

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Ústav akvakultury a ochrany vod

Diplomová práce

Pach vítězství: role feromonů v interakcích raků

Autor: Bc. Josef Mareš

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

Konzultant diplomové práce: Ing. Jan Kubec, Ph.D.

Studijní program a obor: N4106 Zemědělská specializace, Rybářství a ochrana vod

Forma studia: denní

Ročník: 3.

České Budějovice, 2022

Čestné prohlášení

Prohlašuji, že svou diplomovou práci "Pach vítězství: role feromonů v interakcích raků" jsem vypracoval samostatně pod vedením vedoucího diplomové práce a s použitím odborné literatury a dalších informačních zdrojů, které jsou citovány v práci a uvedeny v seznamu použitých zdrojů na konci práce. Prohlašuji také, že v souladu s § 47b zákona č. 111/1998 Sb. v platném znění, souhlasím se zveřejněním své diplomové práce, a to v nezkrácené podobě. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejich internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

V Českých Budějovicích dne 2. 5. 2022 _____

Poděkování

Rád bych poděkoval svému vedoucímu doc. Ing. Miloši Buřičovi, Ph.D. a konzultantovi Ing. Janu Kubcovi, Ph.D. za metodické vedení, odbornou pomoc, věcné připomínky a cenné rady k vypracování této diplomové práce. Dále bych velmi rád poděkoval celé laboratoři sladkovodních ekosystémů za skvělý přístup a odbornou pomoc. V poslední řadě bych rád poděkoval své rodině za dlouhodobou podporu při studiu.

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybářství a ochrany vod

Akademický rok: 2019/2020

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

Jméno a příjmení: **Bc. Josef MAREŠ**
Osobní číslo: **V19N003P**
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**
Studijní obor: **Rybářství a ochrana vod**
Téma práce: **Pach vítězství: role feromonů v interakcích raků**
Zadávající katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Zásady pro vypracování

Chemická komunikace je pravděpodobně nejdůležitějším komunikačním kanálem u raků a ostatních desetinoých, ale i jiných korýšů trvale vázaných na vodní prostředí. Raci tak dokáží efektivně a energeticky nenáročně podat či přijmout informaci o pohlaví, připravenosti k reprodukci, příslušnosti k druhu, příslušnosti k matce, ale třeba i o hierarchickém statutu v populaci. O fungování tohoto způsobu komunikace a jeho důkazech toho bylo publikováno mnoho. Málo se ovšem ví o povaze chemických látek ke komunikaci používaných, jejich konkrétnosti (předání jedné konkrétní informace nebo vždy celku o daném jedinci), nebo o nadřazenosti některých informací nad jinými. Tato práce bude zaměřena na komunikaci mezi samicemi a potomstvem v různých experimentálních nastaveních s důrazem na důležitost informací o dominantním statutu jedince. Práce bude probíhat na invazních druzích raků raku mramorovaném (*Procambarus virginalis* Lyko 2017) a raku červeném (*Procambarus clarkii* Girard 1852) z experimentální kultury na pracovišti ve Vodňanech. Cílem práce je prokázat nadřazenost některých chemických informací nad jinými a připravit půdu pro další výzkum komunikace vodních organismů.

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

Seznam doporučené literatury:

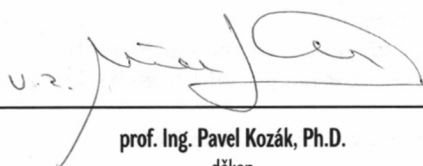
- Alcock J. 2001. *Animal behavior : An evolutionary approach*. Sunderland, Mass.: Sinauer Publishers. xiii, 543 p. p.
- Aquiloni L, Gherardi F. 2008. Extended mother-offspring relationships in crayfish: The return behaviour of juvenile *procambarus clarkii*. *Ethology* 114:946-954.
- Atema J, Steinbach M. 2007. Chemical communication and social behavior of the lobster *Homarus americanus* and other decapod crustacea. *Evolutionary ecology of social and sexual systems: Crustaceans as model organisms*:115-144.
- Barki A, Jones C, Karplus I. 2011. Chemical communication and aquaculture of decapod crustaceans: Needs, problems, and possible solutions. *Chemical communication in crustaceans*: Springer. p 485-506.
- Bergman DA, Kozłowski C, McIntyre JC, Huber R, Daws AG, Moore PA. 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour* 140:805-825.
- Breithaupt T, Thiel M. 2011. *Chemical communication in crustaceans*. New York: Springer. xviii, 565 p.
- Dill LM. 1987. Animal decision-making and its ecological consequences – the future of aquatic ecology and behavior. *Can J Zool* 65:803-811.
- Figler MH, Blank GS, Peeke HVS. 2001. Maternal territoriality as an offspring defense strategy in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, girard). *Aggressive Behav* 27:391-403.
- Gherardi F., 2002. Behaviour. In: Holdich D.M. (ed.): *Biology of Freshwater Crayfish*, Blackwell Science Ltd., London, UK, pp. 258-290.

- Gherardi F, Aquiloni L, Tricarico E. 2012. Behavioral plasticity, behavioral syndromes and animal personality in crustacean decapods: An imperfect map is better than no map. *Curr Zool* 58:567-579.
- Gherardi F, Daniels WH. 2003. Dominance hierarchies and status recognition in the crayfish *Procambarus acutus acutus*. *Can J Zool* 81:1269-1281.
- Hay ME. 2011. Crustaceans as powerful models in aquatic chemical ecology. *Chemical communication in crustaceans*: Springer. p 41-62.
- Hock K, Huber R. 2009. Models of winner and loser effects: A cost-benefit analysis. *Behaviour* 146:69-87.
- Kubec, J., Kouba, A., Buřič, M., 2019. Communication, behavior and decision making in crayfish: A review. *Zoologischer Anzeiger* 278: 28-37.
- Vogt G. 2013. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater decapoda. *Biol Rev* 88:81-116.
- Vogt G, Tolley L. 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *J Morphol* 262:566-582.

Vedoucí diplomové práce: **Ing. Miloš Buřič, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický


Konzultant diplomové práce: **Ing. Jan Kubec, Ph.D.**
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání diplomové práce: **4. února 2020**
Termín odevzdání diplomové práce: **3. května 2021**



prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan

L.S.



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

Obsah

1. Úvod	7
2. Literární přehled	8
2.1. Typy komunikace v živočišné říši	8
2.1.1 Optická (vizuální) komunikace.....	9
2.1.2 Akustická (zvuková) komunikace	10
2.1.3 Komunikace dotekem - hmatem	10
2.1.4. Chemická komunikace.....	11
2.2. Chování raků	14
2.2.1. Sociální interakce, agresivní interakce a hierarchie.....	15
2.2.2. Reprodukční chování	19
2.2.3. Rodičovská péče	20
2.3. Zájmové druhy	21
2.3.1. Rak mramorovaný <i>Procambarus virginalis</i>	22
3. Cíle	24
4. Hypotézy	24
5. Metodika	25
5.1. Výběr a příprava samic	25
5.2. Průběh a provedení experimentu	29
5.3. Vyhodnocování nahrávek.....	30
6. Výsledky.....	32
6.1. Výsledky 1. část	32
6.2. Výsledky 2. část	33
7. Diskuze.....	38
8. Závěr	43
9. Seznam použitých zdrojů	44
10. Abstrakt	52
11. Abstract	53

1. Úvod

Schopnost komunikace je obecně velmi důležitá nejen u raků, ale i ostatních živých organismů. Základním prvkem komunikace je předání informací pomocí komunikačních prostředků a kanálů jednomu či více příjemcům. Abychom komunikaci mohli označit jako smysluplnou, musí mít vždy původce informace a zároveň příjemce. Komunikace u raků probíhá různými způsoby a pomocí různých informačních kanálů. Výsledkem zachycení a vyhodnocení informace smyslovým aparátem a nervovou soustavou je reakce na podnět vyjádřená obvykle chováním raků, ale zároveň i fyziologickými změnami. Vzhledem k sociálnímu chování raků je komunikace velmi důležitá a na velmi vysoké úrovni. Vzájemné chování raků v populaci je potom založeno na postavení jedinců v hierarchii. V každém celku je nastavená hierarchie, která umožňuje fungování populace bez zbytečných ztrát – zejména tím, že se redukuje množství soubojů mezi raky, kteří tak mohou energii použít spíše pro svůj vývoj. Využitím správného komunikačního kanálu mezi dominantním a podřízeným jedincem (předvedení velikosti, pachové signály) předchází agresivnímu souboji a tím vzniku zbytečného poranění či smrti. Nejvíce zranitelní jsou mladí jedinci, proto v prvních vývojových stádiích matka pečuje o potomstvo a zajišťuje pro něho ochranu i po dobu prvních prakticky nezávislých stádií. První komunikace pak probíhá mezi juvenilním jedincem – potomkem a jeho matkou. Vztah mezi matkou a potomkem a jejich vzájemné rozpoznání byl již ověřen. Zdá se však, že jedinci klonálního raka mramorovaného (jedinci stejného genotypu) dokážou rozpoznat svoji matku od jiné a upřednostňují ji před svými sourozenci, jinou matkou a cizím potomstvem. Přesto se v průběhu pokusů náhodně zjistilo, že ráčata dvou samic umístěných v jedné nádrži si z nějakého důvodu vybrali pouze jednu matku, které se přichytili na pleopody abdomenu. Tato práce by měla objasnit, zda se jednalo skutečně o náhodný jev, nebo je důsledkem chemické komunikace mezi jedinci – zejména mezi interagujícími matkami a potomstvem. V diplomové práci jsem se tedy zaměřil na studii chování dvojic matek a jejich potomstva ve společné nádrži a vývoj následných vztahů.

2. Literární přehled

2.1. Typy komunikace v živočišné říši

Studium komunikace jednotlivých organismů je velmi důležité z hlediska porozumění vztahům v rámci skupin, populací a společenstev, neboť do značné míry ovlivňuje jejich cílové chování a má proto značný vliv v ekosystémech (Dall a kol., 2005). Komunikace je v podstatě proces výměny informací pomocí vysílání, příjmu a zpracování signálů. Komunikační signály mají významnou roli během důležitých událostí organismů, mezi které patří reprodukce, interakce a zároveň konkurenceschopnost jednotlivce v daném habitatu o potravu a prostor jak v rámci druhu, tak i mezidruhově, tedy boj o úspěšné pokračování vlastního genofondu (Breithaupt a Thiel, 2011). Komunikace může být cílená na jednotlivce nebo celé skupiny, ale aby byla smysluplná, vždy musí mít odesílatele a příjemce dané informace (signálu) (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a). Signál obsahuje kódy informací přenášené prostřednictvím konkrétního typu komunikace (vizuální, akustická, hmatová či chemická) a přenosového média (např. voda, vzduch, půda) na základě možností odesílatele a příjemce v daném prostředí (Breithaupt a Thiel, 2011). Příjemce daný signál zachytí pomocí smyslových orgánů a zpracuje informace v nervovém systému (Vogt, 2002). Po zpracování informací provede rozhodnutí vedoucí ke vhodné odpovědi (Dawkins a Krebs, 1978).

Důležitou součástí pro komunikaci živočichů včetně raků je vyvinutý senzorický (soubor smyslových orgánů) a nervový systém (Vogt, 2002). Pomocí smyslových orgánů je organismus nepřetržitě napojen na prostředí pomocí vnímání fyzických (tlak, světlo, proudění, teplota atd.) a chemických podnětů (potrava, znečištění, feromony apod.) (Wiese, 1993), což umožnilo jejich vývoj ve smyslu dokonalého příjmu informací z daného prostředí (Atema, 1988).

Vodní prostředí je obecně bohaté na různé typy signálů, podnětů a informací, a raci díky tomu mají velmi dobře vyvinutý systém na filtraci příjmu signálů přirozených pro jejich stanoviště (Atema, 1988; Hu a kol., 2003). Raci vnímají podněty zevnitř i z vnějšku pomocí interoreceptorů a exteroceptorů (Vogt, 2002). Interoreceptory detekují informace např. o poloze a pohybu, jiné specifické chemo- a baro-receptory sledují stav tělesných tekutin a krevního tlaku. Exteroceptory pak detekují podněty z vnějšího prostředí působící na povrch těla. Patří sem mechanoreceptory, složené oči

a chemoreceptory, reagující na zvukové podněty, otřesy, hydrodynamické signály, na vizuální signály a na množství čichových a chuťových podnětů (Brusca a Brusca, 2003; Gribakin a kol., 1990). Informace získané intero- a extero-receptory jsou přenášeny pomocí nervů a vedeny do hlavních ganglií nervového systému, kde dochází k rozhodnutím jak na podněty reagovat (Anger 2001; Atema 1988; Vogt, 2002).

Pokud se zaměříme na komunikaci mezi jedinci či skupinami jedinců, prvotní signál odesílatele je obvykle hlavně reakcí na nově vzniklé skutečnosti a snaží se např. vyzvat příjemce ke spolupráci nebo varovat ho (je) před nebezpečím (Schaller, 1978). Mezi další známé sdílené informace patří vlastní identita, stav, pohlaví, hierarchický status, připravenost k reprodukci, nálada a pravděpodobně mnoho dalších (Bradbury a Vehrecamp, 1998; Breithaupt a Thiel, 2011). Díky komunikaci a schopnosti na dané signály vytvořit adekvátní reakce dochází k jejímu využití při hledání partnera k páření, k utváření sociálního statutu, vztahů mezi matkou a potomstvem, při lovu potravy, při ochraně proti predátorům, ale i pro orientaci v prostředí (Atema, 1988; Bierbower a kol., 2013; Veselovský, 2005). Komunikace může být odlišná mezi různými druhy, ale i v rámci druhu, některé signály ale naopak mohou být univerzální pro určitou taxonomickou skupinu (Bradbury a Vehrecamp, 1998; Breithaupt a Thiel, 2011). V případě cílené biologické komunikace by měl získat prospěch nejen příjemce, ale i odesílatel informace. Naproti tomu, vysílaný signál může být zachycen i nevyžádaným příjemcem např. predátorem, parazitem, soupeřem či potencionální kořistí nebo může při zpracování signálu dojít k chybě, kdy příjemce nedokáže správně zachytit a zpracovat odesílanou informaci (Brandley a kol., 2013; Kubec a kol., 2019a). Způsoby komunikace raků jsou uvedeny níže, včetně jejich základních charakteristik, popisu specifického principu fungování a využití v reálném prostředí.

2.1.1 Optická (vizuální) komunikace

Raci mají dobře vyvinuté složené oči umístěné na pohyblivých stopkách. Díky očním svalům může rak pohybovat očima jednotlivě a vidět tak na různé strany (Vogt, 2002). Složené oko se skládá z více čoček (ommatidií) a každá z nich je spojena s receptorem či svazkem receptorů nejčastěji tvořených z osmi fotoreceptorů. Podle velikosti jedince může jedno oko obsahovat 630 až 3050 ommatidií (Land, 2005; Porter a kol., 2010). Ommatidia společně tvoří součást složeného obrazu, který je sestaven

a přenesen do mozku (Bradbury a Vehrencamp, 1998). Výhodou zrakového vjemu je rychlost vyhodnocení a přesná detekce pohybu (Alcock, 2001). Vizualní komunikace má ale své limity. Je negativně ovlivněna vzdáleností odesílatele od příjemce signálu, překážkami a negativně na ni působí kvalita okolního prostředí např. zákal vody. Umožňuje detekci velikosti, barvy a tvaru jednotlivých tělesných struktur (Palmer, 2009). Při zhoršení světelných podmínek či úplnému úbytku světla se využití vizualní komunikace snižuje (Bruski a Dunham, 1987). U raků bylo pozorováno využití vizualní komunikace v počátečních fázích agresivních interakcí (agonistického chování), při rozpoznání předešlých konkurentů a k výběru reprodukčního partnera (Snedden, 1990; Aquiloni a Gherardi, 2008).

2.1.2 Akustická (zvuková) komunikace

U raků jsou přijímány zvukové signály či vibrace pomocí sensorických chloupků (brv) na klepetech spolu se statocysty (neboli rovnovážným ústrojí), které informují raka o poloze jeho těla (Vogt, 2002). Tyto mechanoreceptory se skládají z jednoho či několika vláken napojených přímo na smyslové buňky. Každý mechanický vjem způsobený zvukovým signálem vede k zahájení činnosti sensorických buněk (Popper a kol., 2001). Zvukové podměty jsou dále vnímány pomocí mechanoreceptorů, které sledují pohyb antenních bičků. Antény reagují na slabé vibrace vody, i gravitační změny pomocí společných vnitřních a vnějších receptorů (Vogt, 2002). U zvukových signálů dochází k degradaci přenášených signálů podobně jako v případě světelných signálů. Zvukové vlny při vysílání na velké vzdálenosti jsou rozptýleny, neboť vysoké frekvence zeslabují a jsou rozptýleny překážkami v prostředí. Nízké frekvence mají vyšší stabilitu ve všech typech prostředí, včetně vodních (Manning a Dawkins, 2012). Sdílení signálu na velké vzdálenosti negativně ohrožuje ztráta vzoru, utlumení signálu či okolní hluk (Bradbury a Vehrencamp 1998). Na rozdíl od ryb nebo jiných koryšů raci nejsou schopni cíleně tvořit komunikační zvuky (Kubec a kol., 2019a).

2.1.3 Komunikace dotekem - hmatem

Pro upozornění, signalizaci, rozlišení objektů, pro pohyb a orientaci v prostředí, vytvoření a demonstraci sociálních vztahů i pro uklidnění agresivního chování je velmi

významná komunikace pomocí doteku (Alcock, 2001). Antény a antenuly jsou hlavními zpracovateli hmatového senzoričského podnětu. Tyto orgány nesou chemoreceptory i mechanoreceptory. Antenuly mají především čichovou funkci a antény reagují primárně na mechanosenzorické signály (Vogt, 2002). Antény u raků jsou složeny z bazálních segmentů a dlouhého segmentového bičíku. U vybraných druhů mohou být antény velmi flexibilní a jsou dlouhé jako tělo. Tyto hmatové receptory umožňují rakům určování polohy těla i objektů, držení těla a získávání informací o pohybu pomocí signálů z receptorů (Vogt, 2002; Ziel a kol., 1985). Zatím není známé, v jakém rozsahu je využívána hmatová komunikace pomocí antenul. Stejně tak není známý rozsah aktivního využití mechanoreceptorů pro prozkoumání nové lokality. V přírodních přirozených stanovištích mezi kameny, překážkami a při pohybu v tomto členitém terénu je využití hmatových mechanoreceptorů nedílnou součástí každého pohybu (McMahon a kol., 2005). Kromě toho mechanoreceptory (senzoričské brvy) umístěné i na ostatních částech těla (klepeta, nohy, povrch krunýře) vnímají i hydrodynamické signály, což umožňuje nejen reagovat na změny v rychlosti, ale i ve směru proudění vody. Díky tomu mohou raci zaznamenat pohyb predátora nebo v kombinaci s detekcí pachu lokalizovat zdroj pachu (Monteclaro a kol., 2011).

2.1.4. Chemická komunikace

Chemická komunikace zahrnuje použití a příjem chemických signálů. Využití chemických signálů patří mezi nejstarší komunikační kanály, navíc jsou druhově specifické a mohou mít různé funkce (Kubec a kol., 2019a). Vodní živočichové zpracovávají chemické podněty pomocí čichových vjemů a často je upřednostňují oproti jiným smyslům. To platí zejména u raků, žijících v členitém prostředí a s většinou noční aktivitou. Interspecifické a intraspecifické chemické signály slouží k rozhodování o příjmu potravy, obranném či útočném chování či výběru partnera k páření (Breithaupt a Thiel., 2011).

Díky chemické komunikaci tak raci mohou nalézt a vybírat potravu, stanoviště, komunikovat před a v průběhu soubojů, čímž stabilizují nastavení hierarchie v populaci a komunikovat v průběhu reprodukčního období, ať už se jedná o výběr partnera nebo mateřské péče (Hay, 2011; Kubec a kol., 2019a). Chemická komunikace je díky jejímu širokému spektru využití velmi dobře vyvinutá a aktivně používaná (Wyatt, 2011).

Znamé jsou chemické signály (feromony) odpovědné za rozpoznávání pohlaví a třeba i zvyšující se atraktivitu pro páření (Stacey a kol., 1994; Tobler a kol., 2008). Feromony způsobují nejen navázání komunikace k páření, ale také pomáhají k produkci pohlavních žláz a zvyšují plodnost u samic (Barki a kol., 2011). Velký význam mají chemické signály v mateřské péči, kdy jsou samice schopny odlišit své vlastní potomky v raných stádiích (Kubec a kol., 2019a; Mathews, 2011). Koryši vyskytující se v téměř všech druzích prostředí zahrnujících vodní i suchozemská útočiště musí čelit výzvě v podobě krunýře, který brání pronikání chemických látek do volného prostředí (Hallberg a Skog, 2011). Proto jsou feromony vypouštěny společně s močí, která se vylučuje do prostředí z nefroporů umístěných v přední části hlavohrudi pod očima. Vylučovaná moč s chemickými signály je tak při interakcích vypouštěna příjemci přímo na antenuly (Breithaupt a Thiel, 2011).

Antenuly jsou hlavním místem, kde se vyvinuly chemoreceptory k zachycování chemických signálů (Vogt 2002). Kromě chemoreceptorů se zde nacházejí chemosensily a aestetasky. Chemosensily jsou velmi malá uskupení z chloupkovitých výběžků obsahující smyslové buňky (Breithaupt a kol., 2016) a jsou mimojiné umístěné i na špičkách kráčivých nohou a v okolí úst. Na těchto místech se zachycují signály chemického původu, které jsou v přímém v kontaktu s živočichem, tzn., zejména zdroje potravy (Hallberg a Skog, 2011). Aestetasky jsou složeny z kutikulárních chloupků umístěných zejména na anténách a jsou odpovědné za příjem signálů z větších vzdáleností (Breithaupt, 2011).

U koryšů, a tedy i u raků je chemická komunikace hlavním komunikačním kanálem, protože dokáže velmi efektivně posílat kódované informace o požadovaných vlastnostech jako je sexuální zralost a vnímavost, druhová příslušnost, kondice a zdravotní stav, připravenost k boji, dominance jedince, vlastní identita, fáze vývoje, či příslušnost k dané populaci (Kubec a kol. 2019a, b; Thiel a Breithaupt, 2011). Důležitou roli hraje chemická komunikace při vytváření a udržování hierarchie (Atema a Steinbach, 2007). Díky vypouštěným feromonům jsou jedinci schopní na základě předchozího setkání rozpoznat daného jedince, cítit pach jeho postavení a vyhodnotit tak chování v rámci dané nastavené hierarchie (Hay, 2011; Kubec a kol., 2019a). Uložené informace získané z chemických podnětů dokážou koryši využívat po dobu až dvou týdnů (Karavanich a Atema, 1998). I přesto ale dokáží reagovat na specifické pachy vítězného

(dominantního) jedince což značí přítomnost specifických pachů určujících společenské postavení raků (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a).

Jednou ze zásadních rolí feromonů je jejich využití v průběhu reprodukčního chování. Od jeho sprostředkování, výběru partnera až po komunikaci matky s potomky. Korýši včetně raků jsou schopni podle pachu rozpoznat pohlaví a připravenost k reprodukci (Breithaupt a Thiel, 2011; Ryan, 1996). U humrů je důležitý i feromon informující samce o blížícím se svlékání u samic, neboť samci takové samice vyhledávají pro úspěšné spáření. Samci se totiž se samicemi páří hned po jejich svlékání a následně je hlídají až do inkubace vajíček (Atema a Engstrom, 1971). Reprodukční feromony byly také pozorovány u krevet a raků (Díaz a Thiel, 2004; Stebbing a kol., 2003).

Výběr partnera pro páření je často závislý nejen na správném pachu samce, ale i na předchozím agonistickém chování, které v sobě zahrnuje aktivní boj samců o samici, tak i obranné chování samice proti nechtěnému samci (Aquiloni a kol., 2008; Kubec a kol., 2019a). Ale i samec reaguje na samici uvolněné feromony v moči nesoucí informace o připravenosti samice k reprodukci a vyzívá je k námluvám (Berry a Breithaupt, 2010). Na základě chemických stimulů jsou raci schopni vybrat partnera i bez vizuálních stimulů (velikost těla, velikost klepet a celková velikost jedince), ale jejich kombinace je vždy efektivnější. Kromě dominance samce může hrát u samic roli i příslušnost k dané populaci, kdy nově nasazení samci (introdukce, invaze) nejsou pro samice atraktivní (Kubec a kol., 2019b). Rozhodně ale má chemická komunikace u raků velký význam v agonistickém i reprodukčním chování (Bergman a kol., 2003; Breithaupt, 2011; Schneider a kol., 1999), jak je více popsáno níže u jednotlivých typů chování.

Kromě cíleně vylučovaných komunikačních látek je prostředí vodních organismů plné organických molekul pocházejících především z jiných vodních organismů. Tyto pochází z důležitých životních procesů, včetně krmení, trávení, svlékání, vylučování, predace i rozkladu. Společně tvoří chemicko-ekologickou síť koloběhu živin mezi organismy. Většina vodních organismů reaguje i na malé koncentrace chemických látek uvolňovaných z jiných organismů (Brönmark a Hansson, 2012). Interakce mezi organismy založené na těchto tzv. infochemikáliích – označované také jako semiochemikálie patří rovněž mezi velmi významnou část vodní ekologie (Wyatt 2011). Kairomony a výstražné látky tak stejně jako feromony významně ovlivňují chování jedince a navzájem interagují. Jejich význam a případně nadřazenost jednoho signálu nad druhým je stále nejasná (Breithaupt and Thiel, 2011).



Obrázek č. 1. Vizuální komunikace během agresivního chování samců raka bahenního (*Astacus leptodactylus*) vyzobrazená pomocí fluorescenčního barviva (upraveno podle Breithaupt, 2011).

2.2. Chování raků

Kromě výskytu různých infochemikálií je chování u raků ovlivněno zkušenostmi jedince, podmínkami prostředí, zdravotním stavem a kondicí, motivací a individuálním charakterem jedince (personalitou). Chování a rozhodování se je velmi složité a specifické (Kubec a kol., 2019a). Obecně můžeme říct, že chování sebou nese krom činnosti nervového systému, pohyby svalů a hladiny hormonů. Základním modelem pro optimální chování jsou běžně pozorované události v životě jedince a zkušenost s nimi. Výběr potravy / kořisti má za úkol získat dostatečné množství čisté energie. Chování při jejím získání je také ovlivněno rizikem predace a množstvím úkrytů v prostředí. Zároveň je potravní výběr a s tím spojená míra rizika ovlivněna stupněm vývoje organismu – jiná je např. v době před nebo po svlékání, v období reprodukce apod. (Breithaupt and Thiel, 2011; Kubec a kol., 2019a; Veselovský, 2005).

2.2.1. Sociální interakce, agresivní interakce a hierarchie

Sociální chování je definováno jako vzájemná interakce mezi dvěma a více jednotlivci obvykle v rámci skupiny stejného druhu (Krebs a Davies, 1997). Jako nejdůležitější příklad se často uvádí vzájemná komunikace mezi samcem a samicí při páření a následná péče o potomstvo. Je zaznamenáno také sociální zapojení jedinců v případě skupinově žijících druhů (Bradbury a Vehrecamp, 1998). Račí samice se starají o potomstvo ve fázi připevnění vajíček a prvních vývojových stádií ráčat k pleopodům. Pomocí pohybů pleopodů je zajištěné dostatečné čištění a přísun vody s dostatkem kyslíku (Vogt, 2013). Samice zároveň chrání i první samostatná stadia raků proti predaci a kanibalismu, neboť samci i jiné samice mohou lovit juvenilní ráčata (Mathews, 2011). Sociální rodičovské chování může být také projevováno i péčí o více potomků stejného druhu (Beermann a kol., 2015) u raků ale o tom nejsou žádné zmínky.

Sociální chování nemusí být vždy jen kladné, ale dochází také k agresivním útokům a různě intenzivním soubojům, které obvykle vedou k postupnému vytváření hierarchie. Jedná se o chování jednotlivce s cílem mít navrch nad jiným členem společenstva za účelem získání vlastního profitu (Krebs a Davies, 1997). Hierarchie slouží ale i k snížení počtu a intenzity dalších agresivních kontaktů v populaci (raci poznají po pachu dominantního jedince), což pozitivně ovlivňuje náklady a rizika takového chování z hlediska jednotlivců i celé populace (Kubec a kol., 2019a). Obecně je agresivní chování pozorováno u všech fázích vývoje raků. Je také typické pro interspecifické (mezidruhové) i intraspecifické (vnitrodruhové) interakce, kde se objevuje při boji o potravu, úkryt, stanoviště a reprodukčního partnera (Gherardi, 2002). Agresivní agonistické chování obsahuje prvky boje aktivního i pasivního a je nejčastěji pozorováno při vnitrodruhových interakcích. V rámci boje o sociální postavení je často využito také chemické a vizuální komunikace, kdy příjemce signálu může být zstrašen a vyhnout se tak agresivnímu boji. Varováním a možností vyhnout se boji raci ušetří velké množství energie a zamezí poraněním a popř. riziku predace na jedné či obou stranách (Krebs a Davies, 1997). Pokud varovné signály selžou a dojde na souboj, oba účastníci boje ztrácejí energii a jsou snadnějším cílem pro další nepřátele, kteří jejich předchozího boje mohou využít a jejich oslabení využít ve vlastní prospěch (Payne, 1998). Správně nastavená sociální hierarchie dané skupiny jedinců dokáže zabránit bojům mezi jednotlivými členy, a tak jim i zajistit

vzájemnou ochranu. Dominantní jedinec má ale přístup ke kvalitnějším zdrojům, ať už jde o využití prostoru, získání potravy nebo partnera/ů. Nastavení dominance je obvykle postaveno od nejsilnějšího po nejslabšího jedince v závislosti na zdatnosti a množství zkušeností (Gherardi, 2002). Získání dominance je obvykle závislé především na velikosti a síle, velikosti klepet, stářím a zkušenostmi, pohlavím, personalitou a schopnosti komunikace (Kubec a kol., 2019a). Sociální hierarchie zajišťuje vyváženost mezi počtem silných a slabých jedinců. V případě nadbytku silných vítězných jedinců by docházelo k výraznému zvýšení agresivity a snížení stability společenské skupiny (Hock a Huber, 2009).

Fáze soubojů jsou závislé na míře agrese vynaložené v daném konfliktu při jeho iniciaci a průběhu a obecně platí, že vyšší míra agresivního chování vede k určení dominantního postavení a vítězství v souboji. To platí nejen pro protivníka stejného druhu, ale i predátora a obecného konkurenta (Kubec a kol., 2019a).

První fáze souboje bývá často založena na použití chemické komunikace, kdy dojde k výměně informací a jejich zhodnocení včetně jejich porovnání z předchozích soubojů a dalších zkušeností. Zároveň dochází k posouzení relativní připravenosti boji pomocí vizuální vjemu velikost těla, zdravotní stavu a vitality protivníka. Bojeschopnost a sílu protivníka raci hodnotí zejména na základě kombinace vjemů z vizuální, chemické i hmatové komunikace (Bergman a kol., 2005). V přímé komunikaci ještě před zahájením samotného boje tělem či klepety dochází k výměně informací pomocí antenul a postavení antén (Kouba a kol., 2011). Dominantní rak také využívá vizuální zvednutí jednoho klepete směrem k protivníkovi, čím naznačuje svojí pozici a zastrašuje protivníka. První fáze souboje je velmi důležitá, protože zde nedochází k agresivnímu kontaktu a v případě úspěšného předvedení dominantního postavení se šetří energie a nedochází k zbytečným poraněním či smrti jednoho či obou účastníků souboje (Gherardi, 2002).

Druhá fáze souboje nastává v případě, že na základě předchozí komunikace nebyla jasně nastavená hierarchie. Přímý souboj pomocí síly těla a klepet často způsobuje vážná poranění (Fořt a kol., 2019). Obecně se dá říci, že již na základě velikosti se dá určit dominantní či podřízené postavení protivníka a vyhnout se tak agresivní fázi souboje, ušetřit energii a nezpůsobit si zranění. V případě nastavené dominance se ve většině případů oba protivníci vyhýbají dalšímu zájmu o souboj, ovšem lze se setkat i s případy, kdy se dominantní jedinec snaží podřízeného opětovně napadat a posílit tak své postavení (Issa a kol., 1999). V případě nastavení hierarchie je velmi důležité využití chemických

signálů, vizuální projevy a také paměť, která ovlivňuje reakci příjemce signálu, který danou zprávu musí správně vyhodnotit. Zkušenosti nasbírané v rámci komunikace daného druhu i mezidruhově je velmi důležitá a má také roli na výsledné postavení jedince v dané hierarchii a její zachování v čase (Jiménez-Morales a kol., 2018). Vliv na prvotní fázi souboje mají také vnitrodruhové a mezidruhové interakce, jejichž intenzita je závislá na daných účastnících zapojených do souboje. Určité druhy se mohou s větší či menší intenzitou zapojovat do vnitro či mezi druhových soubojů. Proměnlivá může být také početnost soubojů a jejich intenzita. Fořt a kol. (2019) zjistili, že mezidruhové souboje obvykle netrvají déle než souboje vnitrodruhové, tedy při souboji dvou druhů vždy došlo k nastavení dominantního postavení dříve nežli v souboji dvou stejných druhů. To může být vázáno na chemické signály mezi druhy, které dokážou být snadněji identifikovány a útočník se tak nebojí zapojit se do souboje proti soupeři, kterého zná. Naopak při mezidruhových soubojích je zpracování a správné posouzení chemického signálu složité či nejde signál rychle vyhodnotit, je vhodnější se kontaktu vyhnout a přežít nežli se pustit do souboje s neznámým protivníkem (Fořt a kol., 2019).

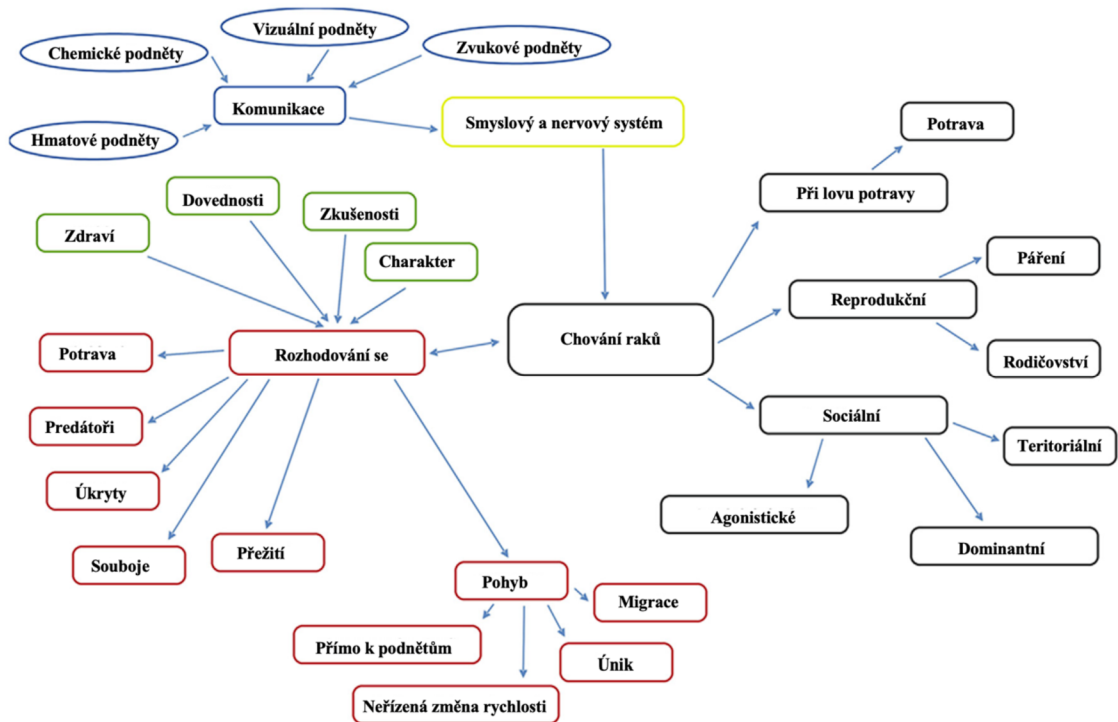
Obecně můžeme říct, že fáze soubojů jsou dobře sledovatelné častěji u samců nežli u samic, což vyplývá z přirozeně vyšší agresivity u samců (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a). Samice se primárně soustředí na reprodukci, proto se snaží lépe vyhodnocovat prvotní fáze souboje a vyhnout se velkým energetickým výdajům či možným poraněním v agresivních kontaktních fázích soubojů (Fořt a kol., 2019).

Přímý agresivní souboj, pokud k němu dojde, končí v závislosti na množství a rozsahu fyzického poškození nebo vyčerpání jedince. V případech, mezi které se řadí zvýšený tlak predátorů i ztráta části těla, nemusí k fyzickému souboji vůbec dojít. Každý účastník boje se může včas rozhodnout, zda se boje účastní, vytrvá v boji nebo ustoupí jako poražený (Payne, 1998).

Vzájemná komunikace při agonistických interakcích nastává při vstupu cizího raka do teritoria jiného jedince, protože ve volné přírodě jsou raci často samotáři a chrání své území či zdroje. Obecně platí, že čím vyšší postavení, tím lepší pozice pro zisk potravy a úkrytu i ostatních zdrojů (Fero a Moore, 2014). U raka říčního (*Astacus astacus*) byl pozorován častější výskyt agresivních interakcí a případný předčasný ústup z boje je u nich velmi nepravděpodobný (Goessmann a kol., 2000). Teoreticky to může být výsledkem hůře vyvinutého systému nastavení hierarchie nebo menší schopnost tuto hrozbu bezpečně rozpoznat. První známkou projevu agonistického chování je výstražné

postavení těla, hrozba pomocí klepet, pohyb „bičování“ antén, aktivní pohyb k soupeři či přímé použití klepet k útokům a zaklínění se v soupeři. Útoky klepety často vedou ke zranění protivníka (Kravitz a Huber, 2003). Početnost soubojů je ale rovněž ovlivněna množstvím dostupných úkrytů a vzdáleností jedince od něj, nežli předchozí negativní zkušeností a postavením v hierarchii. Platí také, že čím vyšší je konkurence, tím více je využíváno agresivní chování, predace i kanibalismus (Schneider a kol., 1999). Agonistické chování se vyskytuje u obou pohlaví. U samic dochází k boji o partnera, s partnerem či bez něho o potomstvo, ovšem samice nemají tak vysokou mortalitu a incidenci zranění jako je tomu u samců (Figler a kol., 1999).

Sociální komunikace se nevyskytuje pouze u stejných druhů, ale je zaznamenána také při setkání původních druhů a druhů invazivních. Dá se tak usuzovat, že minimálně některé komunikační chemické signály jsou v dané skupině organismů univerzální, a tedy srozumitelné pro oponenty různých druhů (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a). Invazivní druhy bývají často více aktivní a agresivní, a i proto dokážou vytlačit původní druhy z jejich přirozeného prostředí. V Evropě jsou nejvýznamějšími invazivními druhy rak signální (*Pacifastacus leniusculus*), rak pruhovaný (*Faxonius limosus*), rak červený (*Procambarus clarkii*) a poslední dobou i rak mramorovaný (*Procambarus virginalis*) (Hossain a kol., 2018; Kouba a kol., 2014).



Obrázek č. 2. Shrnutí faktorů ovlivňující chování a rozhodovací proces u raků (upraveno podle Kubic a kol., 2019a).

2.2.2. Reprodukční chování

Reprodukční chování zvířat se řadí mezi nejvýznamější typy chování v jejich životě (Gherardi, 2002). Výjimku tvoří pouze druhy s nepohlavním rozmnožováním, jako například rak mramorovaný (Hossain a kol., 2018). Velká část zvířat má při reprodukci specifické nároky a požadavky na partnery opačného pohlaví. Ještě před samotnou reprodukcí je často pozorována fáze námluv, kde dochází k výběru vhodného partnera do páru podle daných parametrů včetně následného upevnění vztahů mezi samcem a samicí (Alcock, 2001; Gherardi, 2002).

Námluvy mají za úkol najít vhodného jedince na základě vizuální, hmatové a chemické komunikace. Finální výběr partnera obvykle záleží na velikosti, velikosti klepet, zbarvení, hierarchickém postavení jedince, fyzickém stavu a zdraví jedince, ale i na výsledku případného souboje před pářením (Aquiloni a Gherardi, 2008). Důležitým cílem pohlavního výběru je zvýšit šance na úspěšnou reprodukci a získat co nejzdatější potomstvo (Alcock, 2001). Faktory zachycující reprodukční historii, postavení

v hierarchii, velikost jednotlivých částí těla a zdatnost jedince udávají hlavní výhodu při výběru partnera. Důležitým reprodukčním bodem je vzájemný zájem mezi oběma partnery a jejich připravenost k páření. Samci umí na dálku rozlišit náklonost samice, tedy zda je schopna je akceptovat na základě feromonové signalizace. U raků jsou ale samozřejmě známé souboje o samice ze strany samců, ovšem není to rozhodující faktor, jelikož samice může vítěze souboje odmítnout, pokud toho jsou fyzicky schopny a rozhodnou se dostatečně rychle (Gherardi, 2002). Samci jsou zároveň schopni odstranit spermatofovy jiného samce a překrýt samici vlastními spermatofovy. Na rozdíl od samic, jsou samci také méně vybíraví a snaží se spíše spářit s co nejvíce samicemi. Samice, které do rozmnožování vkládají více (tvorba vajíček, mateřská péče) mají důvod k vybíravosti (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019b). Tak či onak, raci jsou polygamní a pro větší životaschopnost potomků je pravděpodobně výhodné páření samice s několika samci, kdy mohou být potomci větší a silnější podle toho nejsilnějšího a největšího partnera, popř. je zajištěna dostatečná variabilita potomstva vyšším počtem otců dané snůšky. Otázkou je, jakou roli hraje ve finální úspěšnosti (podílu na potomstvu) i pořadí páření jednotlivých partnerů a kvalita a kompetice jejich pohlavních buněk (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a)

2.2.3. Rodičovská péče

Mateřské chování je obecně velmi důležité pro vyšší úspěšnost přežití potomstva. Především ve fázi inkubace vajíček a následné fázi raného postembryonálního vývoje jedinců se samice aktivně starají o přísun dostatku čerstvé vody a kyslíku pro snůšku, stejně jako o obranu před predací a kanibalismem (Gherardi, 2002). Raná interakce ráčat mezi sebou a s matkou má rovněž pozitivní vliv na vývoj ráčat – jejich brzké sociální kontakty totiž určují i jejich agresivitu v populaci (Patoka a kol., 2019). Matka totiž využívá chemickou komunikaci nejen k rozpoznání se mezi sebou a pro navigaci ráčat zpět pod svou ochranu, ale zároveň tak snižuje úroveň stresu u mladých jedinců. Mateřský feromon je druhově specifický a byl popsán na základě změn chování u matky a potomstva (Kubec a kol., 2019a; Little, 1976). Jeho složení a druhová specifická jsou sice nejasné, ale předpokládá se, že druhy mají odlišné mateřské signály a pach, stejně jako různé matky. Je známé, že samice primárně ochraňuje své potomstvo, ale zároveň se mohou starat i o potomstvo jiné samice, kdy samice mohou přijímat a chránit potomky

jiných samic bez zvýšeného agresivního chování a někdy i značně přetěžují svoje možnosti. Při případném následném kanibalismu dávají přednost cizím ráčatům před vlastními (Gherardi, 2002; Kubec a kol., 2019a; Mathews, 2011). U raků jsou ráčata schopná se osamostatnit ve druhém (Astacidae) až třetím vývojovém stádiu (Cambaridae, Parastaciade), ale samice se o ráčata starají i delší dobu, kdy ráčata matku vyhledávají jako ochranu i v následných stádiích (Kozák a kol., 2015).

2.3. Zájmové druhy

Raci jsou velmi často používáni jako modelový organismus pro různá odvětví výzkumu, zároveň jsou ekologicky významní, považováni za klíčové druhy bentických bezobratlých a hrají významnou roli jako ekosystémový inženýři a bioindikátory (Kouba a kol., 2016). Sladkovodní raci mají vysokou úroveň sociální adaptace v prostředí i laboratorních podmínkách a tím nabízejí výhody oproti jiným skupinám bezobratlých (Gherardi, 2002). Raci jsou behaviorálně, ekologicky a fyziologicky zajímaví, protože se s nimi můžeme setkat v široké škále stanovišť tekoucích i stojatých vod od rybníků, jezer, potoků, řek, horských i subtropických toků, ale i v terestrických habitatech (Kozák a kol., 2015). Historie ukazuje mnoho zajímavostí zahrnujících vysokou plasticitu, desítky vzorců chování s unikátní schopností adaptace na podmínky daného prostředí (Holdich a kol., 1997). Tato vlastnost přináší i negativní vlivy, a to sice invaze nepůvodními druhy raků, která ohrožuje a nenávratně poškozuje původní populace daných stanovišť (Holdich a kol., 2009). Kromě toho jsou schopni hloubit i poměrně hluboké nory, mají vynikající úroveň smyslových orgánů zajišťující pohyb, orientaci v prostředí, hledání potravy a komunikaci (Basil a Sandeman, 2000). Díky všem těmto vlastnostem se řadí mezi velmi slibné modelové druhy pro výzkumné obory s širokým zaměřením. Raci, konkrétně rak mramorovaný je významným modelem pro výzkum, a to především i díky jejich velmi rychlé a časté reprodukci, která poskytuje stabilní zdroj geneticky identických potomků. Genetická uniformita, snadný chov a rozmanitost chování podporuje využití v epigenetice, vývojové biologii a fyziologickém, ekotoxikologickém a etologickém výzkumu (Hossain a kol., 2018). Je ale nutné nahlížet i na druhou stránku věci, kdy výzkum nepokryje problematiku rozdílů mezi pohlavími či dědičnost.

2.3.1. Rak mramorovaný *Procambarus virginalis*

Rak mramorovaný byl poprvé popsán v německých akvarijských odchovech, kde se objevil v 90. letech dvacátého století. Až po několika letech prodeje se o něj začala zajímat i vědecká veřejnost, pro jeho schopnost množit se bez účasti samců (Hossain a kol., 2018). Nejprve byl zařazen jako partenogenetická forma raka klamavého *Procambarus fallax* a v roce 2017 byl nakonec označen jako samostatný druh (Lyko, 2017). V tu dobu už ale byly zachyceny jeho první populace volně žijící v přírodě. Z Německa se postupně rozšířili do Nizozemska, Itálie, Slovenska a dalších zemí. K nám do České republiky se rozšířil také, podobně jako v případě ostatních zemí, úmyslným vysazením. Všichni jedinci na světě mají stejný genotyp, a proto pocházejí z jednoho původního jedince (Hossain a kol., 2018). V roce 2003 byl zaznamenán na ostrově Madagaskar a už o 4 roky později byl tak hojným, že byl běžně prodáván na trzích jako levný zdroj bílkovin pro chudé obyvatele. Jeho efekt na původní jedinečné ekosystémy byl ovšem obrovský (Jones a kol., 2009).

Hlavním příčinou invazí bylo záměrné vypouštění raků od akvaristů, kteří nevěděli, co s přebytkem potomstva, nebo se chtěli celého chovu zbavit. Rak mramorovaný je oblíbený druh, protože je nenáročný na chov, zajímavě zbarvený a díky partenogenezi se snadno množí. To vedlo u akvaristů k přeplnění akvárií a následnému vypouštění. V dnešní době již oficiálně není možné je chovat, prodávat, rozmnožovat a přemísťovat podle nařízení Evropské komise o invazních druzích (nařízení Evropského parlamentu EU č. 1143/2014, o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů). Realita je často i kvůli nevědomosti lidí stále jiná (Hossain a kol., 2018; Svobodová a kol., 2020). Od ledna letošního roku řeší tuto problematiku na národní úrovni Zákon č. 364/2021 Sb., kterým se mění některé zákony v souvislosti s implementací předpisů Evropské unie v oblasti invazních nepůvodních druhů.

Jelikož se jedná o druh pocházející z akvarijských podmínek, tak jeho přirozené stanoviště výskytu není známé – neexistuje. Jediným vodítkem je areál rozšíření „mateřského“ druhu – raka klamavého (*Procambarus fallax*) pocházejícího z jihu Severní Ameriky (Hossain a kol., 2018). Podle dosavadního výskytu ve volných vodách se nejčastěji vyskytuje ve stojatých či pomalu tekoucích vodách, které mu buď více vyhovují, nebo je zde větší pravděpodobnost jeho vysazení, nebo obojí (Svobodová a kol., 2020). Jeho chování je podobné obvyklému chování ostatních raků, jen je povahově klidnější a aktivnější v denních hodinách. V případě nutnosti si umí hloubit

nory (Hossain a kol., 2018; Kouba a kol., 2016). Velikost dospělého jedince je obvykle 4-8 cm a hmotnosti do 10 gramů. Největší velikost může být 25 gramů s délkou těla až 12 cm. Pohlavní dospělost u raků chovaných při teplotě 20-25 °C nastává ve věku 141-255 dní (délka krunýře 14–22 mm) (Vogt, 2011). Kouba a kol. (2021) ale sledovali dosažení dospělosti už ve 12–15 týdnech stáří (84–105 dní) v teplotě okolo 21°C. U některých jedinců k tomu ale docházelo mnohem později a v mnohem větší velikosti než u ostatních. Při poklesu teploty pod 15 °C se reprodukce zastavuje (Vogt, 2011), což ovšem koliduje se sledováními z přírodních lokalit, kde se i v zimním období vyskytují samice s vajíčky, popř. s ráčaty (Buřič, osobní sdělení). Teplotní optimum pro nejrychlejší růst je při 30 °C, ale nejvyšší přežití je při 20 °C. Dlouhodobé teploty nad hodnotu 35 °C jsou letální, ovšem teploty pod 8 °C je schopen tolerovat a dokáže přežít i v zamrzajících vodních plochách ve střední a východní Evropě (Vogt a kol., 2004; Hossain a kol., 2018; Lipták a kol., 2016).

K rozmnožování dochází pouze pomocí partenogeneze několikrát ročně v závislosti na podmínkách prostředí, ale v ideálních podmínkách k ní může docházet každých 8–9 týdnů. Samice k rozmnožování nepotřebuje samce a samčí pohlaví nebylo nikdy pozorováno ani při umělé snaze zvratu pohlaví v laboratorních podmínkách (Vogt, 2008). Díky partenogenezi tedy samice produkuje geneticky uniformní jedince, tzv. klony. Vývojová variace vede k mnoha fenotypům, i když jsou chovány ve stejných podmínkách (Vogt, 2008). Plodnost závisí na velikosti samice a pohybuje se v rozmezích 50-150 vajíček u malých samic a až více než 500 vajíček u velkých samic (Jones a kol., 2009; Hossain a kol., 2018). Jelikož k reprodukci není potřeba hledání vhodných partnerů ani páření, postačuje k vytvoření nové populace jeden jedinec. Inkubační doba je závislá na teplotě vody, ale obvykle trvá 25–30 dní. Samice jsou schopny absolvovat inkubaci vajíček, včetně jejich líhnutí mimo vodu pouze ve vlhkém prostředí, což zvyšuje šance na přežití ve vysychajících lokalitách nebo vypouštěných rybnících (Guo a kol., 2019). Vylíhnutá ráčata jsou stále závislá na samici a přichycená k jejím pleopodům. Zde se musí ještě dvakrát svléknout, než dosáhnou třetího vývojového stádia – to už je schopné se od samice osamostatnit, volně se pohybuje a přijímá potravu (Hossain a kol., 2018; Kozák a kol., 2015). Ráčata přesto stále vyhledávají ochranu matky a ještě poměrně dlouhou dobu se přidržují na jejím abdomenu. Pokud matku opustí, pak ji v případě nebezpečí opět vyhledávají. Toto pouto někdy vytrvá až do dosažení čtvrtého vývojového stádia (Buřič osobní sdělení, Kubec a kol., 2019a). Právě třetí vývojové stádium raka

mramorovaného bylo pro naši práci ideální pro svou pohyblivost, samostatnost ale stále silné pouto k matce.

3. Cíle

1. Provést experimenty popisující pohyb ráčat ve třetím stádiu mezi dvěmi matkami v jedné experimentální nádrži.
2. Popsat chování samic a ráčat v průběhu pokusu a získat informaci, zda matky v jedné nádrži svádí souboj o dominanci a jak se projevuje.
3. Popsat chování samic a ráčat v průběhu pokusu a zjistit, zda dominantní postavení cizí matky může vést k preferenci této matky i ráčaty jiné (submisivní) matky a tím poukázat na možnou nadřazenost některých chemických informací nad jinými.

4. Hypotézy

1. Samice raka mramorovaného v jedné nádrži mezi sebou ustanoví vztah dominantního a submisivního jedince.
2. Ráčata raka mramorovaného si vyberou jen jednu z matek ve společné nádrži.
3. Ráčata raka mramorovaného si vyberou vždy dominantní samici.

5. Metodika

Experimentální práce probíhala na Experimentálním rybochovném pracovišti Výzkumného ústavu rybářského a hydrobiologického ve Vodňanech. Použití raci mramorovaní pocházeli z experimentálního chovu v akváriích zabezpečených proti úniku raků do volné přírody. Experiment pak probíhal v Laboratoři sladkovodních ekosystémů s využitím jejich vybavení.

5.1. Výběr a příprava samic

Experiment předpokládal použití dvou samic v každém opakování. Každý pár samic použitý v experimentu ale musel splňovat důležité předpoklady: 1/ na začátku pokusu budou ráčata obou samic ve stejném stupni vývoje tzn. ve třetím vývojovém stádiu a pokud možno stejnou dobu od jeho dosažení, 2/ samice budou přibližně stejně veliké, 3/ samice budou mít obě klepeta, 4/ ráčata budou stále aktivně vyhledávat samici a vracet se pod její abdomen.

Z obsádky experimentálního chovu byly vybrány samice v den, kdy u nich byly prvně sledovány vajíčka. V pracovních dnech bylo kladení vajíček kontrolováno denně, ty, které nakladly o víkendu, byly kontrolovány v pondělí. Vybrané samice s vajíčky byly nasazeny individuálně do plastových boxů (o velikosti 19 x 14 x 8 cm) s neprůhlednými stěnami a s 1 l vody z akvarijního systému, ze kterého byly samice odloveny. Vody byla denně vyměňována za čerstvou vodou ze systému spolu s kontrolou vývoje vajíček/ráčat. Samice zde byly krmeny granulovaným krmivem (6 pelet denně) Sera Granugreen (Heinsberg, Německo) pro udržení dobrého stavu samic a vysoké kvality vody v boxu. Na každém boxu byl napsán termín, kdy samice nakladla vajíčka pro vytvoření skupin raků s podobným stádiem vývoje.

Přibližně po dvou týdnech inkubace vajíček byla u samic změřena délka hlavohrudí (DH) pomocí posuvného měřítka a zjištěna jejich hmotnost na digitálních vahách s přesností na 0,1 g (Kern, Balingen, Německo). Naměřené hodnoty byly opět napsány na daný box pro následné přiřazení samic do jednotlivých párů pro experiment. Mezi samicemi v jednom páru byl stanoven maximální přípustný rozdíl vždy menší než 5 % DH pro limitování vlivu velikosti samice na rozhodnutí ráčat (Tabulka č. 1 a 2).

U samic se denně kontroloval vývoj vajíček, aby nedošlo k přehlédnutí začátku líhnutí vajíček. Následně pokračovaly denní kontroly a sledování svlékání do druhého

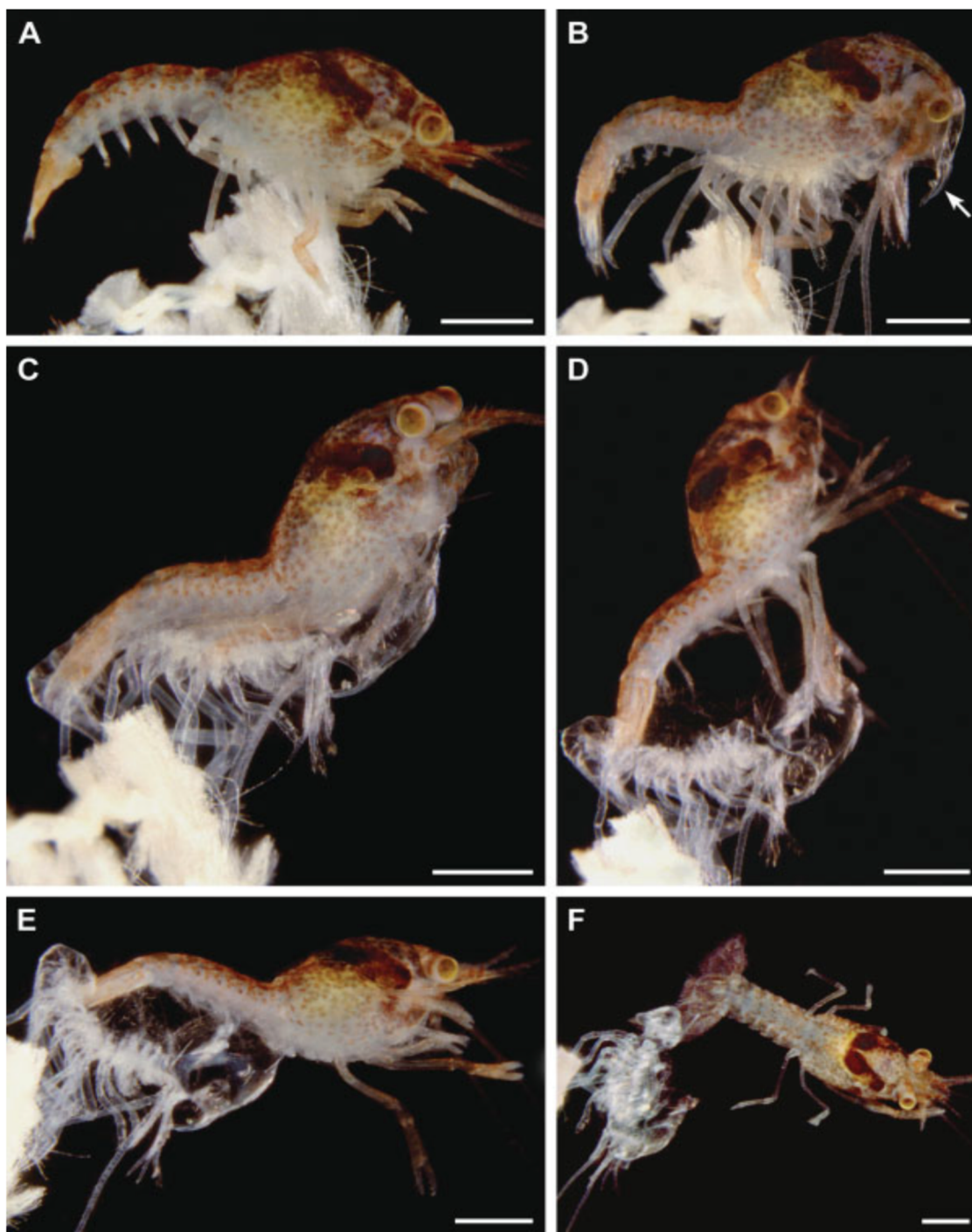
vývojového stádia a stejně se postupovalo až do dosažení druhého svlékání ráčat do třetího vývojového stádia podle charakteristik uvedených v publikaci Vogta (2008) (viz. Obrázek č. 1). Jakákoli sledovaná změna (líhnutí, svlékání do 2. a 3. vývojového stádia) byla zaznamenána s příslušným datem na daný box se samicí. Po zaznamenaném začátku svlékání do třetího vývojového stádia u prvních jedinců se počkalo tři dny pro dokončení svlékání u všech jedinců ve snůšce. V této době se již ráčata volně pohybovala v blízkosti samice, ale stále se vracela a přichytávala se na pleopody na jejím abdomenu. V případě, že se u vybraných raků shodovalo datum dosažení třetího stádia a jejich velikost odpovídala nastavenému maximálnímu rozdílu, byl z nich utvořen pár pro nasazení do experimentu. Celkem se podařilo tímto způsobem zkompletovat celkem deset párů samic s ráčaty ve třetím vývojovém stádiu (z iniciálního počtu přibližně 200 samic s vajíčky), které byly následně nasazeny do experimentu. Rozdíly ve velikosti samic a jejich snůšek nebyly statisticky významné ($p > 0,05$).

Tabulka č. 1. Hodnoty průměrných procentických rozdílů (a směrodatných odchylek – SMODCH) délky hlavohrudi (DH) a počtu juvenilů mezi samicemi použitými v sestavených experimentálních párech.

	Průměr	SMODCH
Rozdíl DH mezi samicemi (%)	2.0	0.76
Rozdíl v počtu juvenilů mezi samicemi (%)	18.2	10.5

Tabulka č. 2. Délka hlavohrudí (DH) a počet juvenilů ve 3. vývojovém stádiu u jednotlivých samic v sestavených párech použitých v experimentech s uvedením průměru a směrodatné odchylky (SMODCH).

	Samice 1		Samice 2	
Pár č.	DH (mm)	Počet_{juv}	DH (mm)	Počet_{juv}
1	24,7	113	24,1	167
2	23,9	134	24,5	129
3	24,4	141	25,0	108
4	22,2	56	21,6	52
5	21,9	63	21,7	58
6	20,8	71	21,3	83
7	23,2	84	23,7	56
8	24,4	47	24,5	35
9	25,3	87	25,9	69
10	23,4	63	23,0	72
Průměr	23,4	85,9	23,5	82,9
SMODCH	1,4	32,9	1,6	40,4



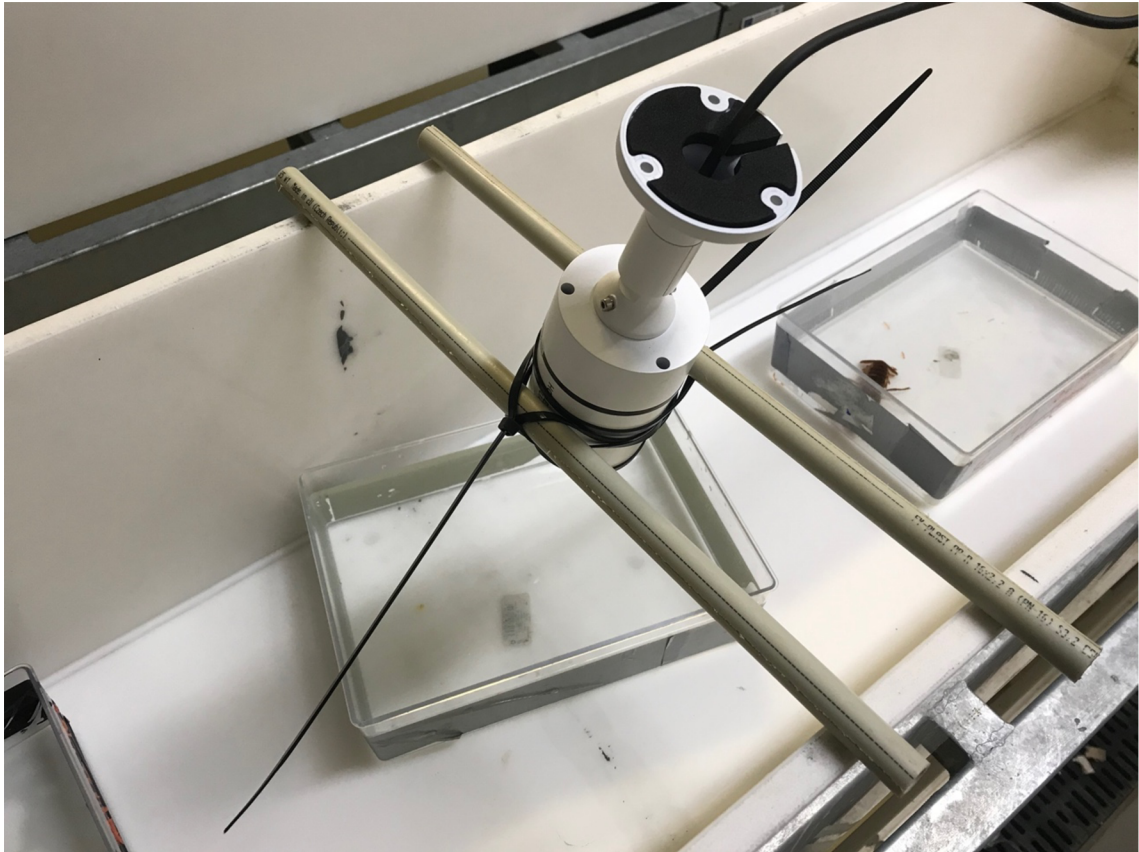
Obrázek č. 1. Svlékání juvenilního raka mramorovaného ze druhého do třetího vývojového stádia. A) ráče ve druhém stádiu, 30 minut před samotným svlékáním je z velké části nehybné a přichycené. B) začátek svlékání ohnutím břicha, pohyben nahoru a uvolněním karapaxu, který je otočen směrem dolů. C, D) vysvečení se a aktivní pohyb směrem nahoru. E) opuštění svlečku F) rak mramorovaný ve 3. vývojovém stádiu (upraveno podle Vogt, 2008).

5.2. Průběh a provedení experimentu

Boxy s vybranými samicemi byly nejprve dány na cca 14 hodin (přes noc) do místnosti, kde měl pokus probíhat pro přesnější vyrovnání teploty vody a pro limitaci větší manipulace před nasazením do experimentu. V téže místnosti byl připraven experimentální plastový box (o velikosti 28 x 19 x 8 cm) s dvěma litry vody a kamerový systém pro snímání aktivity raků v experimentálním boxu (popř. více boxů pokud se podařilo v jeden den získat více párů (Obrázek č. 3 a 4). V jednom okamžiku byly obě samice přemístěny do tohoto boxu, přičemž ráčata, která opustila během přemístění abdomen matky, byla opatrně scezena přes sítko a přidána k samicím. Po nasazení pokusu byly samice nahrávány na videokameru, po dobu jedné hodiny (kamera byla zapnuta před nasazením samic do boxu). Po hodině natáčení byla kamera zastavena a do experimentálního boxu byla vložena přepážka z důvodu možného přebíhání ráčat při manipulaci. Pokud se v boxu pohybovala ráčata volně mimo samice, byla zaznamenána. Samice a ráčata byly poté vyjmuty z boxu a spočítán podíl ráčat na jedné a druhé matce. Samice a ráčata byly následně vráceny zpět do akvarijního odchovu.



Obrázek č. 2: Kontrola samice raka mramorovaného s vajíčky v průběhu příprav (foto: autor).



Obrázek č. 3: Audiovizuální nahrávací zařízení umístěné nad boxy, kde probíhal experiment (foto: autor).

5.3. Vyhodnocování nahrávek

Pořízené nahrávky byly uloženy na externí disk a později vyhodnoceny. Natočený záznam trval vždy hodinu, ovšem samotné vyhodnocování záznamu trvalo mnohem déle, protože bylo nutné sledovat jednotlivé projevy chování více jedinců najednou a jejich interakcí.

Sledován byl počet kontaktů mezi samicemi. Kromě toho se zaznamenávaly agresivní kontakty (útoky, švihnutí anténami, přímé hrozby) a také reakce na ně. Pokud došlo k fyzickému agresivnímu kontaktu, byla zaznamenána samice, která v něm zvítězila a která prohrála. Za vítěze byl označen jedinec, který donutil protivníka ustoupit nebo odskočit ze souboje. Dalším parametrem pak bylo stranění se kontaktu s dominantními jedinci (vítězi), které se projevovalo ustoupením, pokud se protivník blížil a v konečném efektu pozicí v rohu „zády“ k protivníkovi. Pokud bylo zaznamenáno toto chování, bylo jednoduché rozlišit pozici dominantní a submisivní samice.

Kromě počtu a výsledku soubojů a kontaktů byl zaznamenáván i čas stráveným aktivním pohybem jedince v experimentálním boxu v sekundách. Kromě toho byla sledována aktivita samotných ráčat, tedy popsání doby, za kterou potomstvo zvolilo jednu z matek a přichytilo se na její pleopody (pokud k tomu během doby experimentu došlo v plné míře).



Obrázek č. 4: Příklad vyhodnocovaného videa se třemi experimentálními boxy nasazenými samicemi a jejich potomstvem několik vteřin po nasazení experimentu (foto: autor).

5.4. Statistická analýza

V průběhu vyhodnocování byli výše popsané parametry zapisovány a editovány v počítačovém programu Microsoft Excel a následně hodnoty převedeny do programu Statistika 13 (StatSoft, Tulsa, USA), kde byly statisticky vyhodnoceny. Při práci s daty bylo potřeba některé nameřené hodnoty převést do procentuálních čísel, spočítat průměrné hodnoty či zjistit hodnotu směrodatné odchylky.

Pro porovnání velikosti a plodnosti samic použitých v experimentálních párech bylo použito studentova t -testu. Pro porovnání aktivity dominantních a submisivních samic, počtu vítěztví a stranění se byl použit t -test pro porovnání závislých vzorků. Základní testovnou hypotézou bylo, že veličina X pro samici A má stejné rozdělení

pravděpodobnosti jako pro samici B. Statisticky významné rozdíly uváděné ve výsledkové části jsou signifikantní na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

6. Výsledky

Z vlastního provedeného experimentu jsme získali dva typy výsledků. První část výsledků byla speciálně zaměřená na počet ráčat, která se navrátí a přichytí na pleopody jedné či druhé samice.

Druhá část výsledků byla založena na následné analýze videozáznamů a jejich vyhodnocení. Sledovalo se hned několik parametrů popsaných výše, které byly zapisované a zpracované v softwarovém programu Excel a programu Statistica. Výsledky se zpracovávali dle výše popsané metodiky vyhodnocování nahrávek a statistické analýzy.

6.1. Výsledky 1. část

V první části experimentu jsme získali velmi zajímavé výsledky. Vzhledem k již známým okolnostem ohledně schopnosti rozpoznání vlastní matky na základě chemické komunikace z předchozích experimentů a literatury se dalo očekávat, že si ráčata zvolí svojí biologickou matku. Výsledek počtu ráčat přichycených u jednotlivých samic byl zjištěn prakticky ihned po skončení hodinového experimentu. Výsledky jasně ukázaly, že pouto mezi matkou a potomkem není zásadní motivací pro potomstvo, ani pro matku. Ráčata si totiž během experimentu vybrala vždy jen jednu matku. V osmi z deseti opakování bylo na jedné samici přichyceno po jedné hodině experimentu 100 % ráčat. U zbylých dvou párů nosila vždy jedna samice naprostou většinu ráčat (95 a 98 %). Zbylá ráčata nebyla u druhé samice, nýbrž se pohybovala volně v prostoru boxu. Z toho vyplývá, že zde nedošlo k rozdělení rozhodování ráčat mezi samicemi, ale spíše potomstvo nestihlo v daném časovém horizontu nalézt na vybranou samici. Důvody, proč došlo k takovému masivnímu rozhodnutí u potomků a na jakém základě si vybrali danou samici nám ukázalo až následné vyhodnocení druhé části výsledků.

6.2. Výsledky 2. část

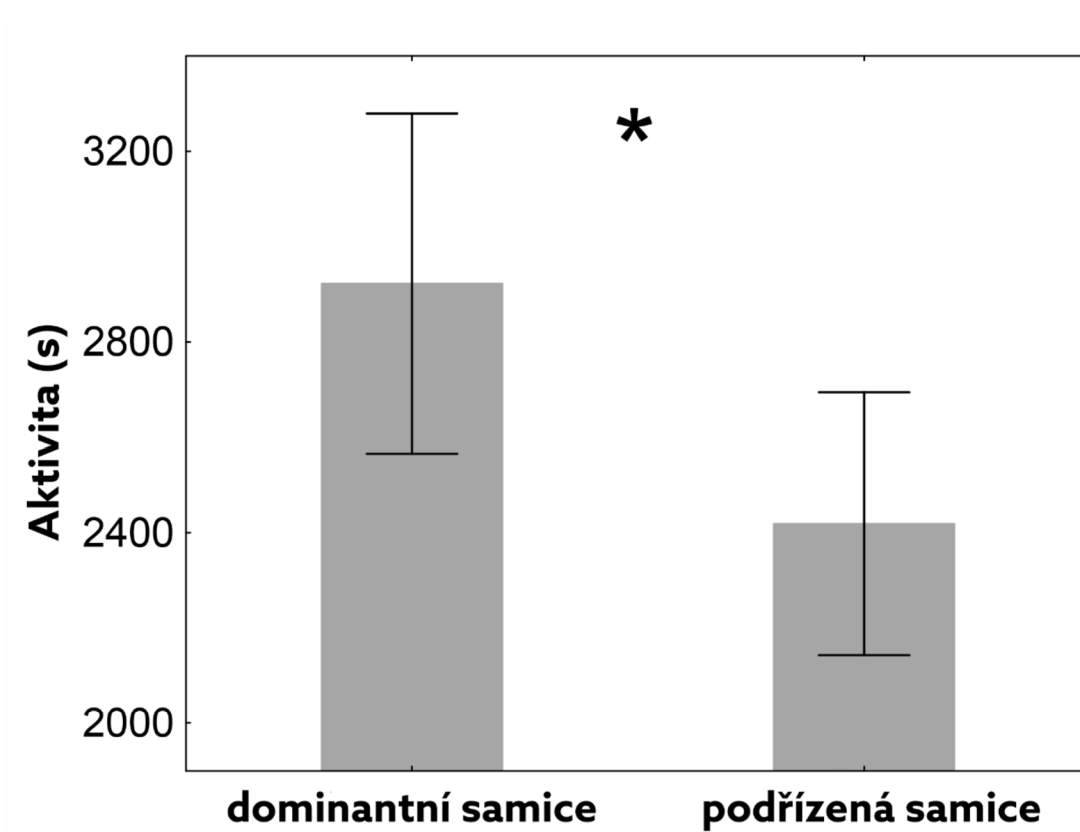
Vyhodnocení pořízeného záznamu z průběhu experimentu probíhalo důslednou analýzou všech stanovených parametrů. Počet kontaktů a z toho označení agresivních kontaktů, počet soubojů a určení jejich vítěze i poraženého, počet úniků ze souboje, stranění se kontaktu a čas v pohybu (aktivita). Jako poslední sledovaný parametr se určil časový úsek, kdy došlo ke kompletnímu přichycení ráčat na samici. Množství interakcí bylo obecně velmi vysoké, ale vedly v podstatě vždy k jasnému výsledku (viz Tabulka č. 3). Počet kontaktů byl průměrně $291,8 \pm 83,6$ a z toho $84,8 \pm 37,6$ agresivních – tedy 29 % kontaktů bylo zařazeno do kategorie agresivních. Podle počtu kontaktů a zejména těch agresivních by se dalo již předpokládat, jaká situace nastane při hodnocení počtu soubojů, vítězných soubojů a úniků ze soubojů. Souboje sledované v experimentu zásadně nastavili roli postavení u samic a bylo jednoznačně možné určit, kdy se v rámci daného páru jednalo o samici nadřazenou, tedy dominantní a samici podřízenou. Průměrný bylo v rámci experimentu mezi samice zaznamenáno $25,6 \pm 9,8$ soubojů (minimum 17, maximum 43). Počet soubojů byl velmi vysoký, a je možné to přičíst snaze samic agresivně získat své potomstvo, ale v konečném důsledku všechno potomstvo v experimentálním boxu. Na základě počtu vítězství, počtu sledovaného stranění se soubojů a jejich následnost umožnila označení samic jako dominantní a podřízené jedince. Počet vítězných soubojů u dominantních samic byl $87,8 \pm 8,3$ %, zatímco podřízené samice vyhrály průměrně pouze 12,2 % soubojů. Tento výsledek je dán vývojem situace v prostoru, kdy podřízená samice si připsala vítězné souboje v počátcích sledování a po několika soubojích se hierarchie ustanovila a množství soubojů a agresivních kontaktů ubývalo, ovšem nepřestaly úplně a měly poměrně jednoznačný průběh. Po stanovení hierarchie podřízená samice, i díky množství prohraných soubojů, přijala své postavení a začala se vyhýbat soubojům i samotným kontaktům v nádrži. Únik ze soubojů byl zaznamenán vždy v případě prohraného souboje, jelikož v žádném případě nedošlo k zabití druhé samice, podřízená se ze souboje stáhla v opačném procentuálním počtu, tedy 87,8 % úniků ze souboje. Dominantní samice se kontaktu vyhýbaly v 9,4 % případů, ovšem podřízená samice se stranila v 90,6 % případech. Zde byla jasně stanovená hierarchie po soubojích dodržována a podřízená samice jen velmi ojediněle prokazovala zájem o vystavení se kontaktu či souboji s dominantní samicí.

Matka	1) Počet kontaktů	2) Agresivní kontakty	3) Souboje	počet		počet		počet		odhadem čas v pohybu	8) čas, do kdy potomstvo nalezlo na matku
				4) vítězné souboje	%	5) únik ze souboje	%	6) stranění se kontaktu	%		
č. 1 Levá	258	49	43	41	95,349	2	4,6512	0	0	54:40:00	3600 (98 %)
č. 1 Pravá				2	4,6512	41	95,349	12	100	36:20:00	
č. 2 Levá	422	94	27	4	14,815	23	85,185	9	100	42:30:00	3600 (95%)
č. 2 Pravá				23	85,185	4	14,815	0	0	51:40:00	
č. 3 Levá	269	63	38	2	5,2632	36	94,737	7	100	37:50:00	2405
č. 3 Pravá				36	94,737	2	5,2632	0	0	50:10:00	
č. 1 Levá	184	51	17	0	0	17	100	14	100	31:50:00	2315
č. 1 Pravá				17	100	0	0	0	0	46:10:00	
č. 2 Levá	178	42	14	12	85,714	2	14,286	1	10	34:30:00	2380
č. 2 Pravá				2	14,286	12	85,714	9	90	47:00:00	
č. 3 Levá	396	156	28	6	21,429	22	78,571	7	100	44:00:00	2760
č. 3 Pravá				22	78,571	6	21,429	0	0	52:10:00	
Levá	291	117	19	5	26,316	14	73,684	7	63,636	38:50:00	1806
Pravá				14	73,684	5	26,316	4	36,364	48:30:00	
Horní Levá	335	86	26	3	11,538	23	88,462	8	100	43:20:00	1095
Horní Pravá				23	88,462	3	11,538	0	0	47:50:00	
Dolní Levá	293	105	18	2	11,111	16	88,889	8	61,538	41:10:00	1628
Dolní Pravá				16	88,889	2	11,111	5	38,462	52:40:00	

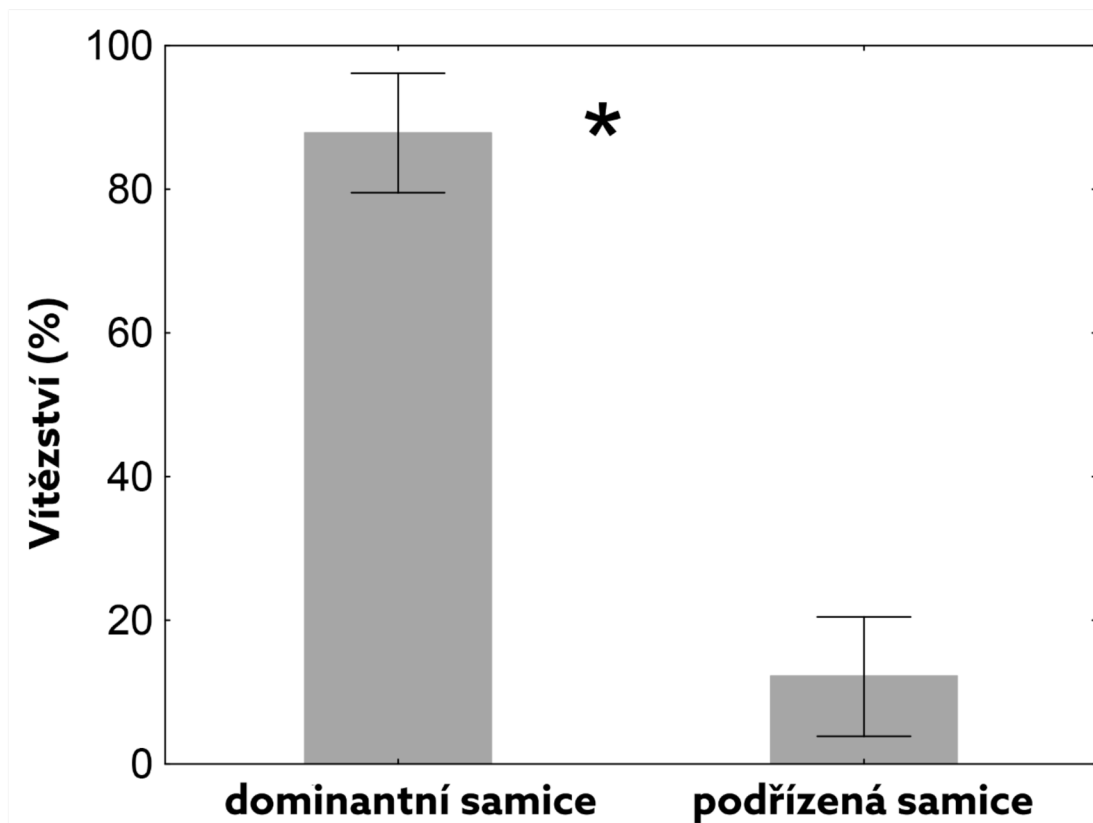
Tabulka č. 3. Sumarizace zaznamenaných hodnot z vyhodnocovaných videozáznamů sloužící k dalšímu zpracování a analýze.

Přibližný čas v pohybu (pohybová aktivita) jednotlivých samic byl rovněž závislý na postavení samice. Dominantní samice se chovaly nadřizeně, využívaly k pohybu celý prostor boxu a aktivně se snažily sbírat ráčata. Dominantní samice byly v pohybu minimálně 2070 sekund a maximálně 3280 sekund, průměrně dominantní samice strávila v pohybu 2922 ± 356 sekund z celkových 3600 sekund. U podřizené samice byl čas pohybu nižší díky stranění se kontaktu, které často probíhalo v rohu nádrže, kde samice nehybně stála. Díky menší velikosti experimentálního boxu se dominantní samice aktivně pohybovala po celé ploše a tím i podřizenou samici donutila k pohybu, proto podřizené samice strávili v pohybu průměrně jen o 480 sekund méně, tedy 2419 ± 276 sekund. I tak byl rozdíl v aktivitě dominantních a podřizených samic signifikantní ($p < 0,05$). Pohyb samice velmi úzce souvisel s posledním sledovaným parametrem, tedy času do kdy se potomstvo navrátí zpátky na samici. Bylo zajímavé pozorovat aktivní „sběr“ jedinců od dominantní samice zároveň s aktivním následováním samice ráčaty, kdy ráčata často kopírovala pohyb samice, aby se dostala pod její ochranu. Podřizená samice i přes čas strávený v pohybu nenaznačovala žádnou aktivitu směrem k ochranně a sběru ráčat a trávila čas skleslým postojem v rohu boxu. Nejrychleji posbíraných 100 % mláďat bylo za 1095 sekund a nejdelší čas byl 2760 sekund. Průměrná doba, kdy probíhala komunikace a vzájemné souboje vedoucí k nastavení dominantního a podřizeného postavení a následného sběru a opatrování ráčat byla mezi 2399 ± 842 sekund. Ve dvou případech se za celou dobu trvání nepodařilo ani jedné z matek nasbírat celé potomstvo. Průměrně se za dobu sledování přichytilo k dominantním samicím $96,5 \pm 2,1$ % ráčat, což mohlo být zapříčiněno hned několika důvody. Mohlo se jednat o vybraný pár

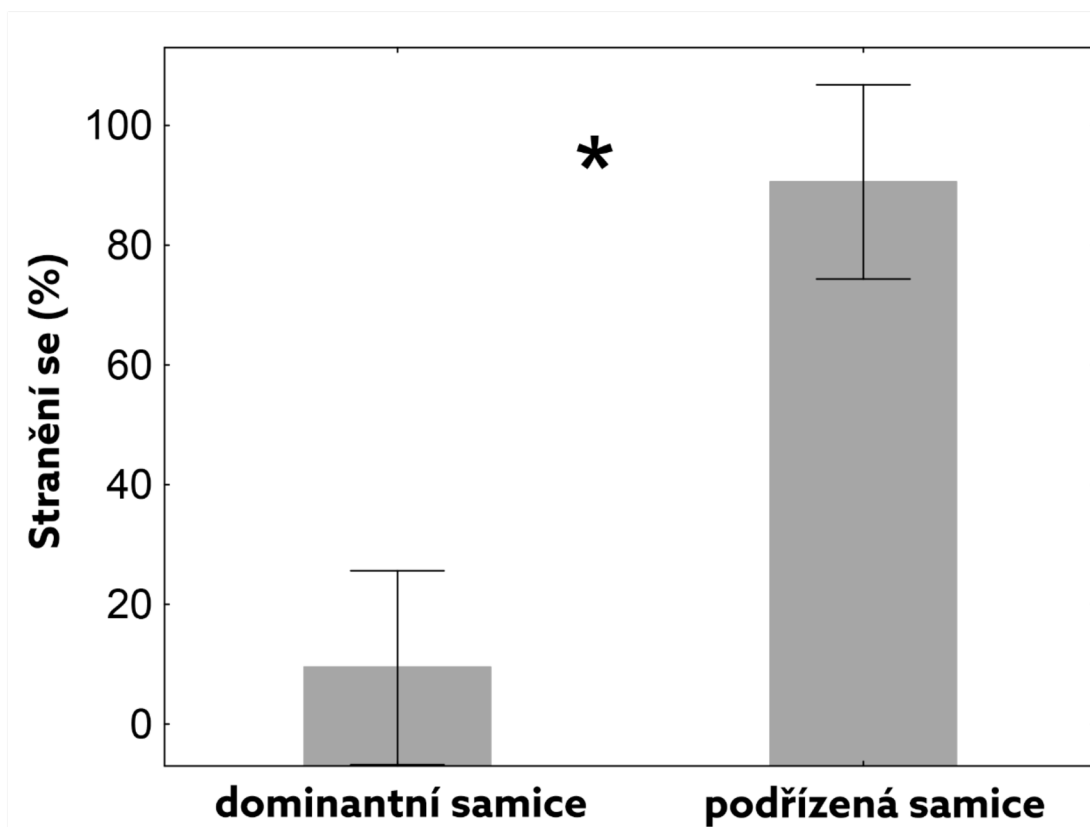
dominantních a extrémě silných samic, což způsobilo prodloužení doby vzájemné komunikace a nastavení hierarchie v prostředí mezi sebou. Následně se jejich vyrovnanost odrazila také v samotném aktivnějším pohybu a také větším množstvím kontaktů i agresivních útoků z obou stran. Tyto události společně vedly k oddálení aktivního sběru ráčat i aktivity ráčat samotných čímž se doba návratu prodloužila přes hodinový limit stanovený pro průběh experimentu. Výsledky jsou prezentovány zároveň na Grafech č. 1–3.



Graf č. 1. Vyhodnocení aktivity dominantních a podřízených samic v průběhu experimentu. Výsledky jsou statisticky významné na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.



Graf č. 2: Vyhodnocení procentuálního podílu vítězství mezi dominantními a podřízenými samicemi. Výsledky jsou statisticky významné na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.



Graf č. 3: Vyhodnocení procentuálního podílu sledovaných stranění se kontaktů/soubojů mezi dominantními a podřízenými samicemi. Výsledky jsou statisticky významné na hladině významnosti $\alpha = 0,05$.

7. Diskuze

Prvotním cílem komunikace je vzájemné předávání informací a jejich správné zpracování vedoucí k cílovému chování s cílem ustanovení hierarchie v dané skupině, oblasti, prostředí a čase, s cílem efektivní a úspěšné reprodukce, obstarávání potravy nebo ochrany proti predátorům. Základní nastavení a pochopení správných komunikačních signálů je jedním z klíčových faktorů, které vyvolávají rozhodnutí založené na fyzikálních, biologických či chemických vlastnostech daného signálu jeho původce a příjemce. Příjemce signálu a jeho rozhodování je založeno primárně na zpracování komunikačního signálu pomocí nervového systému, který je rovněž ovlivněn ostatními podmínkami prostředí (stresory) či předchozími zkušenostmi (Kubec a kol., 2019a; Vogt, 2002).

Komunikace mezi matkou a potomstvem je u sociálních organismů, ke kterým raci patří, velmi důležitým faktorem ovlivňujícím často úspěšnost reprodukce i následné soužití v populaci (Patoka a kol., 2019). Raci jsou schopni rozpoznání potomstva matkou a opačně a poměrně detailně je popsán i způsob a trvání mateřské péče (Breithaupt and Thiel, 2011; Kubec a kol., 2019a; Mathews, 2011). Mateřská péče znamená vyšší přežití potomstva. Obecně u raků trvá od naklazení vajíček, přes inkubaci vajíček, jejich líhnutí, přes postembryonální vývoj až do osamostatnění se ráčat. Kozák a kol. (2015) uvádí, že rodičovská péče může trvat i podstatně déle, jelikož ráčata vyhledávají svoji matku jako ochranu před nebezpečím i v pozdějších vývojových stádiích. Pro raná stádia má mateřská péče pozitivní přínos z hlediska jejich vývoje, ochrany před vlivy prostředí a predátorů (Kubec a kol., 2019a), ale i z hlediska prvotních sociálních kontaktů, kdy dochází k získání zkušeností a informací, které následně ovlivňují jejich chování a agresivitu v populaci (Patoka a kol., 2019). Pomocí chemické komunikace (mateřského feromonu) matka snižuje hladinu stresu u vlastních jedinců a také dokáže přivolat své potomky zpět pod svoji ochranu, přesné určení a popsání feromonu ale zatím není publikováno. Mateřská péče nemusí být jen o vlastní potomky, ale matka se dokáže postarat i o cizí, avšak v případě nástupu kanibalismu si matka vybere vždy jedince od jiné samice (Kubec a kol., 2019a). Při pozorování a následném vyhodnocování našich experimentů ale nebyl pozorován vliv využití mateřského feromonu k získání ráčat pod svoji ochranu. Potvrzení péče i o cizí potomstvo bylo potvrzeno i v našem experimentu,

kdy dominantní samice měla pod svoji ochranu 100 % všech potomků, tedy vlastních i cizích.

Mateřská péče u raků se beze zbytku týká i raka mramorovaného (Vogt, 2008). Stejně tak byla u něho evidována schopnost rozpoznat vlastní matku nebo sourozence, což znamená schopnost vzájemného rozpoznání i u geneticky uniformních jedinců (Kubec a kol., 2022). Toto zjištění vneslo do prezentované experimentální práce velmi důležitý vhled, jelikož jsme sledovali jednak interakci dvou samic a jejich chování před i po určení dominance, ale zároveň i chování ráčat ve vztahu k biologické matce a ve vztahu k matce cizí, ale dominantní. Hlavním faktorem ovlivňujícím chování ráčat bylo nastavení dominance mezi samicemi. Určení dominance probíhalo ve většině pokusech po několika vzájemných kontaktech a agresivních soubojích. Van der Velden a kol., (2008) uvádí, že v počátečních fázích souboje dochází k rozpoznání tváře soupeře pomocí vizuálního vnímání, primárně díky dobře vyvinutým složeným očím. V našem experimentu se prvotní reakce na rozpoznání druhé matky nedala pozorovat, jelikož v experimentálním boxu došlo během krátké doby na využití chemické, taktilní i „akustické“ komunikaci. Při vyhodnocování byla snadno rozeznatelná komunikace, která předcházela prvotnímu kontaktu. I přes jasné prvotní signály došlo v každém páru samic k velkému množství fyzických kontaktů a následným agresivním soubojům. Počet soubojů za daný časový interval je velmi vysoký, což může být vysvětleno vysokou motivací samic ochránit svoje potomstvo. Beermann a kol., (2015) prokázal sociální chování v rodičovské péči u raků, protože matka aktivně pečuje o své potomky, jak popisuje i Gherardi (2002). Matka se nestará jen o vylíhnuté potomstvo připojené k pleopodům, ale vynakládá poměrně mnoho energie v průběhu inkubace vajíček, kdy vajíčka čistí, odstraňuje uhynulá a pomocí pohybů pleopody zajišťuje dostatečný přísun okysličené vody. Je nutné si uvědomit, že inkubací vajíček a následnou péčí o potomstvo samice raků tráví podstatnou část života (rak mramorovaný cca 60 dní každý reprodukční cyklus, rak signální nebo říční i více než 9 měsíců), kdy navíc omezuje svou aktivitu a příjem potravy, aby nevystavovala potomstvo riziku predace (Gherardi, 2002; Kozák a kol., 2015; Kubec a kol., 2019a). Pravděpodobně proto byly kontakty i agresivní souboje tak časté i když svou roli určitě sehrála i podobná velikost samic. Větší velikost je většinou dobrý předpoklad dominance spolu s většími klepety (Kubec a kol., 2019a). Po ustanovení dominance dominantní samice ovládla celý prostor experimentálního boxu, pohybovala se ve všech částech a byla aktivnější než podřízená samice. Ta přijmula

nastavení hierarchie a začala se aktivně vyhýbat soubojům, stranit se kontaktům a její celková aktivita se výrazně snížila. Celkově vyhlížela deprivovaně (pozice se svěšenými klepety i abdomenem hlavou směrem do rohu boxu) oproti dominantní samici, která obýhala box se zdviženými klepety a abdomenem.

Dle Neumanna a kol., (2011) je hierarchie obecně obvykle nastavená na dominanci od nejsilnějšího po nejslabšího jedince kontinuálně. Dominance má tedy posloupnou úroveň a může být založena na síle, velikosti, věkové kategorii, pohlaví, schopnosti komunikace a manipulace s ostatními jedinci v rámci skupiny i mimo ni (Gherardi, 2002). Dá se očekávat, že i reprodukční status (samice s potomstvem či vajíčky) může díky zvýšené motivaci jedince ovlivnit šance v agresivních interakcích. Ustanovení dominance změnilo chování na straně dominantní i podřízené matky a v návaznosti na tento fakt se změnilo i chování ráčat. Ráčata se v první fázi rozptýlila po celé ploše testovacího boxu a pohybovala se velmi různorodě. Místy se vytvářely shluky ráčat okolo obou samic. Po nastavení dominance se ráčata začala více aktivně pohybovat k dominantní samici, následovala její pohyb snažila se přichytit na její abdomen. V osmi případech z deseti se na dominantní samici přichytilo 100 % ráčat v experimentální v boxu. Ta nejrychlejší to dokázala za přibližně 18 a půl minuty. Ve zbylých dvou případech několik ráčat (jednotky) zůstalo volně se pohybujících po boxu. Ráčata tedy s velkou jistotou nalézala pod ochranu dominantní samice, která ovládala celý prostor boxu a stranila se submisivní samice.

Mateřské chování je tedy ovlivněno nejen reprodukčním chováním, ale i sociálními interakcemi. Ochrana mladých jedinců a jejich komunikace s matkou sice probíhá prostřednictvím chemické komunikace pomocí tzv. mateřského feromonu (brood pheromone), který přitahuje ráčata zpět k matce (Breithaupt a Thiel, 2011; Kubec a kol., 2019a). Viditelně je tedy silnější faktor dominance u jedné z matek než faktor pachu feromonu vlastní matky. Ten za normálních okolností račímú potomstvu slouží k opětovnému nalezení své matky (Mathews, 2011; Kubec a kol., 2019a) a funguje i u námi sledovaného raka mramorovaného (Kubec a kol., 2022). Hraje tak velmi důležitou roli v péči o raná vývojová stádia potomků a následnou rozšířenou péči formou ochrany mladých jedinců. I Vogt (2013) přisuzuje návrat mladých jedinců zpět k pleopodům matky jako reakci na mateřské chemické signály. V našem pokusu jsme ovšem přidali faktor druhé samice, tedy snažili jsme se přiblížit reálně možné situaci ve volné přírodě, kdy se potká jedna či více matek. V takovém případě může být chování

ráčat do značné míry ovlivněno interakcí obou samic a případným ustanovením hierarchie. Podřízená samice přijde o vlastní potomky, které pod svoji ochranu převezme dominantní samice. Je otázkou, zda její postoj vzbuzující pocit její deprivace, je způsoben ztrátou potomstva, nebo je příčinou ztráty potomstva. Podřízená samice totiž může být pro ráčata neatraktivní, jak postojem a pobybem, tak i možnou chemickou stopou. Pravděpodobnější se nám ale zdá verze s větší atraktivitou dominantní samice, což řadí informaci o sociální hierarchii nad informaci mateřského feromonu.

Walker a kol., (2002) popsal, že samice jsou schopny přetěžovat své vlastní pleopody při péči i o cizí potomstvo. Mathews (2011) odhalila, že po osamostatnění se ráčata může matka začít kanibalizovat potomky, přičemž pokud má potomstvo od cizích samic, požívá zejména je. Pro dominantní samici je tak primárním cílem zachování svých vlastních potomků, které vždy upřednostní před ostatními (Mathews, 2011). V našem případě dominantní samice převzala pod svoji ochranu celé potomstvo nejen vlastní, ale i ráčata od podřízené samice. Jejich další osud by měl být předmětem dalších experimentů.

Ze získaných výsledků zřetelně vyplývá, že „pach dominance“ či celková atraktivita dominantní matky je pro ráčata důležitějším faktorem než specifický „pach matky“. Žádný autor se prozatím nezabýval stejnou problematikou, kde by se zaměřil vyloženě na vztah matky a potomků v závislosti na nastavení dominance dvou co nejvíce totožných samic s ráčaty ve stejném vývojovém stádiu. Naše výsledky tedy přináší významné poznatky do dané problematiky vztahu dominance a následné ovlivnění chování prvních vývojových stádií raků. Nastavením hierarchie a dominantního postavení se zabýval mimo jiné Schneider a kol., (1998), který ve svém pokusu pozoroval ustanovení dominance pomocí chemické komunikace u tří jedinců. Získal takto dominantního jedince, středního a podřízeného jedince. Využitím speciálního průtočného systému se u nich pozorovala jen chemická komunikace a bylo prokázáno, že jsou raci schopni poznat dominantního jedince i rozpoznat stav dominance u ostatních jedinců, a to za využití chemických signálů. Je tedy možné, že ráčata v našem pokusu mohla následovat pouze pachovou stopu, pravděpodobněji ale i v kombinaci s aktivním postojem a chováním dominantní samice. Pokud by ráčata pouze hledala vhodný úkryt, jednodušší by bylo se schovat pod nepohyblivou podřízenou samici, to se ale nestalo.

Proč ale vítězí dominance, když ráčata dokážou rozpoznat svoji matku a naopak? Na tuhle otázku by se dala použít zdánlivě snadná odpověď, ale není to tak jednoznačné.

Prvotně je z hlediska hierarchie nejlepší, aby daný jedinec byl v postavení vůči svému okolí na co nejvyšší úrovni. To vyplývá z definice sociálního chování, které je definováno jako interakce mezi dvěma a více jedinci v rámci skupiny jednoho druhu (Krebs a Davies, 1997). Beermann a kol. (2015) prokázal sociální chování v rodičovské péči o potomky. V našem případě také probíhalo zmíněné sociální chování, které ovšem bylo ovlivněno dominantním postavením jedné samice vůči druhé. Tím došlo u rácat ve všech opakováních k výběrům dominantní samice téměř ze 100 %. Dominantní samice byla aktivní, vyhrávala souboje, aktivně sbírala jedince a do prostředí vysílala pouze dominantní signály a tím si získala všechna rácata. Dominantní samice měla pleopody nadměrně přetížené, ale i přes to byla ochotna přijmout a chránit všechny jedince. Otázkou je, do jaké míry by samice následně redukovala snůšku kanibalismem, ale ze získaných výsledků je důležitější spíše nadřazení určitých signálů nad jiné, a to i tak silné jakým jistě mateřské pouto je.

Jak bylo popsáno výše, v konečném důsledku nemusí jít jen o efekt atraktivity dominantní matky, ale příčina výběru dominantní samice může být do určité míry schovaná za chováním a možná i pachem podřízené matky. Odpuzuje tedy podřízená matka od sebe potomstvo vydáváním „pachem vystresovaného/deprivovaného outsidera“? Tento možný závěr sice nevypadá tak pravděpodobně, ale určitě není možné ho vyloučit z úvahy. Podřízená samice se na základě prohraných soubojů sama straní kontaktů a přestane vykazovat jakoukoli snahu o udržení svého vlastního potomstva. Mimo utlumení aktivity rovněž nebyla v našem experimentu pozorována žádná vizuální komunikace od podřízené matky směrem z rácatům. Sběr u podřízené matky v podstatě neprobíhal a když, tak během doby, kdy stále probíhaly souboje. Vogt (2008) uvádí, že každá matka může využívat přitahující feromon podporující agregační chování jedinců, tedy pomocí chemické komunikace udržet své potomstvo u sebe. V případě, kdy se matka dostane do stresové situace a stane se podřízenou samicí, není vylouženo, že schopnost využít feromon k udržení vlastních potomků samice nevyužívá nebo využívat nemůže. Primárně se pravděpodobně zaměřuje na nejdůležitější věc v souboji – přežití. Mladé jedince tak opečovává dominantní matka. Jak by se vyvíjel vztah mezi podřízenou samicí, jejím potomstvem v péči dominantní samice a dominantní samicí v čase, kdy jedinci rostou a přestávají mít potřebu být pod mateřskou ochranou? To zůstává otevřené k dalším hypotézám.

8. Závěr

Analýza komunikace, hierarchie a role feromonů u raků je velmi zajímavou oblastí, která přináší stále nové poznatky a může nám pomoci pochopit některé skutečnosti, které mohou být platné nejen pro raky ale i další korýše. V našem experimentu bylo primárně zjištěno, že ráčata si zvolí jako svůj „domovský přístav“ dominantní samici bez ohledu na to, zda se jedná o jejich vlastní či cizí matku. Dominantní samice, která ovládla vítězně souboje následně aktivním pohybem po celém prostoru sbírala ráčata, která ji svým pohybem následovala. Podřízená samice přijala své postavení, snažila se vyhýbat kontaktům, stranila se a snížila svoji aktivitu. Ráčata si ji v této fázi experimentu již prakticky nevšímala.

Podařilo se dosáhnout všech vytyčených cílů a nově zjištěné skutečnosti mohou být důležitou součástí dalších navazujících experimentů. Povedlo se nám pozitivně odpovědět na všechny primárně stanovené hypotézy kdy: 1/ Samice raka mramorovaného v jedné nádrži mezi sebou ustanovily vždy vztah dominantního a submisivního jedince, 2/ ráčata raka mramorovaného si vybrala vždy jen jednu z matek ve společné nádrži a 3/ ráčata raka mramorovaného si takto vybrala vždy dominantní samici. Ze získaných výsledků vyplývá, že dominance (ať už sdělená chemicky nebo vizuálními stimuly) je pro ráčata důležitějším faktorem než specifický „pach matky“. Výsledky přináší významné poznatky do dané problematiky vztahu dominance a následného ovlivnění chování prvních vývojových stádií raků. Ráčata mohla následovat pouze pachovou stopu, spíše ale v kombinaci s aktivním postojem a chováním dominantní samice. Pokud by ráčata pouze hledala vhodný úkryt, jednodušší by bylo se schovat pod nepohyblivou podřízenou samici, to se ale nestalo. Dominantní samice byla aktivní, vyhrávala souboje, aktivně sbírala jedince a do prostředí vysílala pouze dominantní signály a tím si získala všechna ráčata.

Ze získaných výsledků je nejdůležitější zjištění, že určité komunikační signály jsou nadřazeny jiným, a že ten o dominantním postavení jedince je pravděpodobně silnější než tak silný stimul, jakým je mateřské pouto. Na druhou stranu je možný i efekt neatraktivní podřízené matky, který také není možné ho vyloučit z úvahy. Jak by se vyvíjel vztah mezi podřízenou samicí, jejím potomstvem v péči dominantní samice a dominantní samicí v čase, kdy jedinci rostou a přestávají mít potřebu být pod mateřskou ochranou zůstává otevřené k dalším hypotézám.

9. Seznam použitých zdrojů

- Alcock, J., 2001. *Animal Behavior: an Evolutionary Approach*, seventh ed. Sinauer Publishers, Sunderland, Mass.
- Anger, K., 2001. *The Biology of Decapod Crustacean Larvae*. A.A. Balkema Publishers, Lisse.
- Aquiloni, L., Gherardi, F., 2008. Mutual mate choice in crayfish: large body size is selected by both sexes, virginity by males only. *J. Zool.* 274, 171–179.
- Aquiloni, L., Buric, M., Gherardi, F., 2008. Crayfish females eavesdrop on fighting males before choosing the dominant mate. *Curr. Biol.* 18, R462 – R463.
- Atema, J., 1988. *Sensory Biology of Aquatic Animals*. Springer-Verlag, New York.
- Atema, J., Engstrom, D.G., 1971. Sex pheromone in lobster, *Homarus americanus*. *Nature* 232, 261-263.
- Atema, J., Steinbach, M., 2007. Chemical communication and social behavior of the lobster *Homarus americanus* and other decapod Crustacea. In: *Evolutionary Ecology of Social and Sexual Systems: Crustaceans as Model Organisms*, pp. 115–144.
- Barki, A., Jones, C., Karplus, I., 2011. Chemical communication and aquaculture of decapod crustaceans: needs, problems, and possible solutions. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 485–506.
- Basil, J., Sandeman, D., 2000. Crayfish (*Cherax destructor*) use tactile cues to detect and learn topographical changes in their environment. *Ethology* 106, 247–259.
- Beermann, J., Dick, J.T., Thiel, M., 2015. *Social Recognition in Amphipods: an Overview, Social Recognition in Invertebrates*. Springer, pp. 85–100.
- Bergman, D.A., Moore, P.A., 2005. The role of chemical signals in the social behavior of crayfish. *Chem. Senses* 30, 305–306.
- Bergman, D.A., Kozłowski, C., McIntyre, J.C., Huber, R., Daws, A.G., Moore, P.A., 2003. Temporal dynamics and communication of winner-effects in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Behaviour* 140, 805–825.

- Berry, F.C., Breithaupt, T., 2010. To signal or not to signal? Chemical communication by urineborne signals mirrors sexual conflict in crayfish. *BMC Biol.* 8, 25.
- Bierbower, S.M., Shuranova, Z.P., Viele, K., Cooper, R.L., 2013. Comparative study of environmental factors influencing motor task learning and memory retention in sighted and blind crayfish. *Brain Behav.* 3, 4–13.
- Bradbury, J.W., Vehrencamp, S.L., 1998. *Principles of Animal Communication*. Sinauer Associates, Sunderland, MA.
- Brandley, N.C., Speiser, D.I., Johnsen, S., 2013. Eavesdropping on visual secrets. *Evol. Ecol.* 27, 1045–1068.
- Breithaupt, T., 2011. Chemical communication in crayfish. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 257–276.
- Breithaupt, T., Thiel, M., 2011. *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, New York.
- Breithaupt, T., Gherardi, F., Aquiloni, L., Tricarico, E., 2016. Chemical ecology of crayfish. *Biol. Ecol. Crayfish* 132.
- Brönmark, C. and L.-A. Hansson. 2012. *Chemical ecology in aquatic systems*. Oxford University Press, Oxford.
- Brusca, R.C., Brusca, G.J., 2003. *Invertebrates*, second ed. Sinauer Associates, Sunderland, Mass.
- Bruski, C.A., Dunham, D.W., 1987. The importance of vision in agonistic communication of the crayfish *Orconectes rusticus*. I. An analysis of Bout dynamics. *Behaviour* 103, 83–107.
- Dall, S. R., Giraldeau, L. A., Olsson, O., McNamara, J. M., & Stephens, D. W. (2005). Information and its use by animals in evolutionary ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 20(4), 187-193.
- Dawkins, R., Krebs, J.R., 1978. Animal signals: information or manipulation. *Behav. Ecol. Evol. Approach* 2, 282–309.
- Díaz, E.R., Thiel, M., 2004. Chemical and visual communication during mate searching in rock shrimp. *Biol. Bull.* 206, 134–143.
- Fero, K.C., Moore, P.A., 2014. Shelter availability influences social behavior and habitat choice in crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour* 151, 103–123.

- Figler, M.H., Cheverton, H.M., Blank, G.S., 1999. Shelter competition in juvenile red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*): the influences of sex differences, relative size, and prior residence. *Aquaculture* 178, 63–75.
- Forť, M., Hossain, S., Kouba, A., Buřič, M., Kozák, P. Agonistic interactions and dominance establishment in three crayfish species non-native to Europe. *Limnologica* 2019, 74, 73–79.
- Gherardi, F., 2002. Behaviour. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science, USA and Canada. Iowa State University Press, Oxford, England; Ames, Iowa, pp. 258–290.
- Goessmann, C., Hemelrijk, C., Huber, R., 2000. The formation and maintenance of crayfish hierarchies: behavioral and self-structuring properties. *Behav. Ecol. Sociobiol.* 48, 418–428.
- Gribakin, F. G., Wiese, K., & Popov, A. V. (1990). Sensory systems and communication in arthropods. In *Symposium on Sensory Systems and Communication in Arthropods 1989: Leningrad, RSFSR*. Birkhauser Verlag.
- Guo, W., Kubec, J., Veselý, L., Hossain, M. S., Buřič, M., McClain, R., & Kouba, A. (2019). High air humidity is sufficient for successful egg incubation and early post-embryonic development in the marbled crayfish (*Procambarus virginalis*). *Freshwater Biology*, 64(9), 1603-1612.
- Hallberg, E., Skog, M., 2011. Chemosensory sensilla in crustaceans. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 103–121.
- Hay, M.E., 2011. Crustaceans as powerful models in aquatic chemical ecology. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 41–62.
- Hock, K., Huber, R., 2009. Models of winner and loser effects: a cost-benefit analysis. *Behaviour* 146, 69–87.
- Holdich, D.M., Harlioglu, M.M., Firkins, I., 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. *Estuar. Coast Shelf Sci.* 44, 147–154.

- 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. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 11.
- Hossain, M. S., Patoka, J., Kouba, A., Buřič, M., 2018. Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. *Biologia*, 1-15.
- Hu, D.L., Chan, B., Bush, J.W.M., 2003. The hydrodynamics of water strider locomotion. *Nature* 424, 663–666.
- Issa, F.A., Adamson, D.J., Edwards, D.H., 1999. Dominance hierarchy formation in juvenile crayfish *Procambarus clarkii*. *J. Exp. Biol.* 202, 3497–3506.
- Jiménez-Morales, I., Cavaliere, S., Jones, D., & Rozière, J. (2018). Strong metal–support interaction improves activity and stability of Pt electrocatalysts on doped metal oxides. *Physical Chemistry Chemical Physics*, 20(13), 8765-8772.
- Jones, J.P.G., Rasamy, J.R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M.H., Raminosoa, N., Ravoahangimalala, O.R., 2009. The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions*, 11 (6), 1475-1482.
- Karavanich, C., & Atema, J. (1998). Individual recognition and memory in lobster dominance. *Animal Behaviour*, 56(6), 1553-1560.
- Kouba, A., Buřič, M., Policar, T., Kozák, P., 2011. Evaluation of body appendage injuries to juvenile signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): relationships and consequences. *Knowl. Manag. Aquat. Ecosyst.* 401, 1–9.
- 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., Lipták, B., Kubec, J., Bláha, M., Veselý, L., Haubrock, P.J., Oficialdegui, F.J., Niksirat, H., Patoka, J., Buřič, M., 2021. Survival, growth, and reproduction: Comparison of marbled crayfish with four prominent crayfish invader. *Biology*, 10(5), 422.
- Kouba, A., Tikal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Přeborský, J., Patoka, J., Buřič, M., 2016. The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Sci. Rep.* 6: 26569.

- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková-Balzarová, E., Polícar, T., 2015. Crayfish Biology and Culture. University of South Bohemia in České Budějovice, Faculty of Fisheries and Protection of Waters, Vodňany, CZE, 456 pp.
- Kravitz, E.A., Huber, R., 2003. Aggression in invertebrates. *Curr. Opin. Neurobiol.* 13, 736–743.
- Krebs, J.R., Davies, N.B., 1997. *Behavioural Ecology: an Evolutionary Approach*, fourth ed. Blackwell Science, Cambridge, Mass.
- Kubec, J., Kouba, A., Buřič, M., 2019a. Communication, behavior and decision making in crayfish: A review. *Zoologischer Anzeiger* 278: 28-37.
- Kubec, J., Kouba, A., Kozák, P., Buřič, M., 2019b. Females bet on the known: crayfish females recognize and prefer males from familiar population, males are not picky. *Hydrobiologia* 842: 31-38.
- Kubec, J., Breithaupt, T., Kouba, A., Patoka, J., Buřič, M., 2022. The winner takes it all: in clonal crayfish offspring follow unfamiliar dominant female rather than their own mother. (under review).
- Land, M.F., 2005. The optical structures of animal eyes. *Curr. Biol.* 15, R319 – R323.
- Lipták, B., Mrugała, A., Pekárik, 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? *J. Limnol.* 75: 305–312.
- Little, E. E. (1976). Ontogeny of maternal behavior and brood pheromone in crayfish. *J. Comp. Physiol.*, 112(2), 133–142.
- Lyko, F. (2017). The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species. *Zootaxa*, 4363(4), 544–552.
- Manning, A., Dawkins, M.S., 2012. *An Introduction to Animal Behaviour*, sixth ed. Cambridge University Press, Cambridge; New York.
- Mathews, L.M., 2011. Mother-offspring recognition and kin-preferential behaviour in the crayfish *Orconectes limosus*. *Behaviour* 148, 71–87.

- McMahon, A., Patullo, B.W., Macmillan, D.L., 2005. Exploration in a T-maze by the crayfish *Cherax destructor* suggests bilateral comparison of antennal tactile information. *Biol. Bull.* 208, 183–188.
- Monteclaro, H.M., Anraku, K., Uno, S., Koyama, J., Matsuoka, T., Yan, H.Y., 2011. Sensitivity of crayfish *Procambarus clarkii* antennules to hydrodynamic stimuli is reduced during diazinon exposure. *Zool. Stud.* 50, 145–154.
- Neumann, C., Duboscq, J., Dubuc, C., Ginting, A., Irwan, A.M., Agil, M., Widdig, A., Engelhardt, A., 2011. Assessing dominance hierarchies: validation and advantages of progressive evaluation with Elo-rating. *Anim. Behav.* 82, 911-921.
- Palmer, A.R., 2009. Animal asymmetry. *Curr. Biol.* 19, R473 – R477.
- Patoka, J., Kalous, L., & Bartoš, L. (2019). Early ontogeny social deprivation modifies future agonistic behaviour in crayfish. *Scientific reports*, 9(1), 1-5.
- Payne, R.J.H., 1998. Gradually escalating fights and displays: the cumulative assessment model. *Anim. Behav.* 56, 651–662.
- Popper, A.N., Salmon, M., Horch, K.W., 2001. Acoustic detection and communication by decapod crustaceans. *J. Comp. Physiol.* 187, 83–89.
- Porter, M.L., Zhang, Y.F., Desai, S., Caldwell, R.L., Cronin, T.W., 2010. Evolution of anatomical and physiological specialization in the compound eyes of stomatopod crustaceans. *J. Exp. Biol.* 213, 3473–3486.
- Ryan, E.P., 1966. Pheromone – evidence in a decapod crustacean. *Science* 151, 340–341.
- Schaller, D., 1978. Antennal sensory system of *Periplaneta americana* L. *Cell Tissue Res.* 191, 121–139.
- Schneider, R.A.Z., Schneider, R.W.S., Moore, P.A., 1999. Recognition of dominance status by chemoreception in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *J. Chem. Ecol.* 25, 781-794.
- Snedden, W.A., 1990. Determinants of male mating success in the temperate crayfish *Orconectes rusticus* – chela size and sperm competition. *Behaviour* 115, 100–113.

- Stacey, N., Cardwell, J., Liley, N., Scott, A., Sorensen, P., 1994. Hormones as sex pheromones in fish. *Perspect. Comp. Endocrinol.* 438–448.
- Stebbing, P.D., Bentley, M.G., Watson, G.J., 2003. Mating behaviour and evidence for a female released courtship pheromone in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *J. Chem. Ecol.* 29, 465–475.
- Svobodová, J., Kozubíková-Balcarová, E., Fischer, D., Vlach, P., Štambergová, M., Pícek, J., Semerádová, S., Štruncová, E., Beránková, T., 2020. Metodika regulace a eradikace invazních druhů raků: výběr vhodných metod v závislosti na charakteru vodního útvaru. Certifikované metodika. Výzkumný ústav vodohospodářský T. G. Masaryka, v. v. i., Praha, 117s.
- Thiel, M., Breithaupt, T., 2011. Chemical communication in crustaceans: research challenges for the twenty-first century. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 3–22.
- Tobler, M., Riesch, R., de Leon, F.J.G., Schupp, I., Plath, M., 2008. New and morphologically distinct population of cavernicolous *Poecilia mexicana* (Poeciliidae: Teleostei). *Environ. Biol. Fish.* 82, 101–108.
- Van der Velden, J., Zheng, Y., Patullo, B.W., Macmillan, D.L., 2008. Crayfish recognize the faces of fight opponents. *PloS One* 3, e1695.
- Veselovský, Z., 2005. *Etologie: Biologie Chování Zvírat*. Academia Praha.
- Vogt, G., 2002. Functional anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science, USA and Canada. Iowa State University Press, Oxford England; Ames, Iowa, pp. 53–151.
- Vogt, G., 2013. Abbreviation of larval development and extension of brood care as key features of the evolution of freshwater Decapoda. *Biol. Rev.* 88, 81–116.
- Vogt, G., 2008. Investigation of hatching and early post-embryonic life of freshwater crayfish by in vitro culture, behavioral analysis, and light and electron microscopy. *Journal of Morphology*, 269(7), 790–811.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *J. Morphol.* 262, 566–582.

- Walker, D., Porter, B.A., Avise, J.C., 2002. Genetic parentage assessment in the crayfish *Orconectes placidus*, a high-fecundity invertebrate with extended maternal brood care. *Mol. Ecol.* 11, 2115-2122.
- Wiese, K., 1993. *Sensory Systems of Arthropods*. Birkhauser Verlag, Basel; Boston.
- Wyatt, T.D., 2011. Pheromones and behavior. In: Breithaupt, T., Thiel, M. (Eds.), *Chemical Communication in Crustaceans*. Springer, pp. 23–38.
- Zeil, J., Sandeman, R., Sandeman, D., 1985. Tactile localization and the function of active antennal movements in the crayfish *Cherax destructor*. *J. Comp. Physiol.* 157, 607–617.

10. Abstrakt

Pach vítězství: role feromonů v interakci raků

Analýza komunikace, hierarchie a role feromonů u raků je zajímavou oblastí, která přináší stále nové poznatky a může nám pomoci pochopit některé skutečnosti, které mohou být platné nejen pro raky ale i další korýše. V této práci bylo proto studováno, jak se zachovají ráča dvou samic ve společné nádrži. Poté co samice mezi sebou ustanovili dominanci (sérií kontaktů a soubojů) si ráčata raději vybrali dominantní samici bez ohledu na to, zda se jedná o jejich vlastní či cizí matku. Dominantní samice, která ovládla vítězně souboje aktivním pohybem sbírala ráčata a ta ji svým pohybem následovala. Podřízená samice přijala své postavení, snažila se vyhýbat kontaktům, stranila se a snížila svoji aktivitu. Ráčata si ji v této fázi experimentu již prakticky nevyšimala. V rámci diplomové práce se podařilo dosáhnout všech vytyčených cílů a nově zjištěné skutečnosti mohou být důležitou součástí dalších navazujících experimentů. Povedlo se nám pozitivně odpovědět na všechny primárně stanovené hypotézy kdy: 1/ Samice raka mramorovaného v jedné nádrži mezi sebou ustanovily vždy vztah dominantního a submisivního jedince, 2/ ráčata raka mramorovaného si vybrala vždy jen jednu z matek ve společné nádrži a 3/ ráčata raka mramorovaného si takto vybrala vždy dominantní samici. Ze získaných výsledků vyplývá, že dominance (ať už sdělená chemicky nebo vizuálními stimuly) je pro ráčata důležitějším faktorem než specifický „pach matky“. Výsledky přináší významné poznatky do dané problematiky hierarchie různých pachových a vizuálních signálů. Určité komunikační signály jsou tedy zdá se nadřazeny jiným. Signály sdělující dominantní postavení jedince jsou pravděpodobně silnější než tak silný stimul, jakým je mateřský feromon odpovědný za rozpoznání potomstva a matky. Na druhou stranu není možné vyloučit i možný efekt neatraktivitu podřízené matky. Jak by se vyvíjel vztah mezi podřízenou samicí, jejím potomstvem v péči dominantní samice a dominantní samici v čase, kdy jedinci rostou a přestávají mít potřebu být pod mateřskou ochranou zůstává otevřené k dalším hypotézám.

Klíčová slova: hierarchie; dominantní samice; mateřská péče; komunikace; rak

11. Abstract

The smell of victory: the role of pheromones in crayfish interactions

Analysis of communication, hierarchy, and role of pheromones in crayfish is an interesting area that constantly brings new knowledge and can help us understand some facts that may be valid not only for crayfish but also other crustaceans. In this work, it was therefore studied how the offspring of two females behave in a one tank. After the dominance establishment in females (after a series of contacts and fights), the offspring of preferred a dominant female only, regardless of if their own or a unfamiliar mother. The dominant female, that successfully fought the fights, collected juveniles by its active movement, and they followed its movements. The subordinate female accepted her position, tried to avoid contacts, and reduced its activity. The juveniles practically ignored the subordinate mother at this stage of the experiment. Within the diploma thesis, all set goals were achieved and the newly discovered facts may be an important part of further follow-up experiments. We were able to respond positively to all primary hypotheses when: 1 / Females of marbled crayfish in one tank always established a relationship of the dominant and subordinate one, 2 / marbled crayfish juveniles always chose only one mother in a common tank, and 3 / it was in all cases the dominant one. The results show that dominance (whether communicated chemically or by visual stimuli) is a more important factor for juvenile crayfish than the specific brood pheromone of their mother. The results bring significant knowledge to the issue of the hierarchy of various chemical and visual signals in crayfish communication. Thus, certain communication signals seem to be superior to others. The “winner odours” are probably stronger than such a strong stimulus as the brood pheromone responsible for recognizing the offspring and the mother. On the other hand, it is not possible to rule out a possible effect of the unattractiveness of the subordinate mother. How the relationships among the subordinate female, dominant female and their offspring would develop in remains opened to further research hypotheses.

Keywords: hierarchy; dominant female; maternal care; communication; crayfish