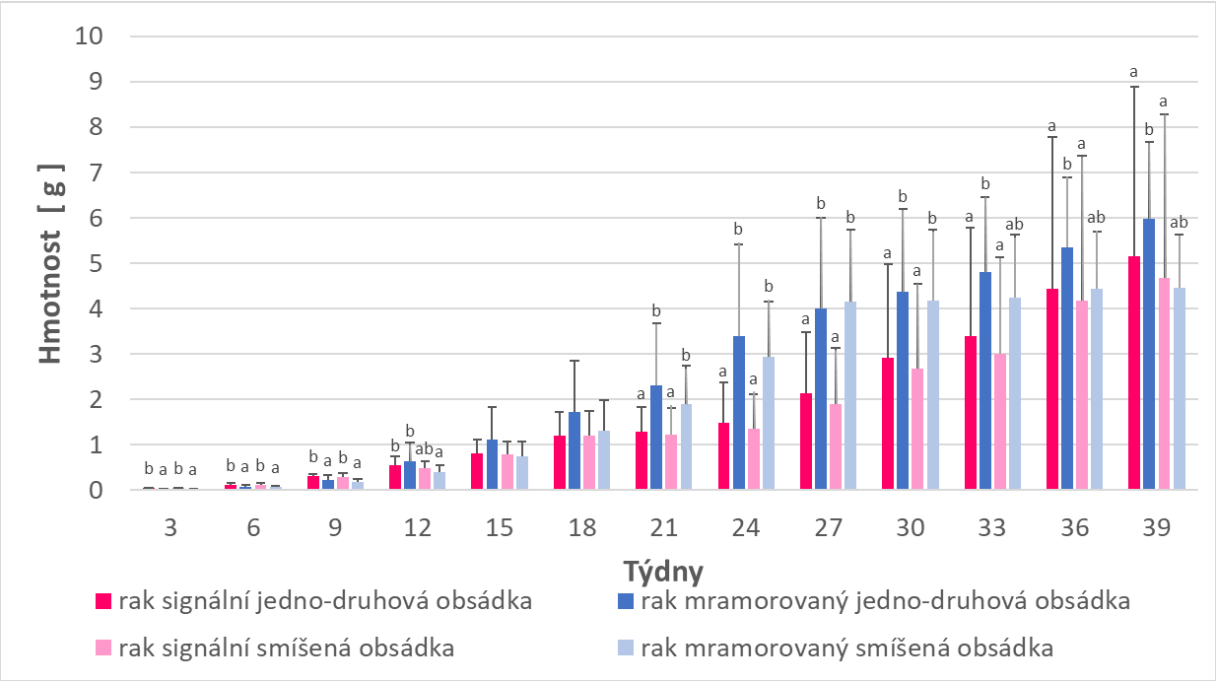
3.3. Analýza dat

Všechna data byla testována na normalitu a homoskedasticitu pomocí Kolmogorov-Smirnových, resp. Levenových testů. Váhy z jedno-druhových i smíšených obsádek byly porovnány neparametrickými Kruskal-Wallisovými testy následovanými vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin. Hmotnost iniciálně nasazených ráčat dle druhu byla porovnána neparametrickým Mann-Whitneyovým U-testem. Míra přežití byla vypočtena jako procento přežití z původně nasazených ráčat. Hodnoty byly arksin-transformovány a porovnány analýzou variance následovanou Tukeyovým testem. Nulová hypotéza byla u všech testů zamítnuta při $p < 0,05$. Analýzy byly prováděny v programu Statistica software 12.0 Windows (StatSoft, Praha, Česká republika).

4. VÝSLEDKY

4.1. Růst

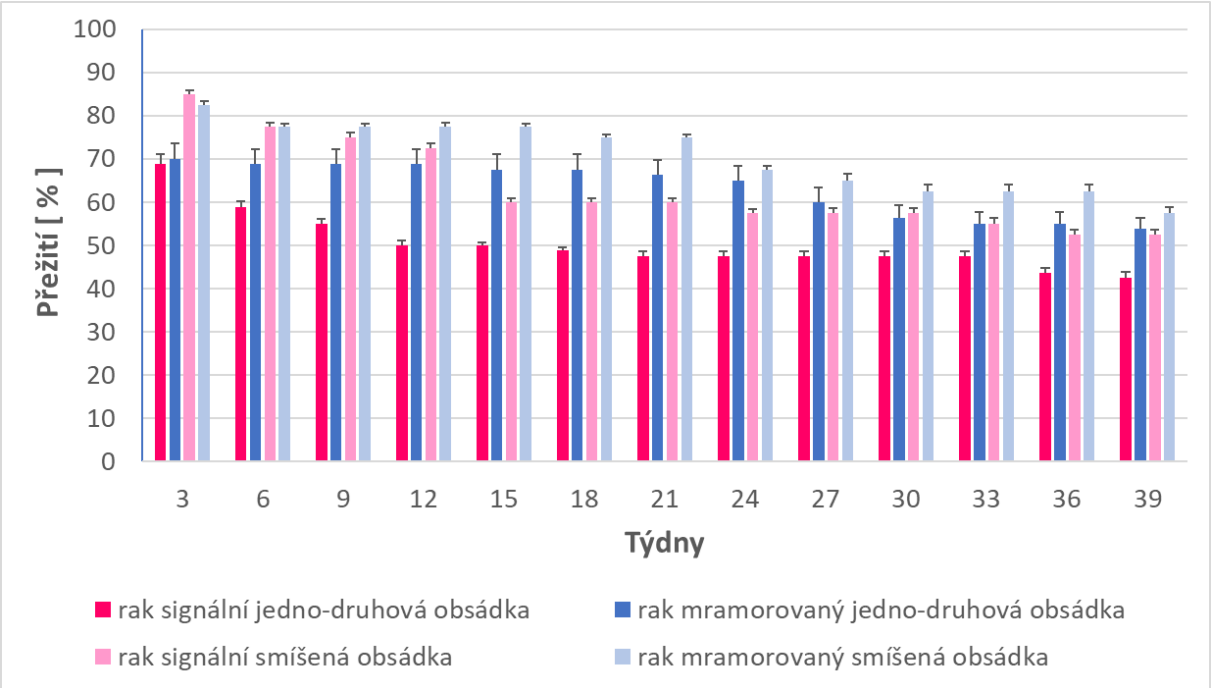
Počáteční hmotnost chovaných ráčat se na počátku exogenní výživy u testovaných druhů značně lišila. Ve III. vývojovém stádiu byla průměrná hmotnost raků mramorovaných $5,3 \pm 0,6$ mg (průměr ± směrodatná odchylka; zástupný vzorek 18 jedinců), zatímco ráčata raka signálního byla ve II. vývojovém stádiu téměř pětkrát větší ($24,2 \pm 2,2$ mg; $n = 18$). Přesto dokázal rak mramorovaný přerůst raky signální. Již ve 12. týdnu dosahoval rak mramorovaný v jedno-druhových obsádkách statisticky porovnatelných hodnot s oběma obsádkami raka signálního a v 15 i 18 týdnu již nebyly mezidruhové rozdíly nalezeny (Graf 1). Od 21. do 30. týdne dosahovaly obě obsádky raka mramorovaného vyšších hmotností, později (týdny 33 až 39) již jen jedno-druhová obsádka (smíšená obsádka raka mramorovaného se již od raka signálního nelišila).



Graf 1: Hmotnost [g] (průměr ± směrodatná odchylka) raka signálního a raka mramorovaného v testovaných obsádkách. Statisticky významné rozdíly v daném čase jsou indikovány lišícími se písmennými indexy. Kruskal-Wallisův test následovaný vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin, $p < 0,05$.

4.2. Přežívání

Nejvyšší mortalita raků byla pozorována v prvních třech týdnech experimentu. Z hodnocených výsledků víme že první tři týdny v jedno-druhových obsádkách přežilo 69 % raků signálních a 70 % raků mramorovaných v jedno-druhových obsádkách. Smíšené obsádky vykazovali 85 % a 83 % přežití ve prospěch raka signálního. Konečné nejvyšší procento přežití vykázala smíšená obsádka raka mramorovaného s rakem signálním, kdy bylo zjištěno 58 % přežití raků mramorovaných. Zatímco v jedno-druhové obsádce raka mramorovaného bylo procento přežití 54 %. U raků signálních byla hodnota přežití v posledním týdnu experimentu v jedno-druhové obsádce „pouze“ 43 %, zatímco ve smíšené obsádce s raky mramorovanými 53 %. Statisticky průkazné rozdíly mezi skupinami nebyly v průběhu pokusu zaznamenány.



Graf 2: Přežívání (%; průměr ± směrodatná odchylka) raka signálního a raka mramorovaného v testovaných obsádkách (jedno-druhové obsádky znázorněny plno-barevně, smíšené obsádky světlo-barevně). Statisticky významné rozdíly nenalezeny. Míra přežití vypočtena jako procento přežití z počátečního stavu po arcin-transformaci dat, Tukeyovi post hoc testy, $p < 0{,}005$.

4.3. Poškození klepet

Výskyt chybějících a regenerujících klepet nepřekročil v rámci jedno-druhových i smíšených obsádek raka mramorovaného 10 % obsádky přeživších jedinců. Poškození klepet bylo znatelné především u raků signálních (viz. Tabulka 2). Nejvyšší poškození klepet bylo zaznamenáno spíše u raků signálních, a to především ve smíšených obsádkách v době, kdy rak mramorovaný dominoval (Graf 1 výše).

Tabulka 2: Procentuální výskyt jedinců s chybějícími nebo regenerujícími klepety raka mramorovaného a raka signálního v jedno-druhových a smíšených obsádkách (* nehodnoceno)

	Týdny												
Skupiny	**3**	**6**	**9**	**12**	**15**	**18**	**21**	**24**	**27**	**30**	**33**	**36**	**39**
rak signální jedno-druhová obsádka	4	9	14	*	18	8	16	8	8	3	8	17	15
rak mramorovaný jedno-druhová obsádka	-	2	-	*	2	2	-	2	2	2	-	5	2
rak signální smíšená obsádka	9	13	7	*	21	29	33	30	30	30	23	14	19
rak mramorovaný smíšená obsádka	-	10	-	*	3	3	-	-	-	4	4	8	-

4.4. Reprodukce a plodnost

Nástup pohlavní dospělosti, tedy vývoj sekrečních žláz, byl poprvé u raků mramorovaných zaznamenán ve 27. týdnu pokusu (viz. Tabulka 3). V tomto týdnu bylo zaznamenáno 8 ks raka mramorovaného v jedno-druhové obsádce a 5 ks raka mramorovaného ve smíšené obsádce s potvrzeným nástupem vývoje sekrečních žláz. Tento brzký nástup započal díky rychlému vývoji, růstu a vyšší hmotnosti tohoto druhu. V porovnání s počty jedinců v jedno-druhových obsádkách se vyšší reprodukční připravenost raků mramorovaných promítala ve smíšených obsádkách, kde bylo zaznamenáno (33 i 36 týden) 15 samiček se sekrečními žlázy z celkových 25 přeživších jedinců, to odpovídá 60 % z celkové obsádky. V jedno-druhových obsádkách raků mramorovaných bylo ve 36. týdnu zaznamenáno dokonce 23 samiček, ale v poměru s počtem přeživších v daném týdnu (44ks), tedy 52 %, je podíl takovýchto samic menší.

V pokusu bylo také zaznamenáno kladení vajíček raků mramorovaných, které bylo poprvé pozorováno ve 36. týdnu pokusu. V tomto týdnu se v jedno-druhové obsádce raků mramorovaných objevila jedna samice s vajíčky a stejně tomu bylo i ve smíšené obsádce. Počet samic raka mramorovaného s nakladenými vajíčky se v posledním týdnu pokusu zvýšil na 8 ks v jedno-druhové a 4 ks ve smíšené obsádce, což odpovídá 19 a 17 % přeživších samic. Je pravděpodobné, že počet jedinců s nakladenými vajíčky by se zvyšoval i v následujících týdnech. Monitoring tohoto období však již není součástí této bakalářské práce.

Tabulka 3: Počet jedinců (ks) raka mramorovaného a raka signálního v jedno-druhových a smíšených obsádkách s vyvinutými sekrečními žlázami

	Týdny												
Skupiny	**3**	**6**	**9**	**12**	**15**	**18**	**21**	**24**	**27**	**30**	**33**	**36**	**39**
rak signální jedno-druhová obsádka	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
rak mramorovaný jedno-druhová obsádka	-	-	-	-	-	-	-	-	8	19	20	23	12
rak signální smíšená obsádka	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-	-
rak mramorovaný smíšená obsádka	-	-	-	-	-	-	-	-	5	14	15	15	9

5. DISKUZE

Růst, úroveň přežití, rychlost dozrávání, způsob reprodukce a plodnost patří k významným charakteristikám definujícím úspěšnost druhů (Kozák a kol., 2007; Cucherousset a kol., 2009; Grabowska a Przybylski, 2015). Interakce mezi původními a nepůvodními druhy může mít pro méně kompetitivní druhy zásadní důsledky. Pokud se v přírodě vyskytne více nepůvodních (a potenciálně invazních) druhů, může to vést k potlačení až úplnému vymizení citlivějších původních druhů. Například kvůli introdukcím nepůvodních druhů raků do Evropy byla podstatně snížena početnost tisíců populací původních evropských druhů raků a řada těchto populací byla nenávratně ztracena (Gherardi a kol., 2011; Lodge a kol., 2012). Je tomu tak proto, že introdukovaní nepůvodní raci často vykazují invazní chování. Jsou přizpůsobivější, agresivnější a často přenášejí patogen račího moru, na který jsou původní raci velmi citlivý. Se zvyšujícím se počtem nepůvodních druhů raků na evropském kontinentu se postupně zvyšuje i jejich rozšíření (Holdich a kol., 2009; Kouba a kol., 2014; Weiperth a kol., 2017), čímž se situace pro původní druhy raků ještě zhoršuje. Díky jejich rostoucí distribuci a značnému počtu druhů se tito zástupci čím dál častěji dostávají do kontaktu. Ačkoliv jsou vzájemné vztahy mezi původními a nepůvodními druhy raků relativně dobře známé, výsledky vzájemných interakcích mezi koexistujícími nepůvodními raky jsou podstatně méně pochopeny. Další šíření invazních druhů se tak dá často jen těžko odhadovat. Porozumět mechanismům nahrazování jednoho invazního druhu druhým je důležitým předpokladem pro předpověď jejich dalšího šíření a odhadu jejich dopadů (Gherardi a kol., 2011; Lodge a kol., 2012).

U raků je znalost optimálních teplotních požadavků jedním z hlavních rysů určujících jejich úspěšné šíření, růst i přežití (Westhoff a Rosenberger, 2016). Hodnoty teplotní tolerance pro různé původní a nepůvodní (potencionálně invazní) druhy raků také umožňují předpověď úspěšného etablování konkrétního druhu na lokalitě (Kolar a Lodge, 2002) nebo rozsah jejich další expanze (Kimball a kol., 2004). Životně důležitou schopností je také získávání dostupných zdrojů (mj. úkrytů a potravy) v přírodních podmínkách (Davis a Huber, 2007; Kouba a kol., 2016). Studie Linzmaiera a kol. (2018) prokazuje, že raci mramorovaní jsou dominantní v mezidruhových interakcích nad rozměrově podobnými raky pruhovanými. Další studie dokonce prokázaly, že raci mramorovaní dominují i nad jinak velmi agresivními raky červenými (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). Rak mramorovaný je velmi přizpůsobivý k podmínkám prostředí, což potvrzuje i naše studie, při které dokázal rak mramorovaný poměrně dobře prosperovat i v chladnější vodě. Ačkoli byli experimentálním

rakům mramorovaným simulovány suboptimální podmínky prostředí, dokázali úspěšně růst, přežívat, a dokonce i dozrávat a klást vajíčka. Raci signální dosahovali v našem experimentu standartních výsledků, což není překvapující vzhledem ke zvolené teplotě vody ~16 °C, která je pro tento chladnomilný druh přijatelná.

Určité rozdíly v níže prezentovaných výsledcích by mohly být dány původem experimentálních zvířat. Až na naprosté výjimky (Linzmaier a kol., 2018; Veselý a kol., 2021) byly doposud prováděné komparativní experimenty s rakem mramorovaným realizovány s využitím laboratorních jedinců, což je dáno jednak původem tohoto druhu, ale i relativním nedostatkem doposud etablovaných a dostatečně početných populací ve volné přírodě (s ohledem na vlastní experimentální činnost). V našem případě jim však nepřikládáme velkou váhu, neboť i k líhnutí ráčat raka signálního došlo již v laboratorních podmínkách a například k získání zkušeností z původních habitatů, důležitých například v rámci etologických studií, nemohlo dojít (popřípadě jen v omezené míře).

Růst a přežívání

Přestože byl rak mramorovaný při nasazení do pokusu přibližně pětkrát menší než rak signální, byl schopný jej velikostně přerůst. S nástupem pohlavní dospělosti (27. týden) se však jeho růst začal zpomalovat a tento mezidruhový rozdíl přestal být patrný, neboť rak signální je obecně větším druhem. Rak mramorovaný je středně velký druh s vysokým růstovým potenciálem za příznivých podmínek. Jedinci odchovaní v laboratorních podmínkách i jedinci z volně žijících populací obvykle nepřesahují 10 cm celkové délky těla (~ 20 g). U volně žijících populací lze nalézt i jedince větších velikostí (např. až 12-13 cm; Chucholl a kol., 2012; Lipták a kol., 2017), ale počet takových jedinců je obvykle velmi nízký (Jones a kol., 2009; Andriantsoa a kol., 2019; Tönges a kol., 2020; Maiakovska a kol., 2021). V naší studii průměrná hmotnost raků mramorovaných v jedno-druhových obsádkách na konci pokusu (39. týden) dosahovala 5,9 ± 1,7 g. Růstový potenciál mramorovaných raků byl brzděn především jejich časným zráním, ale i nižší, pro tento druh zjevně suboptimální teplotou vody. S nástupem vývoje sekrečních žláz raků mramorovaných se jejich hmotnost ustálila, zatímco raci signální v růstovém tempu pokračovali a je očekávatelné, že by raky mramorované v delším časovém horizontu přerostli. Rak signální je poměrně velký druh raka, jehož samice dorůstají 12-16 cm a horní hmotnostní limit dosahuje od 200 do 250 g (Guan a Wiles, 1999; Kozák a kol., 2015; Buřič a kol., 2021). Westman a kol. (1993) uvádějí průměrnou velikost ráčat raka signálního na

konci první vegetační sezóny 3 cm, upozorňují však na to, že se velikost může mezi populacemi lišit. Například Abrahamsson (1971) hlásil u ročních raků velikost 4 cm. To je podporováno i našimi výsledky (Graf 1), kde ráčata od 30. týdne (období zhruba korespondující s délkou vegetační sezóny v mírném klimatickém pásmu) překročili váhu 2,5 g (> 4 cm).

Míra přežití se odvíjela v úzké souvislosti s již výše diskutovaným růstem. Rychleji rostoucí rak mramorovaný měl tendenci dosáhnout vyšší míry přežití ve smíšených obsádkách, než v těch jedno-druhových (je však nutné podotknout, že vzhledem k počtu opakování, variabilitě v úrovni přežití a zde zvolené analýze zde poukazujeme především na pozorované trendy bez statistické signifikance. Přežití raků signálních bylo v jedno-druhových i smíšených obsádkách patrně ovlivněno především jejich značnou vnitrodruhovou agresivitou. Dalo by se říci, že díky dostatku úkrytů i potravy nebyl důvod, aby rak mramorovaný ve smíšené obsádce aktivně bojoval s raky signálními. Předpokládáme tedy že i v případě jiných mezidruhových interakcí by pravděpodobně dominoval rak mramorovaný (při stejné velikosti těla), který bývá při soubojích velmi silný. Například studie Linzmaiera a kol. (2018) prokazuje, že raci mramorovaní jsou úspěšní v mezidruhových interakcích nad rozměrově podobnými raky pruhovanými. Další studie dokonce prokázaly, že raci mramorovaní slaví úspěch i nad jinak velmi agresivními raky červenými (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019) či rakem kalikovým (Hossain a kol., 2020). Důležité je také podotknout že ke konci našeho pokusu byly samice raka mramorovaného připravené k reprodukci či dokonce nakladly vajíčka, čímž byla jejich vnitro-druhová agresivita omezena. Zajímavé také bylo, že raci signální (v týdnu 21 až 30, ale i později vůči jedno-druhové obsádce raka mramorovaného využívali především menší úkryty v cihlách, kam nemohli účinně vstoupit větší raci mramorovaní. Lze tedy předpokládat, že nedostatek vhodných úkrytů a potravy by v přirozených podmínkách mohl mít za následek snížení přežívání signálních raků (ve vztahu k toho-ročním ráčatům raka mramorovaného), ale významným faktorem by pak na takové lokalitě byla přítomnost podstatně větších dospělců raka signálního. Nakonec je důležité připomenout, že v průběhu prvního roku života se všeobecně raci svlékají nejčastěji, přičemž v tomto životním cyklu hrozí nebezpečí ve smyslu selhání samotného procesu svlékání, či predace ze strany přirozených nepřátel i jiných raků, což samo o sobě může vést k nižšímu přežití (Reynolds, 2002).

Poškození klepet

S ohledem na míru růstu a přežití je důležité pojednat i o výskytu jedinců s chybějícími či regenerujícími klepety. Agresivita je často spojována s úspěchem invazních druhů a také s jejich konkurenceschopností v novém prostředí, čímž mohou rozšiřovat svou distribuci (Hudina a kol., 2014; Pârvulescu a kol., 2021). V našem případě byl výskyt jedinců s chybějícími či regenerujícími klepety relativně nízký u obou typů obsádek raka mramorovaného. U raků signálních byl výskyt poškozených jedinců obecně vyšší, především pak ve smíšené obsádce s větším rakem mramorovaným (Tabulka 2). Tyto výsledky částečně podporují předchozí studie, které ukázaly, že rak mramorovaný je obecně méně agresivní než jiné invazní druhy, jako jsou raci signální (Fořt a kol., 2019). Klepeta jsou důležité zejména pro páření, obranu proti predátorům, vnitrodruhové a mezidruhové interakce, k chycení a manipulaci s kořistí, hrabání a další funkce spojené především s komunikací. Jakmile je jedinec zraněný, je vystaven většímu riziku dalšího poškození a jeho kondice je snížena (Kouba a kol., 2011). Ačkoliv energeticky náročná, je u raků dobře vyvinuta schopnost regenerace končetin včetně klepet (Buřič a kol., 2009).

Reprodukce a plodnost

Samice sladkovodních raků mají na spodní straně zadečku umístěné bílkovinné sekreční žlázy, které vytvářejí hlen jež, mimo jiné pomáhá při oplodnění a připojení vajíček k pleopodům (Niksirat a kol., 2015). Přítomnost vývoje sekrečních žláz byla poprvé pozorována u jedinců raků mramorovaných ve 27. týdnu našeho pokusu. Vajíčka pak byla poprvé pozorována ve 36. týdnu. Seitz a kol. (2005) uvádějí, že při teplotě vody 20-25 °C rak mramorovaný poprvé klade vajíčka již ve věku 141-255 dnů (cca 20 až 36 týdnů), což je velmi podobné s námi pozorovanými hodnotami (vezmeme-li v úvahu, že I a II. vývojové stádium raka mramorovaného mohlo v našich podmínkách trvat další dva týdny, a že naše odchovná teplota byla podstatně nižší). Na rychlost pohlavního dospívání raků mramorovaných měla přítomnost raků signálních ve smíšené obsádce malý, ale přesto kladný vliv. Dle našich výsledků byly počty pohlavně dospělých samic raků mramorovaných ve smíšené obsádce, v poměru s počty přeživších, vyšší (o 8 %) než v jedno-druhových obsádkách. Raci signální obecně dosahují pohlavní dospělosti ve svém druhém (samice) až třetím (samci) roce, samci obvykle o rok dříve než samice (Abrahamsson, 1971; Kirjavainen a Westman, 1995, 1999). V této souvislosti je dosažení pohlavní dospělosti poměrně značnou nevýhodou tohoto druhu ve srovnání s raky

mramorovanými, kterou by však na lokalitě do značné míry mohli, od odrůstajících kategorií ráčat, kompenzovat větší velikostí svých dospělců.

Rak mramorovaný má obvyklou pleopodální plodnost 50-200 vajíček, přičemž větší samice mohou mít až 400 vajíček (Vogt, 2010; Hossain a kol., 2019) Ve volné přírodě je však možné najít i samice se 700 vajíčky (Jones a kol., 2009; Chucholl a Pfeiffer, 2010; Lipták a kol., 2017). Plodnost raků signálních se pohybuje mezi 100-400 vajíčky, ale některé samice mohou nést až 500 vajíček (Savolainen a kol., 1996; Kirjavainen a Westman, 1999). V našem experimentu jsme kladení vajíček u raka mramorovaného pozorovali od 36. týdne, přičemž, pokus byl ukončen ve 39. týdnu. Nebylo tak možné pozorovat, zda se tato nakladená vajíčka úspěšně vyvíjeli. Za optimálních teplotních podmínek je však tento druh, díky partenogenetickému rozmnožování, schopný reprodukce vícekrát do roka (Vogt, 2015; Patoka, 2019). Jak úspěšný by mohl být rak mramorovaný ve své partenogenetické reprodukci na chladnějších lokalitách ve volné přírodě tak stále není zcela jasné.

6. ZÁVĚR

Biologické invaze sladkovodních druhů raků jsou nepochybně škodlivé pro fungování nově osídlených ekosystémů. Hlavním problémem úbytku původních druhů raků v Evropě je zavlečení račího moru, jehož jsou severoameričtí raci častými přenašeči. Významným problémem je i kompetice mezi nově příchozími nepůvodními a méně úspěšnými původními, ale i dříve etablovanými nepůvodními druhy raků. Tempo růstu, rychlost dospívání a obecně životní strategie zavlečených druhů hrají klíčovou roli v jejich biologickém úspěchu. S rostoucím počtem zavlečených invazních druhů se zvyšuje i počet populací kde více druhů raků společně koexistuje. Tyto nové vztahy však stále nejsou ještě zcela pochopeny. Rak mramorovaný má předpoklady být unikátním druhem s vysokým invazním potenciálem, a to nejen díky svému způsobu partenogenetické reprodukce, ale i díky rychlému růstu, vysoké plodnosti, kompetitivnosti v mezidruhových interakcích, časnému dospívání, časné reprodukci a samozřejmě možnému přenosu račímu moru (ve vztahu k původním, na račí mor citlivým, rakům). Experimentálně se nám podařilo potvrdit, že rak mramorovaný je velmi přizpůsobivý i vůči nižší teplotě vody. Náš experiment byl zaměřen na suboptimální teplotní podmínky pro raka mramorovaného, který v našich podmínkách dokázal úspěšně růst, přežívat, a dokonce dozrávat a klást vajíčka. To je v porovnání s raky signálními, kteří pohlavně dospívají až mezi 2-3 rokem života značná výhoda. Rak signální je obecně větší druh raka, který dává přednost chladnějším lokalitám. V našem experimentu byli raci signální více agresivní, zatímco raci mramorovaní byli díky časné pohlavní dospělosti, dostatku úkrytů i potravy v soubojích značně zdrženliví. Růst, a tedy i hmotnost raků mramorovaných, byl zpomalen s nástupem reprodukce, zatímco růst raků signálních byl po dobu experimentu kontinuální. Rak mramorovaný však dokázal svou nižší iniciální hmotnost kompenzovat a v rámci trvání našeho pokusu velikostně dominoval. Otázkou proto zůstává, jak „úspěšní“ budou raci mramorovaní v přirozených podmínkách prostředí, když se na jedné lokalitě setkají s již většími jedinci raků signálních? Konkurenceschopnost těchto dvou invazních druhů na chladnějších lokalitách by stála za další zkoumání. Je však důležité si uvědomit, že v přírodních podmínkách jsou raci vystaveni predaci a působení velkého množství dalších biotických a abiotických faktorů, které mohou výsledek interakcí modulovat.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

Abrahamson, S. A. (1966). Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus*. *Oikos, 17,* 96-107.

Abrahamsson, S. A. (1971). Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 373-380.

Abramovitz, J. N. (1996). Imperiled waters, impoverished future: The decline of freshwater ecosystems. *Worldwatch paper (USA). no. 128.*, Worldwatch Institute, Washington, D.C., 59 pp.

Abrahamsson, S. A., & Goldman, C. R. (1970). Distribution, density and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe, California-Nevada. *Oikos*, 83-91.

Ackefors, H., Gydemo, R. & Westin, L., 1989. Growth and survival of juvenile crayfish *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus in* an isolated pond. *Oikos,* 22, 373-380.

Andriantsoa, R., Tönges, S., Panteleit, J., Theissinger, K., Carneiro, V. C., Rasamy, J., & Lyko, F. (2019). Ecological plasticity and commercial impact of invasive marbled crayfish populations in Madagascar. *BMC Ecology,* 19, 8.

Alekhnovich, A., & Kulesh, V. (1996). Comparative analysis of reproduction of narrow-clawed crayfish *Astacus leptodactylus* in its eastern area. *Freshwater Crayfish*, *11*, 339-347.

Almeida, D., Ellis, A., England, J., & Copp, G. H. (2014). Time-series analysis of native and non-native crayfish dynamics in the Thames River Basin (south-eastern England). *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems 24,* 192-202.

Anastácio, P. M., Correia, A. M., Menino, J. P., & da Silva, L. M. (2005). Are rice seedlings affected by changes in water quality caused by crayfish? In *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology* (Vol. 41, No. 1, pp. 1-6).

Balik, İ., ÇUBUK, H., Özkök, R., & Uysal, R. (2005). Some biological characteristics of crayfish (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) in Lake Eğirdir. *Turkish Journal of Zoology*, *29*, 295-300.

Becker, C. D., Genoway, R. G., & Merrill, J. A. (1975). Resistance of a northwestern crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), to elevated temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society*, *104*, 374-387.

Bohman, P., Edsman, L., Martin, P., & Scholtz, G. (2013). The first Marmorkrebs (Decapoda: Astacida: Cambaridae) in Scandinavia.

Bohl, E. (1999). Motion of individual noble crayfish *Astacus astacus* in different biological situations: in-situ studies using radio telemetry. *Freshwater Crayfish*, *12*, 677-687.

Bovbjerg, R. V. (1970). Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). *Ecology*, *51*, 225-236.

Buřič, M., Kouba, A., & Kozák, P. (2009). Chelae regeneration in European alien crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque 1817). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 394-395, 04.

Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., & Kozák, P. (2011). A successful crayfish invader is capable of facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PloS one*, *6*, e20281.

Buřič, M., Haubrock, P. J., Veselý, L., Kozak, P., & Kouba, A. (2021). Effective investments due to seasonal morphological changes? Possible reasons and consequences of allometric growth and reproduction in adult signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Canadian Journal of Zoology*, *99*, 85-96.

Cerenius, L., Bangyeekhun, E., Keyser, P., Söderhäll, I., & Söderhäll, K. (2003). Host prophenoloxidase expression in freshwater crayfish is linked to increased resistance to the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. Cellular microbiology, 5, 353-357.

Corey, S. (1987). Comparative fecundity of four species of crayfish in southwestern Ontario, Canada (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, *52*, 276-286.

Correia, A. M., & Anastacio, P. M. (2008). Shifts in aquatic macroinvertebrate biodiversity associated with the presence and size of an alien crayfish. *Ecological Research*, *23*, 729-734.

Crandall, K. A., & Buhay, J. E. (2007). Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae—Decapoda) in freshwater. In *Freshwater Animal Diversity Assessment* pp. 295-301. Springer, Dordrecht.

Crandall, K. A., & De Grave, S. (2017). An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list. *Journal of Crustacean Biology*, *37*, 615-653.

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.

Cucherousset, J., Copp, G. H., Fox, M. G., Sterud, E., van Kleef, H. H., Verreycken, H., & Záhorská, E. (2009). Life-history traits and potential invasiveness of introduced pumpkinseed Lepomis gibbosus populations in northwestern Europe. *Biological Invasions*, *11*, 2171-2180.

Davis, K., & Huber, R. (2007). Activity patterns, behavioural repertoires, and agonistic interactions of crayfish: a non-manipulative field study. *Behaviour*, *144*, 229-247.

Dehus, P., Dussling, U., & Hoffmann, C. (1999). Notes on the occurrence of the calico crayfish (*Orconectes immunis*) in Germany. *Freshwater Crayfish*, *12*, 786-790.

Deidun, A., Sciberras, A., Formosa, J., Zava, B., Insacco, G., Corsini-Foka, M., & Crandall, K. A. (2018). Invasion by non-indigenous freshwater decapods of Malta and Sicily, central Mediterranean Sea. *Journal of Crustacean Biology*, *38*, 748-753.

Demers, A., Souty-Grosset, C., Trouilhe, M. C., Füreder, L., Renai, B., & Gherardi, F. (2006). Tolerance of three European native species of crayfish to hypoxia. *Hydrobiologia*, *560*, 425-432.

DiStefano, R. J., Litvan, M. E., & Horner, P. T. (2009). The bait industry as a potential vector for alien crayfish introductions: problem recognition by fisheries agencies and a Missouri evaluation. *Fisheries*, *34*, 586-597.

Dolný, A., & Ďuriš, Z. (2001). Výskyt ohrožených bezobratlých na důlních odkalištích v Karviné. *Živa*, *49*, 268-270.

Dorn, N. J., & Volin, J. C. (2009). Resistance of crayfish (*Procambarus* spp.) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society, 28*, 766-777.

Du Boulay, A. J. H., Sayer, M. D. J., & Holdich, D. M. (1993). Investigations into intensive culture of the Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Freshwater Crayfish*, *9*, 70-78.

Dussling, U., & Hoffmann, C. (1998). First discovery of a population of *Orconectes immunis* in Germany. *Crayfish News*, *20*, 5.

Dyk, V. (1977). Rak říční jako ukazatel čistoty vod. *Památ. Přír, 10*, 632-*635.*

Ďuriš, Z., Horká, I., Buřič, M. & Kozák, P. (2013). Ekologie raků. In P. Kozák (Ed.), Biologie a chov raků (pp. 223–2448).

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, 23-40.

Faulkes, Z. (2021) Map of Marmorkrebs introductions. Dostupné na: https://www.google.com/maps/d/u/0/viewer?ie=UTF8&hl=en&msa=0&t=h&ll=20.93098194608998%2C73.02141700000001&spn=71.584384%2C136.665918&source=embed&mid=1KZ4o4kKP1bYP1xIb3nBRAXvbtPY&z=3. Navštíveno 18.4. 2021

Filipova, L., Petrusek, A., Matasova, K., Delaunay, C., & Grandjean, F. (2013). Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in populations of the signal *crayfish Pacifastacus leniusculus* in France: Evaluating the threat to Native Crayfish. *PLoS One*, *8*, 70157.

Flint, R. W. (1975). Growth in a population of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* from a subalpine lacustrine environment. *Journal of the Fisheries Board of Canada, 32*, 2433-2440.

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.

Garvey, J. E., Stein, R. A., & Thomas, H. M. (1994). Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology*, 75, 532-547.

Grandjean, F., Collas, M., Uriarte, M., & Rousset, M. (2021). First record of a marbled crayfish *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) population in France. *BioInvasions Records, 10*.

Gherardi, F., & Lazzara, L. (2006). Effects of the density of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) on pelagic and surface microalgae in a Mediterranean wetland. *Archiv für Hydrobiologie*, 401-414.

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., Aquiloni, L., Diéguez-Uribeondo, J., & Tricarico, E. (2011). Managing invasive crayfish: is there a hope? *Aquatic Sciences, 73*, 185-200.

Gherardi, F., Aquiloni, L., & Tricarico, E. (2012). Revisiting social recognition systems in invertebrates. *Animal Cognition, 15*, 745-762.

Goldman, C. R. (1973). Ecology and physiology of the California crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in relation to its suitability for introduction into European waters. *Freshwater Crayfish, 1*, 106-120.

Grabowska, J., & Przybylski, M. (2015). Life-history traits of non-native freshwater fish invaders differentiate them from natives in the Central European bioregion. *Reviews in Fish Biology and Fisheries, 25*, 165-178.

Groot, T. V. M., Bruins, E., & Breeuwer, J. A. J. (2003). Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, Python molurus bivittatus. *Heredity, 90*, 130-135.

Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1999). Growth and reproduction of the introduced crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Fisheries Research, 42*, 245-259.

Gutiérrez-Yurrita, P. J., Sancho, G., Bravo, M. A., Baltanas, A., & 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.

Hager, J. (1966). Edelkrebse. Leopold Stocker Verlag, Graz, 128 pp.

Hale, P., Wilson, J., Loughman, Z., & Henkanaththegedara, S. (2016). Potential impacts of invasive crayfish on native crayfish: insights from laboratory experiments. *Aquatic Invasions, 11*.

Hamr, P. (2002). *Orconectes*. In: Holdich, D. M. (Ed.) *Biology of freshwater crayfish* (p. 702). Oxford: *Blackwell Science.*

Hamrin, S. F. (1987). Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Ecography*, *10*, 45-51.

Hanshew, B. A., & Garcia, T. S. (2012). Invasion of the shelter snatchers: behavioural plasticity in invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Freshwater Biology*, 57, 2285-2296.

Haubrock, P. J., Oficialdegui, F. J., Zeng, Y., Patoka, J., Yeo, D. C., & Kouba, A. (2021). The redclaw crayfish: A prominent aquaculture species with invasive potential in tropical and subtropical biodiversity hotspots. *Reviews in Aquaculture*.

Hazlett, B., Rittschof, D., & Rubenstein, D. (1974). Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis* I. Home range. *American Midland Naturalist*, 301-319.

Hazlett, B. A., & Rittschof, D. (1985). Variation in rate of growth in the crayfish *Orconectes virilis*. *Journal of Crustacean Biology*, *5*, 341-346.

Henttonen, P. & Huner, J.V. (1999): The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. - In: F. Gherardi & D.M. Holdich (eds.). *Crayfish in Europe as Alien Species. How to Make the Best of a Bad Situation? Crustacean Issues*, *11*, 13-22. Rotterdam.

Hobbs Jr, H. H. (1974). A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). *Smithsonian Contributions to Zoology*.

Holdich, D.M., Haffer, P., Noël, P., Carral, J., Füderer, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madac, J., Pöckl, M., Śmietana, P., Taugbøl & T., Vigneux, E. (2006). Specie files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noel, P., Reynolds, J. D., & Haffner, P. (2006). *Atlas of crayfish in Europe* (p. 188). Muséum national d'Histoire naturelle.

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 Auatic Ecosystems*, 394-395, 11.

Holzer, M. (2000). Raci v České republice. *Ochrana přírody*, *55*, 291-294.

Horwitz, P. (1990). The translocation of freshwater crayfish in Australia: potential impact, the need for control and global relevance. *Biological Conservation*, *54*, 291-305.

Hossain, M. S., Patoka, J., Kouba, A., & Buřič, M. (2018). Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. *Biologia*, *73*, 841-855.

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.

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.

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.

Hudina, S., Žganec, K., Lucić, A., Trgovčić, K., & Maguire, I. (2013). Recent invasion of the karstic river systems in Croatia through illegal introductions of the signal crayfish. *Freshwater Crayfish*, *19*, 21-27.

Hudina, S., Hock, K., & Žganec, K. (2014). The role of aggression in range expansion and biological invasions. *Current Zoology*, *60*, 401-409.

Huner, J. V., & Barr, J. E. (1991). *Red Swamp Crawfish: Biology and Exploitation; Louisiana Sea Grant College Program*. Center for Wetland Resources, Lousiana State Univ.

Huner, J. V. (2002). Procambarus. *Biology of Freshwater Crayfish*, 541-584.

Chucholl, C., Stich, H. B., & Maier, G. (2008). Aggressive interactions and competition for shelter between a recently introduced and an established invasive crayfish: *Orconectes immunis* vs. *O. limosus*. *Fundamental and Applied Limnology*, *172*, 27.

Chucholl, C., & Daudey, T. (2008). First record of *Orconectes juvenilis* (Hagen, 1870) in eastern France: update to the species identity of a recently introduced orconectid crayfish (Crustacea: Astacida). *Aquatic Invasions*, *3*, 105-107.

Chucholl, C., & Pfeiffer, M. (2010). First evidence for an established Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) population in Southwestern Germany, in syntopic occurrence with *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817). *Aquatic Invasions*, *5*, 405-412.

Chucholl, C., Morawetz, K., & Groß, H. (2012). The clones are coming--strong increase in Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] records from Europe. *Aquatic Invasions*, *7*.

Chucholl, C. (2013). Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biological Invasions*, *15*, 125-141.

Jaklič, M., & Vrezec, A. (2011). The first tropical alien crayfish species in European waters: the redclaw *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana*, 651-665.

Janský, V., & Mutkovič, A. (2010). Rak *Procambarus* sp. (Crustacea: Decapoda: Cambaridae)–Prvý nález na Slovensku. *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov*, *56*, 64-67.

Jasinska, E., Knott, B., & Poulter, N. (1993). Spread of the introduced yabby, *Cherax* sp (Crustacea: Decapoda: Parastacidae), beyound the natural range of freshwater crayfishes in Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia*, *76*, 67-69.

Jimenez, S. A., & Faulkes, Z. (2010). Establishment and care of a colony of parthenogenetic marbled crayfish, Marmorkrebs. *Invertebrate Rearing*, *1*, 10-18.

Jimenez, S. A., & Faulkes, Z. (2011). Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorkrebs 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 *Pasifastacus leniusculus* in Norway. *Biological Invasions*, *9*, 939-941.

Jones, C. M. (1995). Production of juvenile redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Decapoda, Parastacidae) I. Development of hatchery and nursery procedures. *Aquaculture*, *138*, 221-238.

Jones, J. P., Rasamy, J. R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M. H., ... & Ravoahangimalala, O. R. (2009). The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions*, 11, 1475-1482.

Jussila, J., Makkonen, J., Vainikka, A., Kortet, R., & Kokko, H. (2011). Latent crayfish plague (*Aphanomyces astaci*) infection in a robust wild noble crayfish (Astacus astacus) population. *Aquaculture*, *321*, 17-20.

Kanta, J. (2007). Porovnání postembryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 85 s.

Kawai, T., Scholtz, G., Morioka, S., Ramanamandimby, F., Lukhaup, C., & Hanamura, Y. (2009). Parthenogenetic alien crayfish (Decapoda: Cambaridae) spreading in Madagascar. *Journal of Crustacean Biology*, *29*, 562-567.

Kawai, T., & Takahata, M. (2010). Biology of crayfish. *Sapporo, Japan: Hokkaido University Press, Japan*.

Keller, N. S., Pfeiffer, M., Roessink, I., Schulz, R., & Schrimpf, A. (2014). First evidence of crayfish plague agent in populations of the marbled crayfish (*Procambarus fallax* forma *virginalis*). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 414, 15.

Kimball, M. E., Miller, J. M., Whitfield, P. E., & Hare, J. A. (2004). Thermal tolerance and potential distribution of invasive lionfish (Pterois volitans/miles complex) on the east coast of the United States. *Marine Ecology Progress Series*, *283*, 269-278.

Kirjavainen, J., & Westman, K. (1995). Development of an introduced signal crayfish *(Pacifastacus leniusculus* (Dana)) population in the small Lake Karisjärvi in central Finland. *Freshwater Crayfish*, *10*, 140-150.

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. (2008). Rivierkreeften proeftabel. *Naturalis, Leiden*.

Kolar, C. S., & Lodge, D. M. (2002). Ecological predictions and risk assessment for alien fishes in North America. *Science, 298*, 1233-1236.

Kouba, A., Buřič, M., Policar, T., & Kozák, P. (2011). Evaluation of body appendage injuries to juvenile signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): relationships and consequences. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 04.

Kouba, A., Hamáčková, J., Buřič, M., Policar, T., & Kozák, P. (2011). Use of three forms of decapsulated Artemia cysts as food for juvenile noble crayfish (Astacus astacus). *Czech J. Anim. Science, 56*.

Kouba, A., Buřič, M. & Petrusek, A. (2013). Druhy raků v Evropě. In P. Kozák (Ed.), Biologie a chov raků (pp. 75–152).

Kouba, A., Petrusek, A., & Kozák, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*,413, 05.

Kouba, A., Tíkal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Příborský, J., & Buřič, M. (2016). The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Scientific reports, 6*, 1-7.

Kovačeva, N., 1998. Reprodukce raka bahenního (*Astacus leptodactylus* Esch.) v řízených podmínkách v Bulharsku. *Bulletin VÚRH Vodňany* 30, 103-108.

Kozák, P., Buřič, M., Policar, 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., Policar, T., Kouba, A., Buřič, M., & Ďuriš, Z. (2009). Problematika reintrodukcí a hospodářského využití původních druhů raků v Evropě, realita a perspektivy v ČR. *Ochrana Raků V Kontextu S Rybářským Hospodařením, 45*, 25.

Kozák, P., Policar, T., Buřič, M., & Kouba, A. (2009). Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR (2. přepracované vydání). *Edice Metodik (technologická řada)*, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod., Vodňany.

Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E. & Policar, T. (2013). Biologie a chov raků, 1. vyd. Vodňany: Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, 418 s.

Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková-Balcarová, E., & Policar, T. (2015). Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod.

Kozubíková, E., & Petrusek, A. (2009). Račí mor–přehled dosavadních poznatků o závažném onemocnění raků a zhodnocení situace v České republice. *Ochrana raků v kontextu s rybářským hospodařením*, *45*, 34.

Kozubíková, E. (2011). Detection, distribution, diversity and phylogeny of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* (Oomycetes).

Köksal, G. (1988). Astacus leptodactylus in Europe. *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation.*, 365-400.

Krupauer, V. (1982). Raci. Český rybářský svaz, Pardubice, 67 s.

Latzer, D., & Pekny, R. (2018). Erstnachweis des Marmorkrebses für Österreich in Salzburg. *Salzburgs Fischerei*, *49*, 24-30.

Lawrence, C., Jones, C., 2002. Cherax. In: Holdich, D. M. (Ed.) *Biology of freshwater crayfish* p. 702. Oxford: *Blackwell Science*.

Lewis, S. D., & Horton, H. F. (1997). Life history and population dynamics of the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus. Lake Billy Chinook, Oregon. Freshwater Crayfish*, *11*, 34-53.

Lewis, S. D. (2002). *Pacifastacus*. *Biology of Freshwater Crayfish*, 511-540.

Linzmaier, S. M., Goebel, L. S., Ruland, F., & Jeschke, J. M. (2018). Behavioral differences in an over-invasion scenario: marbled vs. spiny-cheek crayfish. *Ecosphere*, *9*, 02385.

Linzmaier, S. M., Musseau, C., Matern, S., & Jeschke, J. M. (2020). Trophic ecology of invasive marbled and spiny-cheek crayfish populations. *Biological Invasions*, *22*, 3339-3356.

Liptak, B., Mrugała, A., Pekarik, L., Mutkovič, A., Gruľa, D., Petrusek, A., & Kouba, A. (2016). Expansion of the marbled crayfish in Slovakia: beginning of an invasion in the Danube catchment? *Journal of Limnology, 75*.

Lipták, B., Mojžišová, M., Gruľa, D., Christophoryová, J., Jablonski, D., Bláha, M., & Kouba, A. (2017). Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginalis*. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*,418, 40.

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*.

Lodge, D. M., Deines, A., Gherardi, F., Yeo, D. C., Arcella, T., Baldridge, A. K., & Zeng, Y. (2012). Global introductions of crayfishes: evaluating the impact of species invasions on ecosystem services. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 449-472.

Lozán, J. L. (2000). On the threat to the European crayfish: a contribution with the study of the activity behaviour of four crayfish species (Decapoda: Astacidae). *Limnologica, 30*, 156-161.

Lukhaup, C. (2001). *Procambarus* sp. The marbled crayfish. *Aquaristik Aktuell, 7,* 48-51.

Maciaszek, R., Bonk, M., & Strużyński, W. (2019). New records of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda: Cambaridae) from Poland. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 420, 39.

Mackeviciene, G., Mickeniene, L., Burba, A., & Mazeika, V. (1999). Reproduction of noble crayfish *Astacus astacus* L. in semi-intensive culture. *Freshwater Crayfish, 12,* 462-470.

Maguire, I., Erben, R., Klobučar, G. I. V., & Lajtner, J. (2002). Year cycle of *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in streams on Medvednica Mountain (Croatia). *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 367, 943-957.

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,* 4-4.

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.

Maiakovska, O., Andriantsoa, R., Tönges, S., Legrand, C., Gutekunst, J., Hanna, K., & Lyko, F. (2021). Genome analysis of the monoclonal marbled crayfish reveals genetic separation over a short evolutionary timescale. *Communications Biology*, *4*, 1-7.

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

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

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

Mason, J. C. (1963). Life history and production of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus* trowbridgii (Stimpson), in a small woodland stream.

Mather, M. E., & Stein, R. A. (1993). Direct and indirect effects of fish predation on the replacement of a native crayfish by an invading congener. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *50*, 1279-1288.

Matsuzaki, S., Usio, N., Takamura, N., & Washitani, I. (2009). Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia*, *158*, 673-686.

McClain, W. R., & Romaire, R. P. (2007). Procambarid crawfish: life history and biology. *Southern Regional Aquaculture Center*, *2403*.

McGriff, D. (1983). Growth maturity, and fecundity of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus* from Sacramento-San Joaquin Delta. *California Fish and Game*, *69*, 227-242.

Medley, P. B., Rouse, D. B., & Brady, Y. J. (1993). Interactions and disease relationships between Australian red claw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) and red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in communal culture ponds. *Freshwater Crayfish*, *9*, 50-56.

Momot, W. T. (1967). Population dynamics and productivity of the crayfish, *Orconectes virilis*, in a marl lake. *American Midland Naturalist*, 55-81.

Mourek, J., Zavadil, V., Fischer, D., Štambergová, M., & Hoffmannová, K. (2006). Dva druhy raků v Zákolanském potoce. *Budeč*, *1100*, 146-164.

Mrugała, A., Veselý, L., Petrusek, A., Viljamaa-Dirks, S., & Kouba, A. (2016). May *Cherax destructor* contribute to Aphanomyces astaci spread in Central Europe? *Aquatic Invasions*, *11*.

Munasinghe, D. H. N., Murphy, N. P., & Austin, C. M. (2003). Utility of mitochondrial DNA sequences from four gene regions for systematic studies of Australian freshwater crayfish of the genus *Cherax* (Decapoda: Parastacidae). *Journal of Crustacean Biology*, *23*, 402-417.

Niksirat, H., Kouba, A., & Kozák, P. (2015). Ultrastructure of egg activation and cortical reaction in the noble crayfish *Astacus astacus*. *Micron*, *68*, 115-121.

Novitsky, R. A., & Son, M. O. (2016). The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegrina*, *5*, 44-46.

Oluoch, A. O. (1990). Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia*, *208*, 85-92.

Paaver, T., & Hurt, M. (2009). Status and management of noble crayfish *Astacus astacus* in Estonia. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 394-395, 18.

Patoka, J. (2012), Chov raků v akváriích. *Uplatněná certifikovaná metodika*. Česká zemědělská univerzita v Praze. Fakulta agrobiologie, potravinových a přírodních zdrojů. Katedra zoologie a rybářství, 45 s.

Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtýl, M., Franta, P. & Kouba, A. (2016). Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: evidences from the Czech Republic. *Biologia*, *71*, 1380-1385.

Patoka, J., Kouba, A. (2017). Počátek invaze raka mramorovaného v ČR? *Časopis Fórum ochrany přírody* 3/217.

Patoka, J., Magalhães, A. L. B., Kouba, A., Faulkes, Z., Jerikho, R., & Vitule, J. R. S. (2018). Invasive aquatic pets: failed policies increase risks of harmful invasions. *Biodiversity and Conservation*, *27*, 3037-3046.

Patoka, J., Wardiatno, Y., Mashar, A., Wowor, D., Jerikho, R., Takdir, M. & Bláha, M. (2018). Redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868), widespread throughout Indonesia. *BioInvasions Record*, *7*.

Patoka, J. (2019) Raci v České republice, Jiří Patoka - Raci v České republice (Café Nobel Bez kofeinu Ústí nad Labem, 8.10.2019), Dostupné na: https://www.youtube.com/watch?v=EbdaQO0nfA4. Navštíveno 24.3.2021.

Pârvulescu, L., Pacioglu, O., & Hamchevici, C. (2011). The assessment of the habitat and water quality requirements of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) and noble crayfish (*Astacus astacus*) species in the rivers from the Anina Mountains (SW Romania). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 03.

Pârvulescu, L., Schrimpf, A., Kozubíková, E., Resino, S. C., Vrålstad, T., Petrusek, A., & Schulz, R. (2012). Invasive crayfish and crayfish plague on the move: first detection of the plague agent *Aphanomyces astaci* in the Romanian Danube. *Diseases of Aquatic Organisms*, *98*, 85-94.

Pârvulescu, L. (2019). Introducing a new *Austropotamobius* crayfish species (Crustacea, Decapoda, Astacidae): A miocene endemism of the Apuseni Mountains, Romania. *Zoologischer Anzeiger*, *279*, 94-102.

Pârvulescu, L., Stoia, D. I., Miok, K., Ion, M. C., Puha, A. E., Sterie, M. & Aburel, O. M. (2021). Force and Boldness: Cumulative Assets of a Successful Crayfish Invader. *Frontiers in Ecology and Evolution*, *9*, 49.

Pecina, P. (1985): O ráčatech na potoce. - *Nika*, 6, 10: 227-229.

Petrusek, A., Filipová, L., Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Policar, T. & 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, 903-918.

Petrusek, A., & Petrusková, T. (2007). Invasive American crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Morava River (Slovakia). *Biologia*, *63*, 356-359.

Pintor, L. M., Sih, A., & Bauer, M. L. (2008). Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos*, *117*, 1629-1636.

Policar, T. & Kozak, P. (2000): Výskyt raků v ČR. - *Bulletin VURH Vodňany*, *36*, 1-2, 18-22.

Pöckl, M., Holdich, D. M., & Pennerstorfer, J. (2006). Identifying native and alien crayfish species in Europe. *European Project CRAYNET*, 1-47.

Reynolds, J. D. (2002). Growth and reproduction. *Biology of Freshwater Crayfish*, 152-191.

Reynolds, J. D. (2011). A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 10.

Reynolds, J., Souty-Grosset, C., & Richardson, A. (2013). Ecological roles of crayfish in freshwater and terrestrial habitats. *Freshwater Crayfish*, *19*, 197-218.

Rodríguez, C. F., Bécares, E., Fernández-Aláez, M., & Fernández-Aláez, C. (2005). Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions*, *7*, 75-85.

Rodríguez, A., & Torralba Burrial, A. (2021). First record of the redclaw crayfish Cherax quadricarinatus (Von Martens, 1868) on the Iberian Peninsula. *Limnetica*, *40*.

Ruokonen, T. J., Karjalainen, J., & Hämäläinen, H. (2014). Effects of an invasive crayfish on the littoral macroinvertebrates of large boreal lakes are habitat specific. *Freshwater Biology*, *59*, 12-25.

Samardžić, M., Lucić, A., Maguire, I., & Hudina, S. (2014). The first record of the marbled crayfish (*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*) in Croatia. *Crayfish News*, *36*, 4-4.

Sandodden, R., & Johnsen, S. I. (2010). Eradication of introduced signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* using the pharmaceutical BETAMAX VET. *Aquatic Invasions*, *5*, 75-81.

Savolainen, R., Westman, K., & Pursiainen, M. J. F. C. (1997). Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater crayfish*, *11*, 319-338.

Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Ruffini, M., Gibertini, G., & Marzano, F. N. (2009). The new threat to Italian inland waters from the alien crayfish "gang": the Australian *Cherax destructor* Clark, 1936. *Hydrobiologia*, *632*, 341-345.

Seitz, R. (2001). *Lebensdaten und Reproduktionsbiologie des Marmorkrebses (Crustacea: Decapoda)* (Doctoral dissertation, Verlag nicht ermittelbar).

Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., & Maier, G. (2005). Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, *303*, 393-405.

Semple, G. P., Rouse, D. B., & McLain, K. R. (1995). *Cherax destructor*, *C. tenuimanus* and *C. quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae): a comparative review of biological traits relating to aquaculture potential. *Freshwater Crayfish*, *8*, 495-503.

Scheers, K., Boets, P., Abeel, T., & Van den Neucker, T. (2020). First records of alien crayfish of the *Procambarus acutus* species complex in Belgium. *BioInvasions Records*, *9*, 562-569.

Schrimpf, A., Chucholl, C., Schmidt, T., & Schulz, R. (2013). Crayfish plague agent detected in populations of the invasive North American crayfish *Orconectes immunis* (Hagen, 1870) in the Rhine River, Germany. *Aquatic Invasions*, *8*.

Simon, T. P. (2001, January). Checklist of the crayfish and freshwater shrimp (Decapoda) of Indiana. In *Proceedings of the Indiana Academy of Science 110*, 1-4, 104-110.

Sint, D., & Füreder, L. (2004). Reintroduction of *Astacus astacus* L. in east Tyrol, Austria. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 372-373, 301-314.

Skurdal, J. & Taugbol, T. (2002): *Astacus*. - In: Holdich, D. M. (Ed.) *Biology of freshwater crayfish* p. 702. Oxford: *Blackwell Science*.

Smart, A. C., Harper, D. M., Malaisse, F., Schmitz, S., Coley, S., & De Beauregard, A. C. G. (2002). Feeding of the exotic Louisiana red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda), in an African tropical lake: Lake Naivasha, Kenya. In *Lake Naivasha, Kenya* pp. 129-142. Springer, Dordrecht.

Soes, D. M., & van Eekelen, R. (2006). Rivierkreeften, een oprukkend probleem? *De Levende Natuur*, *107*, 56-59.

Soes, M., & Koese, B. (2010). Invasive freshwater crayfish in the Netherlands: a preliminary risk analysis. *Invasive Freshwater Crayfish in the Netherlands: a Preliminary Risk Analysis.*

Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noel, P., Reynolds, J. D., & Haffner, P. (2006). *Atlas of Crayfish in Europe* p. 188. Muséum national d'Histoire naturelle.

Stucki, T. P. (2002). Differences in live history of native and introduced crayfish species in Switzerland. *Freshwater Crayfish*, *13*, 463-476.

Svärdson, G. (1995). The early history of signal crayfish introduction into Europe. *Freshwater Crayfish*, *8*, 68-77.

Svobodová, Z. (1987). Toxikologie vodních živočichů.

Svobodová, J., Štambergová, M., Vlach, P., Picek, J., Douda, K., & Beránková, M. (2008). Vliv jakosti vody na populace raků v České republice–porovnání s legislativou ČR. *Vodní hospodářství*, *12*, 1-5.

Svobodová, J., Vlach, P., & Fischer, D. (2010). Legislativní ochrana raků v České republice a ostatních státech Evropy. *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace*, *52*, 1-5.

Svoboda, J. (2011). Přenos a detekce račího moru v experimentálních podmínkách.

Štambergová, M., Svobodová, J. & Kozubiková, E. (2009): Raci v České republice. - 1. vydaní. Agentura ochrany přirody a krajiny ČR. Praha. - 255 s.

Štambergová, M. & Kučera, Z. (2009). Celoplošné mapování a monitoring populací raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany 45* (2-3): 91-99.

Štěpán, V.J. (1932-33). Soudobý stav rakařství v Čechách. Československý rybář, 20 s.

Taylor, C. A., Schuster, G. A., Cooper, J. E., DiStefano, R. J., Eversole, A. G., Hamr, P. & 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.

Tierney, A. J., Godleski, M. S., & Massanari, J. R. (2000). Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. *Journal of Crustacean Biology*, *20*, 54-66.

Tönges, S., Masagounder, K., Gutekunst, J., Lohbeck, J., Miller, A. K., Boehl, F., & Lyko, F. (2020). Physiological properties and tailored feeds to support aquaculture of marbled crayfish in closed systems.

Veselý, L. (2017). *Crayfish in changing biotic and abiotic conditions* (Doctoral dissertation, Doctoral Thesis. University of South Bohemia in České Budějovice, Faculty of Fisheries and Protection of Waters. Vodňany).

Veselý, L., Ruokonen, T. J., Weiperth, A., Kubec, J., Szajbert, B., Guo, W., & Kouba, A. (2021). Trophic niches of three sympatric invasive crayfish of EU concern. *Hydrobiologia*, *848*, 727-737.

Vlach, P., Hulec, L., & Fischer, D. (2009). Recent distribution, population densities and ecological requirements of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in the Czech Republic. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 394-395, 13.

Vogt, G., Tolley, L., & Scholtz, G. (2004). Life stages and reproductive components of the Marmorkrebs (marbled crayfish), the first parthenogenetic decapod crustacean. *Journal of Morphology*, *261*, 286-311.

Vogt, G., & Tolley, L. (2004). Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *Journal of Morphology*, *262*, 566-582.

Vogt, G. (2008). The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology*, *276*, 1-13.

Vogt, G. (2010). Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans. *Biogerontology, 11*, 643-669.

Vogt, G. (2015). Bimodal annual reproductive pattern in laboratory-reared marbled crayfish. *Invertebrate Reproduction & Development, 59*, 218-223.

Vrezec, A., Jaklič, M., & Govedič, M. (2013). Distribution patterns of indigenous and non-indigenous crayfish in Slovenia. In *Book of Abstracts, Regional Crayfish Meeting CrayCro: 26th–28th September*.

Weagle, K. V., & Ozburn, G. W. (1972). Observations on aspects of the life history of the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen), in northwestern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, *50*, 366-370.

Weiperth, A., Gál, B., Kuříková, P., Bláha, M., Kouba, A., & Patoka, J. (2017). *Cambarellus patzcuarensis* in Hungary: The first dwarf crayfish established outside of North America. *Biologia, 72*, 1529-1532.

Weiperth, A., Bláha, M., Szajbert, B., Seprős, R., Bányai, Z., Patoka, J., & Kouba, A. (2020). Hungary: a European hotspot of non-native crayfish biodiversity. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421, 43.

Westhoff, J. T., & Rosenberger, A. E. (2016). A global review of freshwater crayfish temperature tolerance, preference, and optimal growth. *Reviews in Fish Biology and Fisheries, 26*, 329-349.

Westman, K., Savolainen, R., & Pursiainen, M. (1993). A comparative study on the growth and moulting of the noble crayfish, *Astacus astacus*(L), and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*(Dana), in a small forest lake in southern Finland. *University of Southwestern Louisiana, Lafayette, LA USA.*, 451-465.

Williams, B. W., Proctor, H. C., & Clayton, T. (2011). Range extension of the northern crayfish, *Orconectes virilis* (Decapoda, Cambaridae), in the western Prairie Provinces of Canada. *Crustaceana*, *84*, 451-460.

Wingfield, M. (2008). An updated overview of the Australian freshwater caryfish farming industry. *Freshwater Crayfish*, *16*, 15-17.

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.

8. ABSTRAKT

Biologické invaze nepůvodních druhů jsou jedním z nejzávažnějších faktorů ohrožujících globální biodiverzitu. Negativní vliv těchto invazí je nejvíce patrný především ve sladkovodních ekosystémech a zasahuje i populace původních druhů raků v Evropě. Dominance nepůvodních druhů raků nad těmi původními je poměrně dlouho známá a dobře popsaná, ale interakce mezi jednotlivými nepůvodními invazními druhy raků jsou prozkoumány podstatně méně. Jelikož rozšíření i počet nepůvodních druhů raků neustále narůstá, je zřejmé, že v Evropských vodách budou dominovat právě tito nepůvodní zástupci. Zatím však není zcela jasné, který z těchto invazních druhů a za jakých podmínek bude mít „navrch". Cílem této bakalářské práce bylo vypracování literárního přehledu se zaměřením na faktory negativně ovlivňující populace původních druhů raků, především pak problematiku nepůvodních raků a račího moru, který tito zástupci často přenášejí. Pozornost byla věnována významu teploty vody pro raky a vybraným druhům využitým v experimentální části této práce raku mramorovanému *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) a raku signálnímu *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852). Experiment byl zaměřen na zhodnocení přežívání, růstu, poškození klepet a dospívání těchto druhů při teplotě vody ~16 °C, která je u raka signálního v rozmezí optimálních hodnot, ale u raka mramorovaného se jedná o suboptimální podmínky, kdy by však měl být stále schopný reprodukce. Pokud by se tyto druhy ve volné přírodě měli dostávat stále častěji do kontaktu, je důležité jejich vzájemné vztahy důkladněji pochopit. V hodnocení míry přežití i růstu našeho experimentu překonal rak mramorovaný v jedno-druhových i smíšených obsádkách raky signální. Nicméně rychlost růstu raků mramorovaných byla ovlivněna nejen nižší teplotou vody, ale především časným nástupem pohlavní dospělosti a kladením vajíček. Díky této skutečnosti raci signální hmotnostně „dohnali" raky mramorované a je pravděpodobné že by měli v následujících týdnech hmotnostní výhodu danou rovněž jejich větší velikostí v dospělosti. Agresivnější chování a s tím spojená i nižší míra přežití a vyšší procento poškození klepet bylo zaznamenáno u raků signálních, kteří disponují vyšší vnitro-druhovou agresí, zatímco samice pohlavně dospělých raků mramorovaných neměli potřebu, pravděpodobně také díky dostatku úkrytů a potravy, své konkurenty atakovat. Nakonec je potřeba připomenou, že rak mramorovaný je velmi přizpůsobivý račí druh a v přírodě by mohl osidlovat a dominovat i na lokalitách s výskytem již dříve etablovaných nepůvodních či dokonce invazních raků. Lze jen těžko odhadovat, jak by se situace za takovýchto okolností vyvíjela v přirozených podmínkách prostředí vzhledem k působení velkého množství dalších biotických a abiotických faktorů. Náš pokus nicméně přesvědčivě zdokumentoval, že rak

mramorovaný je vysoce adaptabilním a kompetitivním druhem i v rámci relativně nízkých teplot vody.

Klíčová slova: biologická invaze, rak mramorovaný, rak signální, teplota vody, přežití, růst

9. ABSTRACT

Biological invasions of non-native species are one of the most serious threats negatively impairing global biodiversity. The negative influence of these invasions is especially noticeable in freshwater ecosystems also exemplified by the populations of native crayfish species in Europe. Dominance of non-native species of crayfish over native ones is relatively well known and studied, but the interactions between individual non-native invasive species are significantly less explored. As the range expansion and numbers of non-native crayfish species constantly increases, it becomes apparent that the non-native species will dominate in European waters. However, it is not clear which of these invasive species, and under which conditions will perform better. The goal of this bachelor thesis was to create a literature review focusing on factors that negatively influence the population of the native species (mainly the issue of non-native species and crayfish plague which these species often transmit). Consideration was paid to the importance of the water temperature for the crayfish and to the focused species used in the experimental part the marbled crayfish *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 and signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana, 1852. The experiment was focused on the evaluation of survival, growth, damage to the claws, and the maturation of these species at the water temperature of ~16 °C, which is in the optimal range for signal crayfish, but suboptimal for marbled crayfish (yet, within a range presumably allowing its successful reproduction). If these species should meet more frequently in the wild, it is important to understand their relationships. The marbled crayfish exceeded the signal crayfish in single-species and mixed stocks in terms of both growth and survival. However, the growth of marbled crayfish was hindered by both influenced the lower water temperature and early sexual maturation accompanied by egg laying. Over time, signal crayfish almost caught up with the marbled crayfish in terms of weight, possibly reaching larger sizes in a longer period, also due to their bigger size in adulthood. Aggressive behavior and the associated lower rate of survival and a higher percentage of claw injuries were recorded in signal crayfish, which have higher interspecific aggression, whereas adult marbled crayfish did not need to attack their competitors, probably also due to the sufficiency of food and shelters. Finally, we need to keep in mind that marbled crayfish is a very adaptable crayfish species able establish and dominate even at locations that are already settled by non-native or even invasive crayfish species. We could hardly estimate how the situation would have developed in the natural conditions due to the effects of many other biological and abiotic factors. Nevertheless, our experiment convincingly documented that

marbled crayfish is a highly adaptable and competitive species even under relatively low water temperatures.

Key words: biological invasion, marbled crayfish, signal crayfish, water temperature, survival, growth