

Univerzita Palackého v Olomouci  
Přírodovědecká fakulta  
Katedra ekologie a životního prostředí



**Invazivní koljuška tříostná: nová výzva pro raky  
v invadovaných sladkovodních ekosystémech Evropy?**

**Martin Riebel**

Diplomová práce

předložená

na Katedře ekologie a životního prostředí  
Přírodovědecké fakulty Univerzity Palackého v Olomouci

jako součást požadavků  
k získání titulu Mgr. v oboru  
Hydrobiologie

Vedoucí práce: doc. Antonín Kouba

Konzultant: Ing. Martin Musil

Olomouc 2023



Riebel, M., 2023. Invazivní koljuška tříostná: nová výzva pro raky v invadovaných sladkovodních ekosystémech Evropy? Diplomová práce, Katedra ekologie a životního prostředí, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci, 94 s, 1 příloha. Česky.

### **Abstrakt**

Tato diplomová práce přináší přehled o problematice biologických invazí ve sladkovodních ekosystémech se zaměřením na biologii koljušky tříostné *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 a raka mramorovaného *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 jako hlavních modelových organismů. Predace raků koljuškou zatím nebyla v dostupné literatuře dostatečně podchycena, avšak podle širokého potravního spektra koljušky je možné predaci přinejmenším na ráčatech očekávat. Možná predace rácat koljuškou byla testována ve dvou experimentech. V prvním experimentu bylo pět rácat vystaveno jedné dospělé koljušce po dobu jedné, tří a šesti hodin pro zjištění možné predace a uvažovanému vlivu expozice na úroveň predace. Pro srovnání byla použita rácata i dalších dvou invazivních druhů raků – raka pruhovaného *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) a raka signálního *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1858) kvůli širšímu vzhledu do vztahu koljušky a nepůvodních druhů raků. Predace rácat koljuškou byla pozorována u všech testovaných druhů. Délka časové expozice raků koljušce neměla na predaci vliv. Druhý experiment byl zaměřený na potenciál koljušky tříostné predovat odlišné velikostních kategorie rácat raka mramorovaného. Predace byla pozorována u všech velikostních kategoriích raka mramorovaného. Podle výsledků obou mých experimentů je koljuška schopná predovat rácata, predací vztah se však odvíjí od velikosti kořisti. Výsledky této práce pomohou k pochopení vztahu koljušky a raků na lokalitách společného výskytu.

**Klíčová slova:** nepůvodní druh, predace, rak mramorovaný, rak pruhovaný, rak signální

Riebel, M., 2023. The invasive three-spined stickleback: a new challenge for crayfish in invaded freshwater ecosystems of Europe? Master thesis, Department of Ecology and Environmental Sciences, Faculty of Science, Palacky University Olomouc, 94 pp., 1 appendix. Czech.

### **Abstract**

This master thesis provides an overview of the issue of biological invasions in freshwater ecosystems. It also focuses on the biology of the three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758 and the marbled crayfish *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 as the main model organisms. The predation of stickleback on crayfish has not been sufficiently captured in the existing literature. Still, according to the broad food spectrum of the stickleback, predation at least on their juveniles can be expected. The possible predation of crayfish juveniles by the stickleback was tested in two experiments. In the first experiment, five juvenile crayfish were exposed to one adult stickleback for one, three, and six hours to determine possible predation and the presumed effect of exposure on predation levels. For comparison and better insight into behaviour relationships, two other invasive crayfish species juveniles were involved – the spiny-cheek crayfish *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) and signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852). Predation by the stickleback was observed in all tested crayfish species. Exposure time had no significant effect on predation. The second experiment focused on the three-spined stickleback's ability to prey on different size categories of marbled crayfish. Predation was observed in all three size categories. According to the results of my experiments, the predation relationship between stickleback and juvenile crayfish depends on the size of the juvenile crayfish. The results of this thesis will help to understand the relationship between the three-spined stickleback and crayfish at localities of their co-occurrence.

**Key words:** nonindigenous species, predation, marbled crayfish, spiny-cheek crayfish, signal crayfish

## **Prohlášení**

Prohlašuji, že jsem diplomovou práci vypracoval samostatně pod vedením doc. Antonína Kouby a jen s použitím citované literatury.

V Olomouci 3. května 2023

.....

Podpis

# Obsah

Seznam tabulek .....	ix
Seznam obrázků .....	x
Poděkování .....	xii
1. Úvod .....	1
2. Cíle .....	2
3. Literární přehled .....	3
3.1. Interakce mezi rybami a raky .....	3
3.2. Biologická invaze .....	4
3.2.1. Invazní druhy ryb v Evropě .....	7
3.2.2. Invazní druhy raků v Evropě .....	8
3.3. Koljuška tříostná <i>Gasterosteus aculeatus</i> .....	10
3.3.1. Rozšíření ve světě a v Evropě .....	11
3.3.2. Rozšíření v České republice .....	11
3.3.3. Životní cyklus .....	14
3.3.4. Invazní potenciál koljušky tříostné .....	14
3.4. Rak mramorovaný <i>Procambarus virginalis</i> .....	15
3.4.1. Rozšíření v Evropě a České republice .....	16
3.4.2. Životní cyklus .....	17
3.4.3. Invazní potenciál raka mramorovaného .....	19
3.5. Rak pruhovaný <i>Faxonius limosus</i> .....	21
3.5.1. Rozšíření v Evropě .....	21
3.5.2. Rozšíření v České republice .....	21
3.5.3. Invazní potenciál raka pruhovaného .....	22
3.6. Rak signální <i>Pacifastacus leniusculus</i> .....	22
3.6.1. Rozšíření v Evropě .....	22

3.6.2. Rozšíření v České republice .....	23
3.6.3. Invazní potenciál raka signálního .....	24
3.7. Důvody pro zhodnocení predace raka mramorovaného koljuškou tříostnou .....	26
4. Metodika .....	28
4.1. Experimentální organismy .....	28
4.1.1. Rybí predátor .....	28
4.1.2. Račí kořist .....	28
4.2. Experimentální podmínky .....	28
4.3. Experimentální design .....	29
4.3.1. Experiment I: Vliv času na predaci raků koljuškou .....	29
4.3.2. Experiment II: Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou .....	31
4.4. Analýza dat .....	31
5. Výsledky .....	33
5.1. Experiment I: Vliv času na predaci raků koljuškou .....	33
5.2. Experiment II: Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou .....	37
6. Diskuze .....	40
6.1. Zhodnocení potenciálu koljušky predovat raky v invadovaných územích .....	43
7. Závěr .....	48
8. Seznam použité literatury .....	50
9. Přílohy .....	78

## Seznam tabulek

<b>Tabulka č. 1:</b> Srovnání délky života, pohlavní dospělosti, počtu vajíček a doby inkubace vybraných druhů raků v Evropě.....	18
<b>Tabulka č. 2:</b> Výsledky statistického testu provedeného pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM).....	34
<b>Tabulka č. 3:</b> Výsledky statistického testu provedeného pomocí generalizovaného lineárního modelu (GLM).....	39



## Seznam obrázků

<b>Obrázek č. 1:</b> Čtyři hlavní evropské invazní koridory s příslušnými průplavy nebo kanály označenými bílými kolečky s čísly .....	6
<b>Obrázek č. 2:</b> Rozšíření koljušky tříostné podle IUCN Red List of Threatened Species (2023).....	11
<b>Obrázek č. 3:</b> Doposud známé lokality s výskytem koljušky tříostné v České republice. Nálezy pochází z Nálezové databáze AOPK.....	12
<b>Obrázek č. 4:</b> Lokalita sympatrického výskytu raka mramorovaného a koljušky tříostné na přítoku potoka Barát na severu Budapeště .....	26
<b>Obrázek č. 5:</b> Aréna použitá během experimentů.....	29
<b>Obrázek č. 6:</b> Design experimentu hodnotícího úroveň predace koljušky tříostné na ráčatech jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) během jednohodinové, tříhodinové a šestihodinové expozice .....	30
<b>Obrázek č. 7:</b> Vliv času na predaci jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou.....	33
<b>Obrázek č. 8:</b> (A) Pravděpodobnost sežrání, (B) pravděpodobnost přežití jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm během expozice po jedné, třech a šesti hodinách.....	35
<b>Obrázek č. 9:</b> Pravděpodobnost roztrhání jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a raka signálního) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm. Jedná se o integrovaná data přes všechny doby expozice (po jedné, třech a šesti hodinách) kvůli nesignifikantnímu vlivu času na predaci .....	36

<b>Obrázek č. 10:</b> Pravděpodobnost úmrtí jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm během expozice po jedné, třech a šesti hodinách.....	37
<b>Obrázek č. 11:</b> Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou tříostnou. Průměrné počty sežraných, přežitých, roztrhaných a mrtvých ráčat raka mramorovaného během expozice po třech hodinách.....	38
<b>Obrázek č. 12:</b> Pravděpodobnost sežrání, přežití a roztrhání raka mramorovaného tří velikostních kategorií během tříhodinové expozice s koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm.....	39
<b>Obrázek č. 13:</b> Koljuška tříostná požírající ráčata raka mramorovaného. Foto M. Riebel, 2021.....	44

## **Poděkování**

V první řadě bych chtěl poděkovat doc. Antonínu Koubovi za vedení diplomové práce, poskytování rad a materiálových podkladů k práci. Dále děkuji Ing. Martinu Musilovi za pomoc během experimentální části práce a cenné konzultace. Můj dík patří i mé rodině, která mě podporovala během studia.

# 1. Úvod

Ryby a raci jsou významnými skupinami organismů ve sladkovodních ekosystémech. Mezi těmito skupinami tak v tomto prostředí probíhají různé interakce. Mezi ně patří především predace a kompetice o zdroje jako například potravu a úkryty. Raci například požírají jikry a malé či uhynulé jedince ryb. Naopak společenstva ryb predují na jedincích raků a tím omezují především aktivitu račích společenstev – typicky přítomnost vizuálních rybích predátorů přispívá k primárně noční aktivitě raků. V posledních desetiletí celosvětově roste počet nově introdukovaných druhů, z nichž se některé v novém prostředí chovají jako invazní a často tak vznikají unikátní společenstva původních a nepůvodních druhů. Zajímavým příkladem je koljuška tříostná *Gasterosteus aculeatus* Linnaeus, 1758, která je ve svém nepůvodním areálu dobře známá především svým invazivním způsobem života. Ač velmi drobná ryba, její přítomnost může být devastující i pro populace velkých rybích predátorů, jelikož dospělí jedinci mohou požírat jikry a drobný plůdek ostatních druhů ryb. Jedním z aktuálně nejvýznamněji se šířících invazivních druhů raků v Evropě je rak mramorovaný *Procambarus virginalis* Lyko, 2017. Jedná se o výjimečný druh, především svou reprodukcí. Jako jediný známý desetinožec se rozmnožuje striktně partenogeneticky, což mu poskytuje obrovskou konkurenční výhodu v invadovaných sladkovodních ekosystémech. V rámci probíhajících výzkumů jsme zaznamenali společný výskyt těchto druhů. Některé skutečnosti naznačují, že oba tyto druhy spolu interagují. Z dostupné literatury nicméně není zcela zřejmé, za jakých podmínek a s jakou úspěšností je koljuška schopna predovat na racích.

Ve své diplomové práci jsem se zaměřil na vypracování literárního přehledu týkajícího se biologických invazí ve sladkovodních ekosystémech a biologie koljušky tříostné a raka mramorovaného jako hlavních modelových organismů. Tento tematický záměr byl později rozšířen i o další invazivní druhy raků – raka pruhovaného *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) a raka signálního *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852), jelikož se dodatečně podařilo získat jejich ráčata alespoň pro část pokusů v rámci experimentální části práce. Experimenty tak byly zaměřeny na zhodnocení schopnosti koljušky predovat ráčata tří zmiňovaných invazních raků. Pro testování role velikosti při predaci ráčat byl pro jednoduchost a realizovatelnost použit pouze rak mramorovaný.

## 2. Cíle

1. Vypracování literárního přehledu o problematice biologických invazí ve sladkovodních ekosystémech, biologii koljušky tříostné a raka mramorovaného jako hlavních modelových organismů. Nadto je pojednáno i o raku pruhovaném a raku signálním.
2. První pokus byl zaměřen na zhodnocení potenciálu koljušky tříostné predovat ráčata tří invazních raků (raka mramorovaného, raka pruhovaného a raka signálního) se zahrnutím vlivu času na predaci jednotlivých raků.
3. Druhý pokus byl zaměřen na potenciál koljušky tříostné predovat odlišné velikostní kategorie ráčat raka mramorovaného.

### Hypotézy:

- I. Koljuška dokáže predovat ráčata všech testovaných druhů raků
- II. Při delší expozici raků koljušce bude predováno více raků oproti kratší expozici.
- III. Raci mramorovaní spadající do velikostní kategorie „malí“ budou pro koljušku snadnější kořist než raci „velcí“.

### 3. Literární přehled

#### 3.1. Interakce mezi rybami a raky

Ryby a raci představují ekologicky významné druhy sladkovodních ekosystémů (Reynolds et al. 2013). Interakce ryb a raků jsou buď přímé nebo nepřímé (Vedia et al. 2019). Mezi přímé interakce ryb a raků patří například predace nebo kompetice o zdroje (Reynolds 2011). V Evropě jsou největšími predátory raků především dravé ryby, například štika obecná *Esox lucius* Linnaeus, 1758, okoun říční *Perca fluviatilis* (Linnaeus, 1758), úhoř říční *Anguilla Anguilla* (Linnaeus, 1758) a sumec velký *Silurus glanis* (Linnaeus, 1758) (Kozák et al. 2015). Raci jsou ale schopni rybiho predátora detekovat pomocí chemických stimulů, tedy bez vizuální detekce (Appelberg et al. 1993, Beattie & Moore 2018). Příkladem může být experiment od Appelberga et al. (1993), kde již roční juvenilové raka říčního *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) byli schopni pomocí chemických stimulů detekovat potencionálního predátora a včas se před ním ukrýt. Beattie & Moore (2018) zkoumali reakci raků statných *Faxonius virilis* (Hagen, 1870) na původního račího predátora okounka pstruhového *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802) a nepůvodního hybrida tilápie *Oreochromis aureus* (Steindachner, 1864) a *Oreochromis niloticus* (Linnaeus, 1758), přičemž oba predátoři byli krmeni buď rostlinnou stravou, žížalami, potravou složenou z raka statného a potravou z raka rusobokého *Faxonius rusticus* (Girard, 1852). Zjistili, že raci statní reagovali na oba druhy ryb jako na potencionální nebezpečí. Zvýšené vyhledávání úkrytů raky bylo nejvíce patrné u ryb krměných rakem statným a reakce byla nižší u nepůvodní tilápie oproti původnímu okounkovi (Beattie & Moore 2018). Vztah predátor-kořist ovlivňuje také velikost raka a jeho klepet (Reynolds 2011). Malí raci obvykle volí při střetu s rybím predátorem únik, zatímco velcí raci při střetu predátora zastrášují klepety (Keller & Moore 2000). Větší druhy raků pak mohou konkurovat rybám při získávání potravy (Vedia et al. 2019). Raci také predují rybí jikry (Setzer et al. 2011). Například Savino & Miller (1991) u raka rusobokého zaznamenali v laboratorních podmínkách predaci na jikrách sivena obrovského *Salvelinus namaycush* (Walbaum, 1792), kdy raci sežrali dvě až pět jiker za den dle typu testovaného substrátu. Findlay et al. (2014) zase při pokusu s rakem signálním a lososem obecným *Salmo salar* (Linnaeus, 1758) zjistili, že pro jikry lososa jsou hrozbou hlavně velcí raci. Predace plůdku sivena obrovského a síha sled'ovitého *Coregonus clupeaformis* (Mitchill, 1818) byla zaznamenána u raka

statného a raka severního *Faxonius propinquus* (Girard, 1852), přičemž plůdek byl méně zranitelný vůči rakům pokud byl zahrabaný hlouběji v substrátu (Mason & Evans 2011). Soupeření o úkryty mezi raky a rybami závisí mimo jiné na velikosti interagujících účastníků. Větší raci mohou v porovnání menší ryby okupující úkryty vyhnat nebo je dokonce zabít (Harris et al. 2020). Navíc vyhnané ryby se mimo svůj úkryt stávají více náchylné k predaci (Vaeßen & Hollert 2015).

Nepřímou interakcí ryb a raků je například přetváření stanoviště (Geiger et al. 2005). Nepůvodní raci jako například rak červený *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) často nadměrnou konzumací makrofyt způsobují změny kvality vod (Rodríguez et al. 2005, Carreira et al. 2014, Roessink et al. 2017), čímž ovlivňují složení rybiho společenstva nebo populace velkých bezobratlých (Galib et al. 2021). Rak signální skrze ničení litorálních porostů ovlivňuje například rozmnožování koljušky tříostné, která je na porostech závislá při budování hnízd (Velema et al. 2012).

### **3.2. Biologická invaze**

Introdukce druhů mimo areál jejich původního výskytu je jedním z hlavních nebezpečí pro biodiverzitu a s tím spojeným vymíráním druhů (MEA 2005). Proces invaze zahrnuje etapu transportu, etablování, šíření a impaktu (Kolar & Lodge 2001, Sakai et al. 2001, Dunham et al. 2002). Během každé etapy druh musí překonat překážky (geografické, environmentální), aby se mohl dostat do etapy následující. Obecně platí takzvané pravidlo deseti „Tens rule“, kdy pouze 10 % všech druhů se úspěšně dostane přes jednotlivé etapy. Pouze 10 % druhů přepravených z areálu jejich přirozeného výskytu unikne do přírody a stává se introdukovanými druhy. Z introdukovaných druhů zase pouze 10 % druhů dokáže vytvořit stabilní životaschopnou populaci a stávají se na nové lokalitě zdomácnělými druhy. Ze zdomácnělých druhů se pouze 10 % druhů stává invazními druhy (Williamson & Brown 1986, Williamson & Fitter 1996, Jeschke & Pyšek 2018). Zmiňované pravidlo je sice značně zjednodušené, bývá však oceňováno pro svoji názornost. Uváděné pravděpodobnosti úspěšného překonání jednotlivých etap se pro jednotlivé druhy a potažmo vyšší taxony značně liší. Některé skupiny se stanou invazní s vysokou pravděpodobností, u jiných je to naopak velmi nepravděpodobné. Podle Jeschkeho & Pyška (2018) se v průměru 50 % nepůvodních obratlovců a 25 % nepůvodních rostlin a bezobratlých stává úspěšnými při překonávání jednotlivých etap

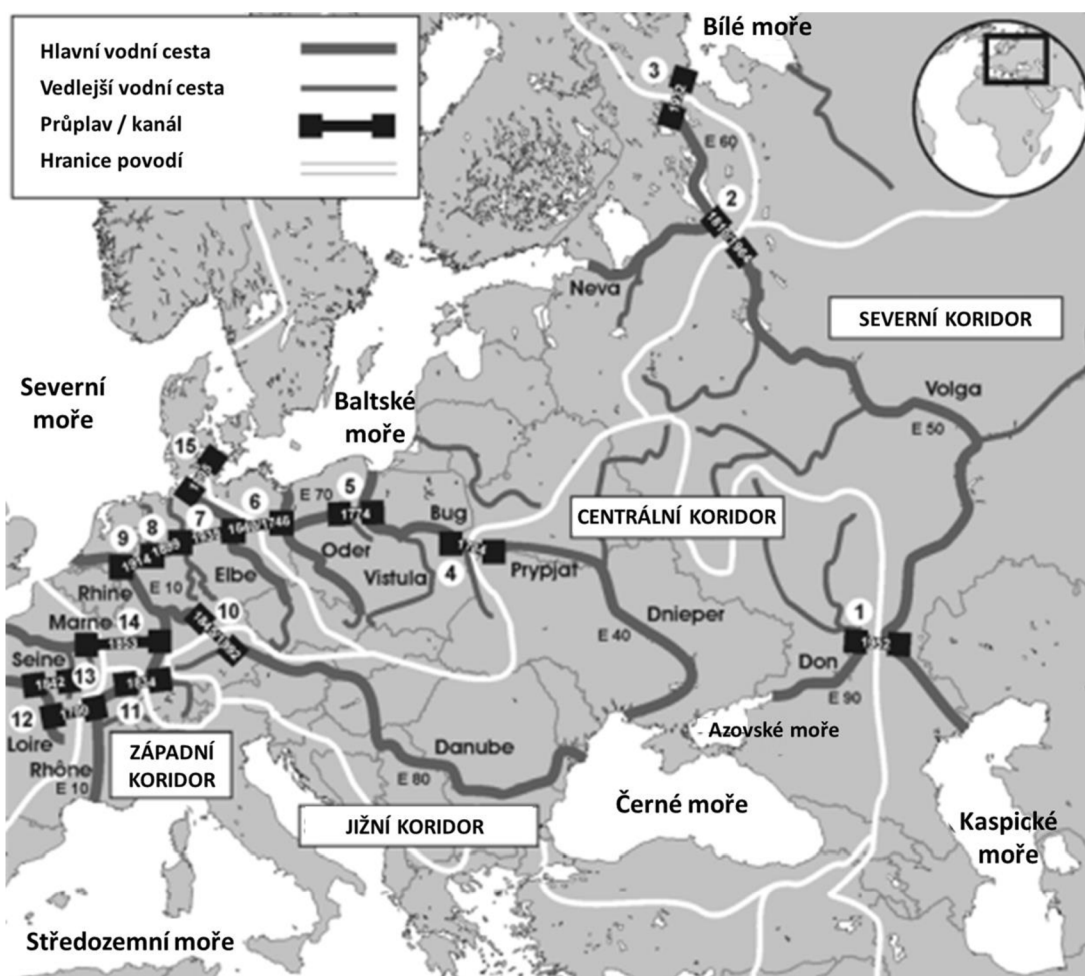
invaze. V tomto ohledu jsou raci vysoce úspěšnou skupinou (Lodge et al. 2000, Kouba et al. 2014). Hlavní ekologické faktory ovlivňující biologické invaze jsou abiotické, biotické a antropogenní (Sakai et al. 2001). Abiotické faktory, které ovlivňují invazi organismů ve sladkovodních ekosystémech jsou například teplota vody, pH, rozpuštěné látky nebo množství kyslíku (Ooué et al. 2019, Crane et al. 2022, Krabbenhoft & Kashian 2022). Mezi biotické faktory spadají například interakce s původními druhy (Sakai et al. 2001). Jedním z hlavních antropogenních faktorů, který dokonce napomáhá k šíření invazních druhů rostlin a živočichů, je eutrofizace nebo antropogenní změny prostředí – v případě vodních toků například úpravami jejich příčného či podélného profilu a znečištěním (Tyler et al. 2007, Milardi et al. 2022).

Nepůvodní druhy vstupují na nové území třemi hlavními způsoby – jako zboží, přepravním vektorem (např. dopravními prostředky) nebo přirozeným šířením z již kolonizovaných sousedních regionů (Hulme et al. 2008). Druhy, které na území vstupují jako zboží se mohou dále šířit dalšími třemi cestami. Buď jsou záměrně introdukovány (např. biologická kontrola, sportovní rybařství), uniknou (živé návnady, pěstitelství, akvaristické chovy) nebo kontaminují okolí ze svého hostitele (paraziti, škůdci). Podle Gherardiové (2007) je právě záměrná introdukce nejčastějším cestou introdukcí nepůvodních sladkovodních druhů. Druhy, které na území vstupují s přepravním vektorem se dále šíří jako „černí pasažéři“ například s balastní vodou nebo nečistotami na trupu lodí. Druhy, které na území vstupují přirozeným šířením z již kolonizovaných sousedních regionů se dále šíří například přes koridory – přirozenou vodní síť, ale i budované vodní cesty (průplavy a kanály; Hulme et al. 2008, Balzani et al. 2022).

Introdukované druhy nemusí mít vždy jen negativní dopady (Davis et al. 2011). Například rak mramorovaný na Madagaskaru sice představuje hrozbu pro madagaskarské raky a místní biodiverzitu, ale zároveň zde je levným zdrojem proteinů pro místní obyvatele (Andriantsoa et al. 2019, Andriantsoa et al. 2020). Kromě toho Andriantsoa et al. (2019) v rámci laboratorního experimentu zjistila, že rak mramorovaný požívá sladkovodní plže *Biomphalaria pfeifferi* (Krauss, 1848), který je hlavním mezihostitelem krevničky střevní *Schistosoma mansoni* (Sambon, 1907) způsobující u člověka střevní schistosomózu. Většina nepůvodních sladkovodních druhů v Evropě se šířila jako černí pasažéři nebo přes koridory mezi vodními cestami z různých evropských regionů, ve kterých se tyto druhy přirozeně vyskytovaly (Nunes et al. 2015). Síť vnitrozemských vod



v Evropě je tvořena více než 28 000 km řek a kanálů, které spojují povodí jižních (Středozemní, Černé, Azovské a Kaspické) a severních moří (Severní, Baltské, Bílé). Tato síť spojuje dříve izolované vodní útvary a usnadňuje tak transport především z povodí Kaspického a Černého moře do povodí moře Baltského a Severního (Bij de Vaate et al. 2002, Galil et al. 2007, Panov et al. 2009). Nepůvodní druhy se takto mohou mezi severními a jižními moři šířit přes čtyři hlavní invazní koridory, které jsou navzájem propojené průplavy a kanály (Obrázek č. 1).



**Obrázek č. 1:** Čtyři hlavní evropské invazní koridory s příslušnými průplavy nebo kanály označenými bílými kolečky s čísly. (1) Volžsko-donský průplav, (2) Volžsko-baltský průplav, (3) Bělomořsko-baltský průplav, (4) kanál Bug-Prypjat, (5) kanál Visla-Odra, (6) kanál Odra-Havel, (7) Středoněmecký průplav, (8) kanál Dortmund-Emže, (9) kanál Rýn-Herne, (10) Ludwigův a Hlavní Dunajský kanál, (11) kanál Rýn-Rhône, (12) Canal du Centre, (13) Canal de Briar, (14) kanál Marna-Rýn, (15) Kielský průplav. Upraveno podle Galil et al. (2007).

Severní koridor spojuje na jihu Černé a Azovské moře s Kaspickým mořem a na severu Baltské a Bílé moře. Centrální koridor spojuje Černé a Baltské moře a přes Labe se napojuje na Severní moře. Severní a centrální koridor sehrál důležitou roli v šíření druhů z pontokaspické oblasti, příkladem je slávička mnohotvárná *Dreissena polymorpha* (Pallas, 1771) (Decksbach et al. 1935, Nehring 2002, Bij de Vaate et al. 2002). Jižní koridor spojuje Rýn s Dunajem a Černým mořem. Západní koridor spojuje Středozevní a Severní moře (Galil et al. 2007).

### **3.2.1. Invazní druhy ryb v Evropě**

V evropských vodách bylo popsáno 531 druhů původních sladkovodních ryb (Freyhof & Brooks 2011), z čehož 195 druhů je nepůvodních (van der Veer & Nentwig 2015). V rámci evropských sladkovodních introdukcí jsou ryby nejvíce zastoupenou skupinou (García-Berthou et al. 2005, Nunes et al. 2015) šířící se hlavně prostřednictvím akvakultury (García-Berthou et al. 2005), akvaristiky (Hirsch et al. 2021) nebo kvůli sportovnímu rybářství (Carpio et al. 2019).

Negativní efekty často doprovázející introdukce nepůvodních ryb jsou například predace a kompetice s původními druhy, změna ve funkci ekosystému nebo přenos nemocí (van der Veer & Nentwig 2015). Příkladem predace na původních druzích může být situace ve Francii, kde původem severoamerická slunečnice pestrá *Lepomis gibbosus* (Linnaeus, 1758) decimuje populace obojživelníků v přírodní rezervaci Pinail (Préae et al. 2017). V rezervaci Pinail slunečnici dostatečně neutlumila ani štika obecná uměle vysazená do některých tůní, přičemž v testovaných tůních s přítomností štiky slunečnice začaly rychleji pohlavně dospívat oproti tůním bez štik (Beaune et al. 2019). Negativní efekt například na evropské raky by mohl mít původem pontokaspický hlaváč černoústý *Neogobius melonostomus* (Pallas, 1814), který se během laboratorních experimentů s rakem mramorovaným ukázal jako efektivní račí predátor a kompetitor o úkryty (Franta et al. 2021, Roje et al. 2021). Příkladem kompetice může být situace v Řecku, kde původem severoamerická drobná živorodá rybka gambusie Holbrookova *Gambusia holbrooki* (Girard, 1859) potravní konkurencí vytlačuje drobnou endemickou rybku samaruka řeckého *Valencia letourneuxi* (Sauvage, 1880) (Kalogianni et al. 2019).

Příkladem jedné z nejinvazivnějších ryb s prokazatelným negativním vlivem na ekosystémy je střevlička východní *Pseudorasbora parva* (Temminck & Schlegel, 1846) (Bayer et al. 2007, Gozlan et al. 2010). V Evropě je široce rozšířená, ale původně pochází z řek Amur a Zhujiang ve východní Asii (Kottelat & Freyhof 2007). Její invazivní úspěch spočívá hlavně v rychlém životním cyklu zahrnujícím brzkou pohlavní dospělost, krátkou délku života a opakované rozmnožování (Kirczuk et al. 2021, Heermann et al. 2022). Heermann et al. (2022) tvrdí, že právě krátký životní cyklus je při úspěšné invazi důležitější než konkurenční zdatnost při získávání potravy. Kromě toho je přenašečem smrtelného rybiho onemocnění *Sphaerothecum destruens* z čeledi Rhinosporidiaceae (Arkush et al. 2003, Spikmans et al. 2020), které se do Evropy dostalo původně z Číny (Sana et al. 2017).

### 3.2.2. Invazní druhy raků v Evropě

Do Evropy bylo doposud úspěšně introdukováno 13 nepůvodních druhů raků. První vlna introdukcí raků nastala mezi lety 1890 a 1970, kdy byly do Evropy introdukovány tři původem severoamerické druhy – rak pruhovaný (Kossakowski 1966), rak signální (Svärdson 1995) a rak červený (Habsburgo-Lorena 1978). V literatuře jsou tyto tři druhy označovány jako „Old NICS“ (Old Non-Indigenous Crayfish Species; Henttonen & Huner 1999). Záminkou jejich introdukce bylo akvakulturní a rybářské využití. Například rak červený byl vyhledávanou pochoutkou především ve Španělsku, což mu dále díky ilegálním introdukcím umožnilo postupně kolonizovat jihozápadní Evropu (Holdich et al. 2006, Kouba et al. 2014). Dnes je rak červený nejrozšířenější invazní druh raka na světě (Oficialdegui et al. 2019) a zároveň je nejlovenějším, případně nejchovanějším druhem a to především v Číně (Haubrock et al. 2021).

Druhá vlna úspěšných introdukcí raků v Evropě nastala po roce 1990, kdy se do volné přírody dostávaly druhy nezřídka z akvariálních chovů. Tyto jsou v literatuře označovány jako „New NICS“ (Machino et al. 2006, Holdich et al. 2009). Jedná se o raky rodů *Faxonius*, *Procambarus*, *Cherax* a *Cambarellus*. Z rodu *Faxonius* jde o raka kalikového *F. immunis* (Hagen, 1870) (Dussling & Hofmann 1998), raka mladistvého *F. juvenilis* (Hagen, 1870) (Chucholl & Daudey 2008) a raka statného (Soes 2007). Z rodu *Procambarus* jde o raka mramorovaného (Marten et al. 2004), raka klínového *Procambarus acutus* (Girard, 1852) (Soes & van Eekelen 2006), raka floridského

*Procambarus alleni* (Faxon, 1884) (Holdich et al. 2006, Kouba et al. 2014, Weiperth et al. 2020). Z australského rodu *Cherax* se jedná o raka ničivého *C. destructor* (Clark, 1936) (Holdich et al. 2006) a raka červenoklepetého *C. quadricarinatus* (Martens, 1868) (D'Agaro et al. 1999). Z rodu *Cambarellus* jde o raka mexického *Cambarellus patzcuarensis* (Villalobos, 1943), který byl zaznamenán v roce 2017 v Budapešti (Weiperth et al. 2017).

Severoameričtí raci jsou do značné míry imunní vůči původci račího moru (oomyceta *Aphanomyces astaci*) a fungují jako jeho chroničtí, často asymptomatictí přenašeči (Söderhäll & Cerenius 1999). Ne všichni invazivní raci musí být vůči původci račího moru odolní. Příkladem mohou být australští raci rodu *Cherax*, kterým původce račího moru způsobuje stejné problémy, jako původním evropským druhům raků, ale zdá se, že mohou fungovat i jako dočasní přenašeči (Mrugała et al. 2016). Kromě přenosu původce račího moru nepůvodní druhy raků disponují řadou vlastností, které jim dávají výhodu nad evropskými druhy raků – ať už se jedná o strategii rozmnožování, vyšší agresivitu nebo schopnost snášet extrémní podmínky prostředí (Kozák et al. 2015, Dorr et al. 2020). Invazní raci patří mezi r-stratégy s vysokou plodností, rychlejším dospíváním a krátkou délkou života. Evropské druhy patří oproti tomu ke K-stratégům s nižší plodností, pomalejším dospíváním a dlouhou délkou života (Lindqvist & Huner 1999). Některé druhy nepůvodních raků dokonce mají schopnost partenogeneze. Například rak mramorovaný (Scholtz et al. 2003) se rozmnožuje výhradně prostřednictvím apomiktické partenogeneze a samci se u tohoto druhu vůbec nevyskytují. V případě absence samců se samice raka pruhovaného rozmnožují prostřednictvím takzvané fakultativní partenogeneze (Buřič et al. 2011). Schopnost partenogeneze byla naznačena také u raka červeného, ale doposud nebyla spolehlivě prokázána (Yue et al. 2008, Buřič et al. 2011). Rak pruhovaný disponuje konkurenční výhodou ve variabilitě období svého rozmnožování, konkrétně období páření, které probíhá od pozdního léta se zimní přestávkou a pokračuje časně na jaře. Oproti ostatním evropským druhům raků, rak pruhovaný klade vajíčka na jaře. Výhodou jarního rozmnožování je kratší inkubace a vyšší počet malých vajíček díky menší potřebě žloutkových rezerv. Doba inkubace je obvykle 40 až 50 dní (van den Brink et al. 1988, Kozák et al. 2006, Buřič et al. 2013).

Nepůvodní druhy raků dokážou lépe zvládat nepříznivé podmínky prostředí jako je salinita, sucho nebo vysoké případně nízké teploty vody. Tolerance salinity byla

zaznamenána u raka červeného, který se může rozmnožovat při hodnotách salinity do 25 ‰ (Alcorlo et al. 2008, Dorr et al. 2020, Haubrock et al. 2021). Rak pruhovaný dokáže růst a rozmnožovat se při salinitě 7 ‰ (Jaszczolt & Szaniawska 2011). Nepůvodní druhy raků jako jsou například rak červený a rak ničivý jsou odolné vůči suchu v porovnání s původními druhy raků (Kouba et al. 2016). Rak kalikový si během sucha vchod do své nory uzavírá za pomoci bahnitě zátky, což zvyšuje jeho šance na přežití během nepříznivého období sucha (Kozák et al. 2015). Vysoké teploty vod snáší například rak mexický, který obývá termální jezírka Lukács Baths v Budapešti s ročním kolísáním teplot od 31 do 37 °C (Weiperth et al. 2017). Nízké teploty do 2–3 °C dokáže přežít například rak červený nebo rak ničivý (Veselý et al. 2015). Haubrock et al. (2019) během experimentu s rakem červeným zjistili, že raci červení ve 2 °C přežili po dobu 42 dnů a to při šokovém vysazení z pokojové teploty vody (20 °C).

### **3.3. Koljuška tříostná *Gasterosteus aculeatus***

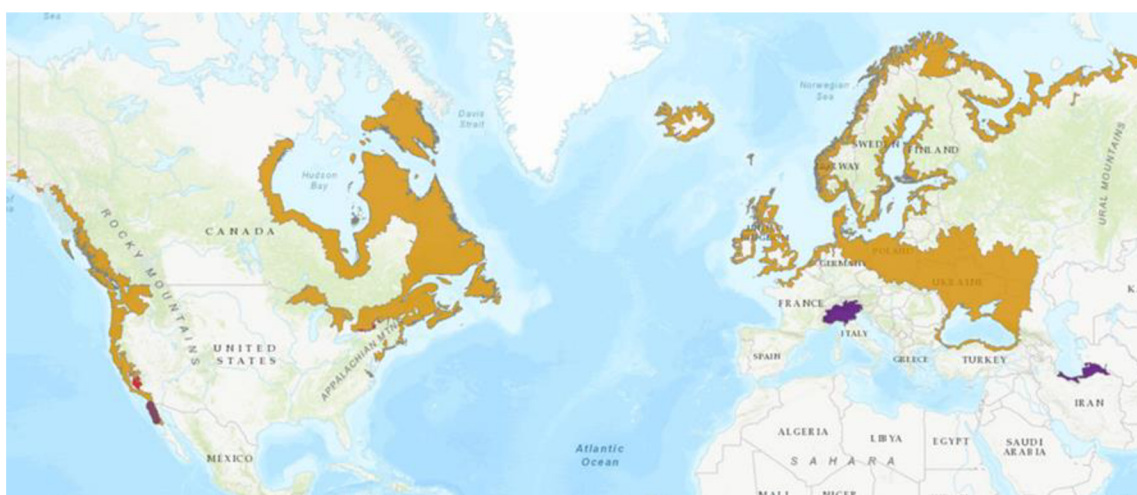
Koljuška je drobná ryba dorůstající 3–8 cm (Scott & Crosman 1973). Od ostatních druhů koljušek rodu *Gasterosteus* lze koljušku tříostnou odlišit pomocí série 29–35 kostěných destiček podél postranní čáry pokrývajících trup a ocasní násadec. Zadní okraj destiček je vroubkovaný. Destičky na ocasním násadci tvoří boční kýl. Destičky mohou na zadní části trupu chybět kvůli křížení s koljuškou západní *Gasterosteus gymnurus* (Cuvier, 1829) v oblastech společného výskytu nebo chybí u některých izolovaných populací v severovýchodní Evropě (Kottelat & Freyhof 2007).

Koljuška je dravec, jehož lovecká aktivita nastává v ranních hodinách, odpoledne a při setmění (Manzer 1976, Allen & Wotton 1984, Bretzel et al. 2021). Nejvíce potravy lze nalézt v žaludku koljušky během jarních odchyťů a nejméně během podzimních nebo zimních odchyťů (Manzer 1976, Worgan & FitzGerald 1981, Allen & Wotton 1984, Bretzel et al. 2021). Koljušky jsou schopny se krmit i v naprosté temnotě (Mussen & Peeke 2001). V brakických vodách Dánska se mladé koljušky živí klanonožci, perloočkami, lasturnatkami a larvami měkkýšů. Během dospívání pak přechází na různonožce (blešivci, *Corophium*), stejnonožce (*Idotea*, *Jaera*), vidlonožce, hmyzí larvy, okřídlený hmyz z hladiny, vajíčka jiných ryb i svá vlastní (Blegvad 1917). Jedná se tedy o oportunistického predátora širokého spektra především vodních

bezobratlých. Predace raků, očekávatelně především jejich juvenilních stádií, však nebyla u koljušky doposud uspokojivě studována.

### 3.3.1. Rozšíření ve světě a v Evropě

Koljuška tříostná patří mezi nejrozšířenější ryby severní polokoule, protože obývá mořské, pobřežní a sladkovodní biotopy Severní Ameriky, Evropy a Asie (Östlund-Nilsson et al. 2006, Obrázek č. 2). Areál původního rozšíření v Severní Americe sahá na západě podél pobřeží Aljašky až po Kalifornii a na východě od ústí řeky Cape Fear směrem na sever k Hudsonově zálivu až po Baffinův ostrov (Scott & Crosman 1973). V Evropě se koljuška přirozeně vyskytuje podél pobřeží Islandu, Irska, Skotska, Velké Británie, Baltského moře, Skandinávie a Bílého moře. Dále se vyskytuje podél pobřeží Černého moře (Kottelat & Freyhof 2007). V Evropě je koljuška nepůvodní v Rakousku, České republice, Slovensku, Maďarsku a Itálii (CABI 2022).

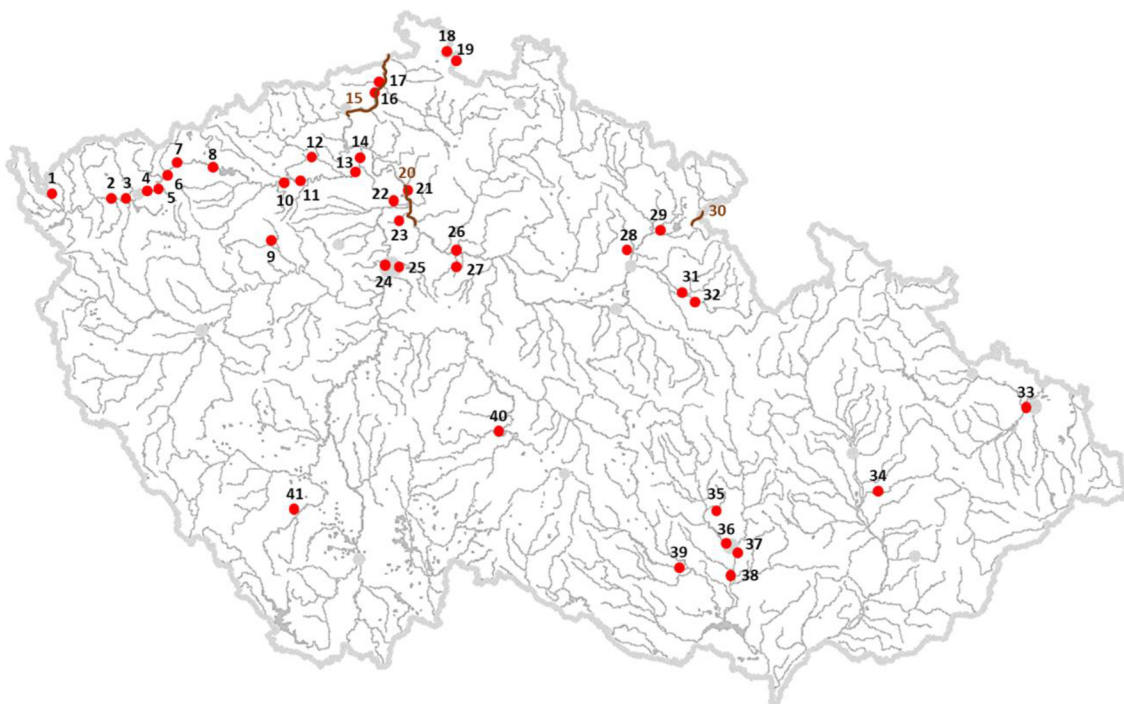


**Obrázek č. 2:** Rozšíření koljušky tříostné podle IUCN Red List of Threatened Species (2023). Oranžová barva označuje původní oblast výskytu, fialová nepůvodní oblast výskytu a červená oblast historického výskytu.

### 3.3.2. Rozšíření v České republice

V České republice je koljuška považována za nepůvodní druh vypuštěný akvaristy poblíž Prahy na začátku 20. století (Bartuš & Oliva 1995, Musil et al. 2010). Podle přirozeného areálu rozšíření však není jisté (Kottelat & Freyhof 2007), zda její šíření není také přirozené nebo se jednalo o v České republice nezaznamenaný původní druh (Bartuš & Oliva 1995). Lokality s výskytem koljušky tříostné v České republice

podle Nálezové databáze AOPK (Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky) jsou zaznamenány na Obrázku č. 3. V Karlovarském kraji byla zaznamenána v povodí řeky Ohře na 9 lokalitách. Koljuška zde byla zaznamenána ve Starém rybníku u obce Skelná, na třech lokalitách na řece Ohři u obce Loket. Dále byla na Ohři zaznamenána u obce Doubí, Muzikov, Šemnice, Vojkovice a Boč.



**Obrázek č. 3:** Doposud známé lokality s výskytem koljušky tříostné v České republice. Nálezky pochází z Nálezové databáze AOPK. Lokality s výskytem koljušky jsou označeny červeným kolečkem (lokální výskyt) případně hnědou čarou (souvislý výskyt) a jsou doplněny příslušným číslem podle tabulky (Příloha č. 1).

V Ústeckém kraji byla zaznamenána na 13 lokalitách. Na řece Ohři v Ústeckém kraji byla zaznamenána u obce Želina, Březno, Obora, Vršovice, Brozany nad Ohří a Doksany. Dále byla zaznamenána v potoce Žejdlík u Třebívlic a příkopu u Finských domků v pevnosti Terezín. Souvislý záznam koljušky byl zaznamenán na Labi od Střekova v Ústí nad Labem po státní hranice u obce Hřensko, přičemž v rámci tohoto souvislého záznamu byla také zaznamenána v tůni v Boleticích nad Labem a dále v Děčíně. Poslední dvě lokality s výskytem koljušky v Ústeckém kraji se nachází v řece Mandava v obci Vansdorf.

Ve Středočeském kraji byla zaznamenána na 27 lokalitách. Byla zaznamenána na potoce Olešná u Rakovníka, úseku Labe od Mělníka po obec Kly, Vehlovické tůni v obci Mělník, na 6 lokalitách na potoce Pšovka u Mělníka, Lužecké tůni v obci Lužec nad Vltavou, nádržích Chramostek u obce Chramostek a nádrže Vrbno u obce Vrbno a potoce Černávka u obce Chlumín. Další nálezy ze Středočeského kraje pochází z nádrže Hladoměř na potoce Mlynařice u obce Stará Lysá, dvou lokalit bezejmenného přítoku Mlynařice u Lysé nad Labem, třech lokalit na potoce Litolská svodnice u Lysé nad Labem, Semického potoka u Přerova nad Labem, Kounického potoka u Přerova nad Labem, potoka Výmola u soutoku s Labem u obce Sedlčanky, Týnického potoka u obce Břežany II, na třech lokalit Týnického potoka u obce Vykáň a na dvou lokalitách v pískovně Horka-Kounice u obce Chrást u Poříčan.

V kraji Hlavním městě Praze byla zaznamenána na 10 lokalitách. Na pravostranných přítocích Vltavy byla zaznamenána v Čimickém rybníce na Čimickém potoce, Ctěnickém potoce u obce Přezletice, potoce Rokytka v Praze-Běchovicích a v Zátíšském potoce v pražské čtvrti Hodkovičky. Na přítocích Berounky u ústí do Vltavy byla zaznamenána v rybníce u Maškova mlýna na Radotínském potoce a Radotínském potoce v pražské čtvrti Radotín. Poslední čtyři lokality z kraje Hlavního města Prahy pochází z Prahy-Lipence, kde byla koljuška zaznamenána na třech lokalitách Lipenského potoka a v rybníce Splávek na Kyjovském potoce.

V Královohradeckém kraji byla zaznamenána na 6 lokalitách v povodí Labe. Konkrétně byla zaznamenána na řece Olšovka u obce Lochenice, v tůni ornitologické rezervace Josefovské louky u obce Starý Ples, souvislé lokalitě na řece Metuji od obce Jestřebí po obec Bábí. V Moravskoslezském kraji byla zaznamenána ve Výškovických tůních v Ostravě. V Olomouckém kraji byla zaznamenána v Bečvě v Dluhonicích u Přerova.

V Jihomoravském kraji byla zaznamenána na 11 lokalitách. Byla zaznamenána na dvou lokalitách Knínických tůních u obce Moravské Knínice. V Brně byla zaznamenána v jezírku na Kraví hoře, v Přírodní rezervaci Černovický hájek, třech lokalitách na Ivanovickém potoce v brněnské čtvrti Brněnské Ivanovice, Ivanovickém potoce v části Brno-Chrlice. V Rajhradcích byla zaznamenána na řece Svratce a melioračním kanálu ústícím do Svratky. Poslední nález z Jihomoravského kraje pochází řeky Jihlavy



u Letkovic. V kraji Vysočina byla zaznamenána ve vodní nádrži Trnávka u obce Želiv. V Jihočeském kraji byla zaznamenána v rybníčku pod Homolí v obci Bavorov (Obrázek č. 3).

### **3.3.3. Životní cyklus**

Koljuška tříostná patří mezi krátkověké druhy ryb, kdy se průměrně dožívá 1–3 let (Wootton 1976). Maximální doložený věk je 8 let (Reimchen 1992). Rozmnožování probíhá obdobně u sladkovodních i anadromních populací koljušek (McPhail 1969). Během období rozmnožování se samcům – mlíčákům změní zbarvení očí na duhově modré, hřbetní část těla na duhově modrou až černou a objeví se červené zbarvení táhnoucí se po spodní části těla od úst po řitní ploutev (McLennan & McPhail 1989). Rozmnožují se při teplotách nad 12 °C. V obdobích od dubna do června samci ve svých teritoriích vyhloubí v substrátu 14 x 10 cm velkou prohlubeň, do které shromažďují rostlinný materiál na stavbu hnízda (Kottelat & Freyhof 2007). Rostlinný materiál slepují k sobě za pomoci proteinu spigginu vylučovaného ledvinami (Jakobsson et al. 1999). Poté samec do hnízda postupně pouští i více samic, které po vytření vyžene a o oplodněné jikry se následně stará sám. Podle teploty vody se za 7–8 dní z jiker líhne plůdek, o který se samec před opuštěním hnízda stará. Anadromní populace po tření obvykle umírají kvůli vyčerpání, zatímco sladkovodní populace mohou produkovat jikry opakovaně. Během července až srpna se juvenilní koljušky anadromních populací vrací do moře a juvenilové sladkovodních populací zase stahují do hlubších vod (Kottelat & Freyhof 2007). Koljušky během roku mají zpravidla jedno období rozmnožování (Borg 1982), ale v laboratorních podmínkách se mohou rozmnožovat až dvakrát za rok (Sattler & Boughman 2020).

### **3.3.4. Invazní potenciál koljušky tříostné**

Koljuška tříostná je mesopredátor. Byl u ní prokázán top-down efekt na trofickou kaskádu jezer a lagun, kdy konzumací zooplanktonu podporovaly růst fytoplanktonu nebo makroskopických řas (Jakobsen et al. 2004, Norlin et al. 2005, Harmon et al. 2009, Candolin et al. 2018). Mírná eutrofizace růst populace koljušek navíc podporuje díky zvýšenému množství potravy a snížení predčního tlaku. Silná eutrofizace naopak populaci koljušek snižuje z důvodu nedostatku potravy a zvýšeného rizika parazitárních infekcí (Heuschele & Candolin 2010, Gagnon et al 2017).

I přes svou velikost dokáže ovlivňovat některé populace větších druhů ryb, například kompeticí o potravu (Rösch et al. 2018, Bretzel et al. 2021), případně predací jejich jiker (Nilsson 2006, Rösch et al. 2018). Příkladem kompetice o potravu může být situace v alpském Bodamském jezeře, kde vysazené koljušky konzumací zooplanktonu potravně konkurují a snižují počty původního síha Wartmannova *Coregonus wartmanni* (Bloch, 1784) (Rösch et al. 2018). Kromě síha v Bodamském jezeře ovlivňují také místní populaci okouna říčního (Bretzel et al. 2021). Koljušky i okouni se v Bodamském jezeře živili převážně klanonožci a vlivem predčního tlaku koljušky na perloočku rodu *Daphnia* převažovala v potravě okounů oproti tomu drobná perloočka rodu *Bosmina*. Koljuška měla navíc oproti okounovi výhodu spočívající v příjmu potravy i během noci (Bretzel et al. 2021). Druhy ryb, u kterých bylo zaznamenáno požívání jiker koljuškou jsou například štika obecná (Nilsson 2006), síh Wartmannův (Rösch et al. 2018, Baer et al. 2021) nebo dokonce i ostatní jedinci vlastního druhu (Blegvad 1917). Pro ostatní ryby nepředstavuje koljuška pouze potravního konkurenta nebo predátora jiker, ale v případě dravců také nesnadnou kořist kvůli svým typickým ostnům. Průměrná délka ostnů koljušky se navíc u populací žijících v přítomnosti dravých ryb zvětšuje v porovnání s populacemi bez jejich přítomnosti (Gross 1978). Důležitost ostnů při obraně dokazuje i laboratorní experiment, ve kterém byly pstruhem duhovým *Oncorhynchus mykiss* (Walbaum, 1792) předovány více koljušky s redukcí ostnů na břišních ploutvích, zatímco jedinci s mohutnými ostny měli pouze rány z neúspěšných pokusů o predaci (Lescak & von Hippel 2011). Koljuška tříostná se ukázala také jako bezpříznakový přenašeč pro ryby smrtelného onemocnění *Sphaerothecum destruens*, které je přenášeno také střevlíčkou východní (Spikmans et al. 2020).

### **3.4. Rak mramorovaný *Procambarus virginalis***

Rak mramorovaný je středně velký druh raka, který při vhodných podmínkách disponuje velkým růstovým potenciálem (Kouba et al. 2021). V laboratorních a přírodních podmínkách dorůstá obvykle celkové velikosti nepřesahující 10 cm a hmotnosti kolem 20 g. V přírodních podmínkách však může dorůst velikosti až 13 cm (Chucholl et al. 2012, Lipták et al. 2017). Klepeta má malá, bradavičnatá a jejich velikost vzácně přesahuje polovinu délky karapaxu. Karapax raka mramorovaného je hladký s jedním párem postorbitálních lišt. Má výrazné rostrum s hladkými okraji sbíhajícími se do malého trojúhelníkovitého vrcholku (Holdich et al. 2006).

Rak mramorovaný byl dlouho považován za partenogeneticky rozmnožující se formu raka klamavého *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) pocházejícího ze států Florida a Georgia v USA (Taylor et al. 2007, Lyko 2017). Ve volné přírodě doposud nebyla zaznamenaná původní populace raka mramorovaného, ale byl identifikován téměř identický triploidní rak klamavý (Gutekunst et al. 2021). Blízký příbuzný rak klamavý obývá potoky, řeky, ale preferuje habitaty se stojatou vodou jako například bažiny (Hendrix & Loftus 2000, Martin et al. 2010a). V dočasných mokřadech se rak klamavý během sucha stahuje do nor (Dorn & Violin 2009, Martin et al. 2010a). Předpokládá se, že původní habitaty raka mramorovaného budou očekávatelně obdobné těm od raka klamavého. V Evropě a na Madagaskaru byli introdukovaní raci mramorovaní zaznamenáni ve stojatých i tekoucích vodách (Marten et al. 2004, Martin et al. 2010b). Lze se s nimi setkat například v kanálech (Ercoli et al. 2019), rybnících (Pârvulescu et al. 2017, Scheers et al. 2021) nebo rýžových polích (Jones et al. 2009, Andriantsoa et al. 2019).

#### **3.4.1. Rozšíření v Evropě a České republice**

V polovině 90. let byl rak mramorovaný běžně dostupný v německých a rakouských akvaristických obchodech (Lukhaup 2001). V Evropě byl ve volné přírodě byl poprvé zaznamenan v roce 2003 v německé obci Eggenstein-Leopoldshafen (Marten et al. 2004). V roce 2004 byl zaznamenan během čištění kanálu také v Nizozemsku (Soes & van Eekelen 2006) a v roce 2008 byl jeden rak mramorovaný chycen v Itálii. Nález z Itálie pocházel z Toskánského kanálu, kde se vyskytuje silná populace raka červeného (Marzano et al. 2009). Jednalo se však o ojedinělé nálezy, u kterých nebylo prokázáno etablování. Změna situace nastala od roku 2009, kdy byly nalezeny etablované populace v Německu (Martin et al. 2010b) a poté i na Slovensku (Janský & Mutkovič 2010, Lipták et al. 2017). Dále je znám ze Švédska (Bohman et al. 2013), Chorvatska (Samardžić et al. 2014), Ukrajiny (Novitsky & Son 2016), Maďarska (Löökkös et al. 2016, Weiperth et al. 2020, Bláha et al. 2022), Rumunska (Pârvulescu et al. 2017), Malty (Deidun et al. 2018), Rakouska (Latzer & Pekny 2018), Estonska (Ercoli et al. 2019), Belgie (Scheers et al. 2021), Francie (Grandjean et al. 2021) a Sardinie (Sanna et al. 2021).

V České republice byl rak mramorovaný poprvé zaznamenán na dvou lokalitách v roce 2016 (Patoka et al. 2016). Pravděpodobně se jednalo o jedince, kterých se chtěli zbavit chovatelé. První lokalitou byla nádrž pražského Parku Přátelství, ve které byli odchyceni tři jedinci. Populace byla následně eradikována chlorovým vápnem (Görner 2017). Druhou lokalitou byl rybník Jiřina v Radovesické výsypce v okrese Teplice, ve kterém byly zaznamenány 4 jedinci. V roce 2019 byl rak mramorovaný nalezen rovněž v nádrži Vršíček, která se nachází poblíž rybníku Jiřina (AOPK ČR 2019). Nález z nádrže Vršíček je uveden v Nálezové databázi AOPK (ID: 47718617). Další dva nálezy uvedené v Nálezové databázi AOPK pochází z roku 2020 a 2021. V roce 2020 bylo zaznamenáno 5 jedinců pohybujících se volně po souši podél Prostředního rybníka ležícího na toku Dražanského potoka v Praze Dolních Chabrech (ID: 49831217). Po vypuštění Prostředního rybníka bylo podél kamenité hráze odchyceno téměř 400 jedinců o velikostech 2–13 cm, přičemž někteří z nich měli vajíčka. Dno vypuštěného rybníka bylo poté posypáno vápnem a ponecháno přes zimu vypuštěné z důvodu eradikace zbylých raků mramorovaných (Görner 2021). Raky se však eradikovat nepodařilo. V roce 2021 byla podle Nálezové databáze AOPK zaznamenána jedna samice také v zatopeném lomu Velký písňík v Mělici u Přelouče, poblíž Pardubic (ID: 51294058).

### **3.4.2. Životní cyklus**

U raka mramorovaného není známá přítomnost samců, a to ani při laboratorní snaze o změnu pohlaví u ráčat prostřednictvím expozice 17-methyl testosteronu (Martin et al. 2007, Vogt 2007). Rozmnožuje se výhradně partenogeneticky, přičemž samice produkuje geneticky identické potomky (Scholtz et al. 2003, Seitz et al. 2005). Vzácně se vyskytují samice s náznaky gonopodů (u samců přeměněné první dva páry pleopodů). Tito jedinci se však bez problémů množí za vzniku potomstva bez těchto znaků (Martin & Scholtz 2012). Rak mramorovaný se dožívá obvykle 2–3 let, ale bylo zdokumentováno i dožití se až 1610 dní (Vogt 2010). Srovnání délky života, pohlavní dospělosti, počtu vajíček a doby inkubace vybraných nepůvodních a původních evropských raků s rakem mramorovaným je zaznamenáno v Tabulce č. 1.

**Tabulka č. 1:** Srovnání délky života, pohlavní dospělosti, počtu vajíček a doby inkubace vybraných druhů raků v Evropě. Symbolem „\*“ jsou označeny nepůvodní druhy raků v Evropě – rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální. Bez symbolu jsou označeny původní druhy raků v Evropě – rak říční, rak kamenáč a rak bahenní. Tabulka upravena podle vzoru Hossain et al. (2018).

<b>Druh</b>	<b>Délka života (roky)</b>	<b>Pohlavní dospělost (roky)</b>	<b>Počet vajíček</b>	<b>Inkubace (dny)</b>	<b>Reference</b>
<b>Rak mramorovaný *</b>	> 3	< 0,25	50–700	20–42	Seitz et al. 2005; Vogt et al. 2008; Kozák et al. 2015; Kouba et al. 2021
<b>Rak pruhovaný *</b>	≤ 4	1–2	200–300	37–56	Kozák et al. 2006
<b>Rak červený *</b>	≤ 2	< 1	< 900	21–30	Alcorlo et al. 2008
<b>Rak signální *</b>	> 20	2–3	200–400	166–280	Guan & Wiles 1999; Capurro et al. 2015; Kozák et al. 2015
<b>Rak říční</b>	> 20	3–5	80–200	240–270	Abrahamsson 1971; Kozák et al. 2015
<b>Rak kamenáč</b>	> 10	3–5	40–70	240–270	Kozák et al. 2015
<b>Rak bahenní</b>	> 5	3–5	60–400	120–150	Holdich et al. 2006; Pöckl et al. 2006; Kozák et al. 2015

Životní cyklus raka mramorovaného lze rozdělit na fázi embryonální, juvenilní, adolescentní a adultní (Vogt et al. 2004). Embryonální fáze trvá 18 dní – začíná vývojem vajíček a končí líhnutím juvenilních raků (Vogt & Tolley 2004, Vogt et al. 2004).

Juvenilní fáze zahrnuje 6 stádií (Vogt et al. 2004). Rychlost růstu juvenilních raků závisí na teplotě. Za 18 týdnů při teplotě 21 °C může hmotnost raka mramorovaného narůst z 5 mg (hmotnost při osamostatnění se od matky – třetí vývojové stádium) až do 5 g a délky 6 cm (Kouba et al. 2021). První dvě juvenilní stadia samice nosí schovaná pod abdomenem. Tito juvenilové stále ještě nepřijímají potravu sami a jsou vyživováni ze žloutku umístěném v cephalothoraxu (konkrétně v tvořícím se hepatopankreatu). První juvenilní stádium dosahuje průměrné délky 3,5 mm. K pleopodům samice je připojeno přes vaječný obal telsonovým vláknem a později se přidržuje za pomoci terminálních háčků na klepetech (Kawai & Kouba 2022). Na samici neaktivně visí čtyři až pět dnů ohnutí ve tvaru připomínajícím „C“, než se svléknou. Druhé juvenilní stádium dosahuje průměrné délky těla 4,5 mm a stejně jako předchozí stádium nemá vyvinuté uropody. Při násilném odejmutí od samice jsou raci druhého juvenilního stádia schopni jen omezeného pohybu a plavání. Období druhého juvenilního stádia trvá 6–8 dní, poté rak přechází do třetího juvenilního stádia – osamostatňuje se a začíná si sám shánět potravu (Vogt et al. 2004, Vogt 2008). Ocasní vějíř je plně zformován – nově se totiž objevuje pár dvouvětevných uropodů umožňující rakům pro ně typickou únikovou reakci. Třetí a následující juvenilní stadia tak vzhledem připomínají miniaturní dospělé. Třetí juvenilní stádium dosahuje průměrné délky těla 5,7 mm (Vogt et al. 2004) a váží 5–6 mg (Kouba et al. 2021). Během adolescentní fáze dochází k vývoji pohlavních orgánů, které jsou strukturně kompletní při dosažení velikosti 2 cm (Vogt et al. 2004). Adultní fáze nastává po prvním rozmnožování (Vogt et al. 2008). Ve srovnání s jinými druhy raků rak mramorovaný klade vajíčka již po 14 týdnech (98 dnech) od osamocení se od matky (Kouba et al. 2021). Během prvního kladení dorůstá velikosti kolem 4–4,5 cm a hmotnosti 1,4–2 g (Seitz et al. 2005). Ráčata raka mramorovaného rostou rychleji v porovnání s ráčaty raka signálního nebo rak pruhovaného při teplotě 21 °C, ale pomaleji v porovnání s ráčaty raka červeného při teplotě 22 °C nebo raka ničivého při teplotě 21 °C (Kouba et al. 2021).

### **3.4.3. Invazní potenciál raka mramorovaného**

Hlavní nebezpečím pro původní evropské raky ze strany raka mramorovaného je jeho schopnost partenogeneze a přenosu račího moru (Keller et al. 2014). Dále těží z výhradně partenogenetického způsobu rozmnožování (Scholtz et al. 2003, Seitz et al. 2005). Je nenáročný na chov (Jimenez & Faulkes 2010). Dokáže snášet teploty i pod 2 °C, ale po

sedmi dnech při nízkých teplotách se zvyšuje úmrtnost. Středně velcí jedinci snáší nízké teploty mnohem lépe než malí a hodně velcí jedinci (Kaldre et al. 2012). Haubrock et al. (2019) během experimentu s rakem mramorovaným zjistili, že raci mramorovaní při vysazení z pokojové teploty vody (20 °C) do 2 °C přežili pouze 2 týdny. Veselý et al. (2015) zjistili, že ve 2–3 °C po dobu 90 dnů přežil z 15 raků mramorovaných pouze jeden rak. Nízké teploty v rozmezí od 8–10 °C dokáže snášet po dobu 108 dnů (Seitz et al. 2005). Nejsevernější nález raka mramorovaného v Evropě pochází z Estonska. Populace raků se v Estonsku vyskytuje v teplém odtokovém kanálu chladících systémů elektrárny Balti, který ústí do přilehlé Narvské přehrady. Pro raky mramorované tento kanál s teplou vodou představuje vhodný biotop, jelikož teplota vody v kanálu je v období od podzimu do jara o 8–10 °C teplejší než v Navarské přehradě i řece Navara (Ercoli et al. 2019). Raci mramorovaní si budují nory, které jim mimo jiné zajišťují lepší přežívání během období sucha (Kouba et al. 2016, Maciaszek et al. 2022). V termálním jezeře Városliget v Budapešti bylo zaznamenáno, že dokáže snášet teploty až 38,4 °C (Weiperth et al. 2020). Na Madagaskaru byla u něj kromě tolerance vůči vysokým teplotám zaznamenána schopnost přežít na rýžových polích zavlažovaných termální vodou o teplotě 37 °C se zvýšenou koncentrací barya. V madagaskarském jezeře Ranomaimbo odolává vysokým koncentracím sodíku nebo dusičnanů z městského znečištění (Andriantsoa et al. 2019).

Co se týče agresivního chování, raci mramorovaní jsou schopni soupeřit i s jinými invazivně zdatnými druhy raků jako je například rak pruhovaný (Linzmaier et al. 2018), rak červený (Jimenez & Faulkes 2011, Hossain et al. 2019) nebo rak kalikový (Hossain et al. 2020). V laboratorních podmínkách při střetu s rakem pruhovaným byl rak mramorovaný v boji úspěšnější, a to dokonce i proti velkým samcům s velkými klepety (Linzmaier et al. 2018). Při střetu raka mramorovaného se srovnatelně velkým rakem červeným jsou oba druhy v boji podobně úspěšné (Jimenez & Faulkes 2011). Podle Hossaina et al. (2019) dokáže rak mramorovaný soupeřit jak se srovnatelně velkými raky červenými, tak dokonce s většími raky červenými. Rak mramorovaný si poradí v boji i s rakem kalikovým (Hossain et al. 2020), který se šíří v Německu a proniká až do Francie a dále po toku Rýna (Dehus et al. 1999, Gelmar et al. 2006). S rakem kalikovým dokázal rak mramorovaný úspěšně bojovat proti samicím i samcům, přičemž oba druhy se nacházely buď v aréně s úkrytem nebo bez úkrytu (Hossain et al. 2020). Rak mramorovaný ale není schopný soupeřit se srovnatelně velkým jedincem raka ničivého nebo raka signálního (Fořt et al. 2019).

### **3.5. Rak pruhovaný *Faxonius limosus***

#### **3.5.1. Rozšíření v Evropě**

Jeho domovinou je povodí řeky Delaware na východě USA (Rhoades 1962). Odtud byl introdukovan do mnoha států USA a Kanady (Hobbs 1974, Taylor et al. 2007). Do Evropy byl introdukovan v roce 1890 na území dnešního západního Polska jako náhrada za evropské rači populace mizející v důsledku epidemie račích moru. Konkrétně devadesát jedinců bylo vypuštěno do rybníka u obce Barnówko (Kossakowski 1966). Z rybníka byl rak pruhovaný dále vysazen do dvou polských jezer Szpitalne a Sierosławskie. V roce 1895 byl poprvé introdukovan do Německa, konkrétně byl vysazen do řeky Havel v Postupimi. Následovala introdukce do řeky Cher ve Francii a poté postupná kolonizace Francie v důsledku chovu kvůli chuťové podobnosti s masem langust nebo vlivem přirozeného šíření (Holdich et al. 2006). Rak pruhovaný nyní obývá Anglii, Belgii, Bělorusko, Českou republiku, Francii, Chorvatsko, Itálii, Kaliningrad (Rusko), Korsiku (Francie), Litvu, Lotyšsko, Lucembursko, Maďarsko, Německo, Nizozemsko, Polsko, Rakousko, Rumunsko, Slovensko, Srbsko a Švýcarsko (Holdich et al. 2009). Dále byl potvrzen v povodí řeky Muga ve Španělsku poblíž francouzských hranic (Benejam et al. 2011, Kouba et al. 2014). První záznam na Slovinsku pochází ze štěrkoventu u řeky Drávy, přičemž tento nález je 300 km vzdálený od již známé lokality s výskytem raka pruhovaného na této řece v Chorvatsku (Govedič 2017). Přes řeku Dunaj kolonizoval Srbsko (Zoric et al. 2020) a Bulharsko (Todorov et al. 2020). Nejnovější nález raka pruhovaného pochází z Estonska (Kaldre et al. 2020).

#### **3.5.2. Rozšíření v České republice**

Do České republiky se rak pruhovaný pravděpodobně dostal migrací proti proudu Labe z Německa (Petrušek et al. 2006). Nyní se centrum jeho výskytu soustřeďuje na stojaté a tekoucí vody kolem Vltavy a Labe (Petrušek et al. 2006). Podle Nálezové databáze AOPK se na Vysočině vyskytuje v řece Svratce v obci Jimramov (ID: 47552014). Na jižní Moravě se vyskytuje například v Brněnské přehradě nebo Vracovském rybníce (Kozubíková et al. 2008, Štambergová et al. 2009). Nálezová databáze AOPK má z roku 2019 záznam o jeho výskytu na řece Moravě u Bzence (ID: 47620487). Ze severní Moravy je znám z potoka Prudník v povodí Odry (Ďuriš & Horká 2007).



### 3.5.3. Invazní potenciál raka pruhovaného

Kromě přenosu račího moru spočívá jeho výhoda nad domácími evropskými raky ve vysoké plodnosti a rychlému růstu (Lindqvist & Huner 1999, Kozák et al. 2006, Kozák et al. 2007, Mojžišová et al. 2020). U evropských druhů raků probíhá páření a kladení vajíček na podzim (van den Brink et al. 1988). U raka pruhovaného probíhá páření na podzim i na jaře. Páření i pouze v jednom z těchto období je dostatečné pro zdárný vývoj vajíček, jež jsou kladena na jaře (Buřič et al. 2013). Kladení vajíček na jaře představuje konkurenční výhodu nad rakem signálním a evropskými raky inkubujícími vajíčka přes zimní období (Lewis et al. 2002, Skurdal & Taugøl 2002), neboť toto může být doprovázeno ztrátami snůšky, např. kvůli zaplísnění (Kouba et al. 2010). Významnou výhodou raka pruhovaného může být schopnost fakultativní partenogeneze u samic vyskytujících se na lokalitách s absencí samců (např. sekundární introdukce pouze malého počtu jedinců nebo invazní fronta, kde je početnost přirozeně malá; Buřič et al. 2011). Rak pruhovaný preferuje teplejší pomalu proudící vody s vrstvou sedimentů, do kterých se může i zahrabávat (Holdich et al. 2006, Petrusek et al. 2006). Zahrabáváním způsobuje částečnou erozi dna a okolních břehů (Statzner et al. 2000, Albertson & Daniels 2018). Na vysychajících lokalitách dokáže přežít až několik týdnů (Holdich et al. 2006).

## 3.6. Rak signální *Pacifastacus leniusculus*

### 3.6.1. Rozšíření v Evropě

Rak signální je severoamerický druh raka s původním areálem výskytu mezi Tichým oceánem a Skalistými horami (státy Idaho, Oregon, Washington a Britská Kolumbie) (Taylor et al. 2007). Kromě USA byl druh introdukován i do Evropy a Japonska (Hiruta 1996, Souty-Grosset et al. 2006).

V roce 1959 byl rak signální poprvé dovezen do Evropy. Jednalo se přibližně o 60 jedinců vysazených ve Švédsku. Toto jedinci pocházeli z povodí kalifornských řek Natoma River, American River a Sacramento River (Svärdson 1995). Raci byli vypuštěni v rámci pokusu o nahrazení mizejících populací raků říčních, které zde byly od roku 1907 decimovány račím morem (Štambergová et al. 2009). Důvodem tohoto počínu byla skutečnost, že rak signální je svými ekologickými nároky a gastronomickým využitím

podobný raku říčnímu (Kozák et al. 2015). Po tomto úspěšném vysazení na území Švédska následovaly další introdukce.

Díky unikům z chovných zařízení a následnému samovolnému šíření se rak signální dostal do Rakouska, Belgie, České republiky, Dánska, Anglie, Finska, Francie, Německa, Řecka, Maďarska, Itálie, Kaliningradu (Rusko), Lotyšska, Litvy, Lucemburska, Nizozemska, Polska, Portugalska, Skotska, Slovenska, Španělska, Švýcarska a Walesu (Holdich et al. 2009). Déle byl zaznamenán v Norsku (Johnsen et al. 2007), Estonsku (Paaver & Hurt 2009), Chorvatsku (Maguire et al. 2008, Dragičević et al. 2020), Rusku (Schletterer et al. 2012) a ostrově Malta (Deidun et al. 2018).

### **3.6.2. Rozšíření v České republice**

Raci signální k nám byli dovezeni kvůli gastronomickému využití v roce 1980 ze Švédska. Dovezeno bylo celkem 1000 rácat o velikostech 12–15 mm. Byli vysazeni do rybníku Spustík u Křižanova na Vysočině (400 kusů), rybníku u Čáslavice na Třebíčsku (300 kusů), rybníku Skříňka u Velké Bíteše (150 kusů) a do odstaveného ramene řeky Jihlavy u Ivančic v Jihomoravském kraji. Pouze u rybníku Spustík a rybníku u Čáslavic byla introdukce raků úspěšná a odtud byly raci signální dál rozšiřováni (Štambergová et al. 2009, Kozák et al. 2015).

Na Vysočině byl podle Nálezové databáze AOPK zaznamenán v povodí řeky Sázavy na rybníku Cihelna ve městě Humpolec a na dvou lokalitách ve Žďáře nad Sázavou. Jedná se o potok Staviště a Konventský rybník. Déle byl zaznamenán v rybníce Čihadlo na Ochozském potoce u obce Polná. Nejvíce záznamů z Vysočiny o výskytu raka signálního pochází z oblasti Velkomeziříčska z povodí řeky Oslavy (Jurek 2014, Riebel 2020). V povodí Jihlavy se na Vysočině vyskytuje v Novém rybníce u Čáslavic (Policar & Kozák 2000). V povodí Svratky se na Vysočině vyskytuje v úseku Svratky protékající obcí Svratka, rybníce Olešnička v obci Olešnička, areálu pstruhařství v Ujčově a Kasanském rybníce v obci Kasany (Jurek 2014, Kozák et al. 2015). Nejjižněji byl na Vysočině zaznamenán v Neuheuserově rybníku u obce Chvalatice (Policar & Kozák 2000).

V Ústeckém kraji byl podle Nálezové databáze AOPK zaznamenán v Oseckém rybníce u obce Osek spadajícím pod povodí Ohře. V Plzeňském kraji byl zaznamenán na 5 lokalitách. Zaznamenán byl na řece Mže v povodí Berounky a čtyřech potocích v povodí Dunaje – Černý potok u Necmanic, potok Kouba, Chalupský a Liščí potok. Na potoce Kouba se šíří protiproudově z Německa na Chalupský a Liščí potok ležící na jeho toku.

V Jihočeském kraji byl podle Nálezové databáze AOPK zaznamenán na 7 lokalitách spadajících pod povodí horní Vltavy. Jedná se o Křesánovský potok a přilehlou řeku Volyňku u Vimperka, řeku Blanici u Vodňan, horní tok řeky Malše, Koštěnický potok u obce Nový Vojířov, řeku Dračici a rybník Osika na toku Dračice. Populace z horního toku Malše pocházejí nejspíše z Rakouska. V Jihočeském kraji byl vysazen v roce 1990 na rybníky pod obcí Lomy u Kunžaku a naposled zde byl potvrzen v roce 2002 (Štambergová et al. 2009).

V Pardubickém kraji byl podle Nálezové databáze AOPK zaznamenán na dvou lokalitách v povodí Horního Labe. Jedná se o řeku Divokou Orlici a Mlýnský potok ve městě Žamberk. Na jihu Pardubického kraje byl v povodí řeky Svratky zaznamenán na Kmotrovském rybníce u obce Jedlová a potoku Křetínka u obce Stašov.

V Jihomoravském kraji byl zaznamenán v povodí řeky Svratky u obce Doubravník, na potoce Chrastová u obce Rašov a na potoce Bobrava u Brna. Ve Zlínském kraji byl rak signální v roce 1988 vysazen do rybníka Lubná u obce Lubná u Kroměříže (Polícar & Kozák 2000, Štambergová et al. 2009).

### **3.6.3. Invazní potenciál raka signálního**

Hlavní konkurenční výhodou raka signálního je stejně jako u ostatních severoamerických raků schopnost přenosu račího moru (Alderman et al. 1990, Martín-Torrijos et al. 2019). Kromě toho bylo u chorvatské populace raků signálních z řeky Korana zaznamenáno nové onemocnění způsobující nekrózu hepatopankreatu, přičemž toto onemocnění bylo nalezeno v malé míře také u raka bahenního (Bekavac et al. 2022). Jedná se o velký druh raka, jehož samice dorůstají kolem 12 cm a samci až 16 cm (Holdich et al. 2006).

V Evropě má rak signální podobné nároky na prostředí jako rak říční (Westman & Pursiainen 1984), kterému se podobá také svojí dlouhověkostí (Holdich et al. 2006). Vyhýbá se vodám s pH pod 6,5 (Svobodová 1987). Přežívá ve vodách dosahujících teplot až kolem 30 °C (Becker et al. 1975). Zvyšování teploty vody navozuje rakům signálním vyšší potravní aktivitu s vrcholem okolo 24 °C (Valido et al. 2021). Rak signální je aktivní ve dne i v noci (Lozan 2000), což ho ve vztahu k získávání eventuelně omezených zdrojů potravy zvyhodňuje nad výhradně nočními evropskými druhy raků (nutným předpokladem je však absence velkých vizuálních rybích predátorů; Hamrin 1987).

Kromě negativního působení na původní evropské raky byla u raka signálního zaznamenána také predace na evropských druhích mlžů (Meira et al. 2019, Dobler & Geist 2022). Meira et al. (2019) v laboratorním a terénním experimentu zkoumali dopad nepůvodního raka signálního a raka červeného na nepůvodního mlže korbikulu asijskou *Corbicula fluminea* (Müller, 1774) a tři původní portugalské mlže – škebli říční *Anodonta anatina* (Linnaeus, 1758), *Potomida littoralis* (Cuvier, 1798) a velevruba *Unio delphinus* (Spengler, 1793). Oba druhy raků predovaly všechny původní druhy mlžů, ale žádný z raků nepredoval nepůvodní korbikulu asijskou. Dobler & Geist (2022) v podobném experimentu srovnávali dopad nepůvodního raka signálního a původního raka říčního na nepůvodní druh mlže škeblici asijskou *Sinanodonta woodiana* (Lea, 1834) a tři původní druhy mlžů – škebli říční, škebli rybničnou *Anodonta cygnea* (Linnaeus, 1758) a velevruba malířského *Unio pictorum* (Linnaeus, 1758). Predační tlak na mlže byl větší u raka signálního než u raka říčního a bez ohledu na druh raka byly nejvíce predovány původní druhy mlžů. Nejvíce predovaným druhem mlže byl velevrub malířský, přičemž důležitější roli hrál tvar lastury než tloušťka její stěny (Dobler & Geist 2022).

### 3.7. Důvody pro zhodnocení predace raka mramorovaného koljuškou tříostnou

Záminkou pro výzkum, zda koljuška tříostná preduje raky, byl nález sympatrické populace koljušky tříostné a raka mramorovaného v Maďarsku (Veselý et al. 2021). Konkrétně se jednalo o přítok potoka Barát na severu Budapeště (47°36'32.8"N 19°03'42.5"E; Obrázek č. 4).



**Obrázek č. 4:** Lokalita sympatrického výskytu raka mramorovaného a koljušky tříostné na přítoku potoka Barát na severu Budapeště. Horní (1) a spodní část (2) přítoku potoka Barát (Veselý et al. 2021).

Kromě raka mramorovaného zde byl zaznamenán také nepůvodní rak pruhovaný a rak červený. Rak mramorovaný společně s rakem pruhovaným dominovali v horní a spodní části přítoku, zatímco rak červený byl zaznamenán pouze ve spodní části. Koljuška tříostná byla přítomná v obou částech přítoku. Kromě koljušky se v horní části přítoku vyskytovala i gambusie Holbrookova.

Rak mramorovaný a rak pruhovaný se ve spodní části přítoku živil převážně detritem, řasami a makrofyty. Rak červený se živil řasami, koljuškami, gambusiiemi a v malé míře i ostatními raky, zoobentosem a detritem. Složení potravy raka mramorovaného a pruhovaného se v horní části přítoku překrývalo a bylo pestřejší než ve spodní části přítoku, kde byl přítomný rak červený (Veselý et al. 2021). Koljuška je na

přítoku potoka Barát vrcholným predátorem (Veselý et al. 2021) a podle dostupné literatury se jedná o oportunistického predátora živícího se širokým spektrem vodních bezobratlých (Blegvad 1917, Rösch et al. 2018, Bretzel et al. 2021). O predaci přinejmenším ráčat lze uvažovat, avšak tato skutečnost zdá se být nedostatečně podchycena v existující literatuře.

Koljuška tříostná, rak mramorovaný a rak pruhovaný se také již vyskytují v České republice a výskyt dalších lze očekávat (především raka červeného; Musil et al. 2010, Kozák et al. 2015, Patoka et al. 2016). Výskyt koljušky tříostné se překrývá s výskytem raka pruhovaného například na řece Ohři (Musil et al. 2010, Kouba et al. 2014). Pro mou práci byl primárním modelovým račím druhem rak mramorovaný. Ten se v České republice rozšiřuje hlavně díky nezodpovědným chovatelům, kteří jej vypouštějí do volné přírody. Za zmínku stojí například nedávný nález velké populace raka mramorovaného čítající až 400 jedinců v pražském rybníku v Dolních Chabrech, který je odtokem napojený na Vltavu (Görner 2021).

## 4. Metodika

### 4.1. Experimentální organismy

#### 4.1.1. Rybí predátor

Dospělé koljušky tříostné *Gasterosteus aculeatus* pocházely z rybníčku pod Homolí u obce Bavorov (GPS: 49°07'34.9"N, 14°03'48.0"E) znázorněném pod číslem 41 v Příloze č. 1. Do experimentu byly zvoleny koljušky stejné velikosti v rozpětí 40–50 mm standardní délky těla (průměr ± směrodatná odchylka = 44,5±0,3 mm). Vzhledem ke složité determinaci pohlaví mimo reprodukční období byli samci a samice využity v pokusech náhodně, ne všechny ryby byly totiž v umělých podmínkách připravené ke tření.

#### 4.1.2. Račí kořist

V experimentu byly použity tři druhy nepůvodních raků. Jednalo se o raka mramorovaného *Procambarus virginalis*, raka pruhovaného *Faxonius limosus* a raka signálního *Pacifastacus leniusculus*. Raci mramorovaní pocházeli z laboratorního chovu Fakulty rybářství a ochrany vod, Experimentálního rybochovného pracoviště a pokusnictví ve Vodňanech. Raci pruhovaní pocházeli z populací původně odchycených v jarním období z Vltavy v Českých Budějovicích (GPS: 48°58'35.4"N, 14°28'01.5"E), stejně jako raci signální pocházející z Křesánovského potoka u Vimperka (GPS: 49°03'33.4"N, 13°45'36.7"E). K líhnutím jejich ráčat došlo již v laboratorních podmínkách a ráčata tak byla vůči potenciálním rybím predátorům naivní.

### 4.2. Experimentální podmínky

Experiment probíhal od konce června do konce července 2021 na Fakultě rybářství a ochrany vod v Experimentálním rybochovném pracovišti a pokusnictví ve Vodňanech (GPS: 49°09'15.0"N, 14°10'09.0"E). Teplota odstáté vody byla po celou dobu držena na úrovni 20 °C, obsah ve vodě rozpuštěného kyslíku byl  $\geq 8 \text{ mg.l}^{-1}$ . Hodnota pH se pohybovala na neutrální úrovni kolem 7,2. Samotný experiment včetně aklimatizace organismů v arénách probíhala za mírného světla nastaveného na 500 lux.

Jako experimentální arény byly použity neprůhledné plastové desetilitrové kbelíky (Obrázek č. 5) naplněné 7 l vody. Z důvodu simulace litorálního prostředí byla do každé arény umístěna umělá rostlina. Umělá „rostlina“ byla vyrobena ze zelené plastové síťoviny zatížené kamenem fixovaným plastovou stahovací páskou.



**Obrázek č. 5:** Aréna použitá během experimentů. V pravé části obrázku můžeme vidět umělou „rostlinu“ simulující litorální prostředí. Foto M. Riebel, 2021.

### **4.3. Experimentální design**

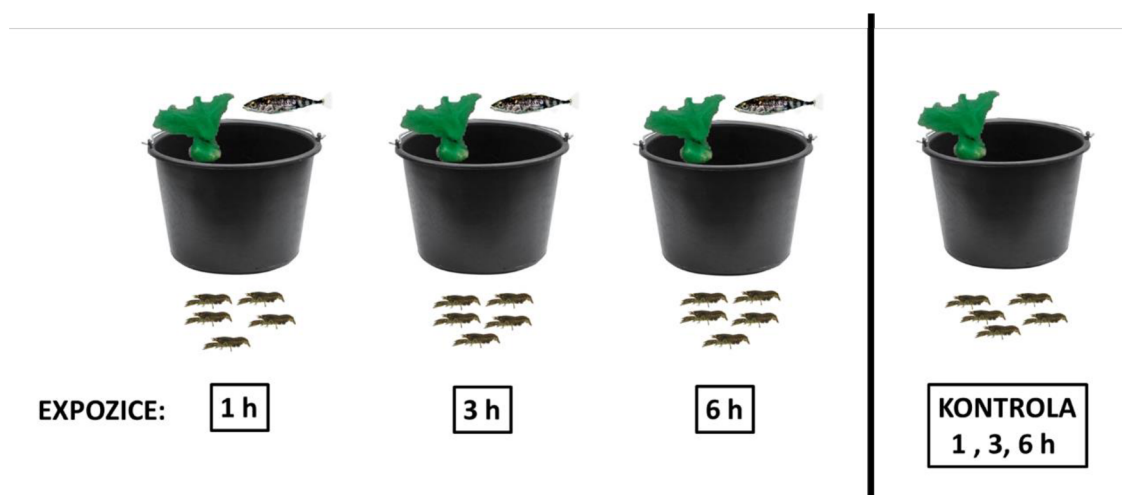
#### **4.3.1. Experiment I: Vliv času na predaci raků koljuškou**

Koljušky umístěné v akváriích nebyly před nasazením do arén po dobu 24 hodin krmeny kvůli dosažení porovnatelné úrovně vyhladovění (Söderbäck 1994). Po vyhladovění byly z akvárií přemístěny do arén, ve kterých byly ještě 30 minut před nasazením raků aklimatizovány.

Testováno bylo 9 experimentálních skupin. Jednalo se o tři základní skupiny, kde byla ráčata jednotlivých druhů raků exponována koljušce, a to po dobu jedné, tří a šesti hodin. Pro podchycení případné přirozené mortality kořisti byla testována pro všechny časy vždy kontrolní skupina bez přítomnosti predátora. Bylo použito vždy pět kusů rácat



příslušného druhu na arénu (Obrázek č. 6). Průměrná hmotnost ráčat použitých během prvního experimentu byla 11,3 mg u raka mramorovaného, 12,5 mg u raka pruhovaného a 22,4 mg u raka signálního. Všechny experimentální organismy byly v pokusu použity pouze jednou. U raka mramorovaného byly vždy pro jednotlivé časové expozice provedeny vždy 3 kontroly a 30 opakování, u raka pruhovaného 2 kontroly a 17 opakování, u raka signálního 2 kontroly a 13 opakování.



**Obrázek č. 6:** Design experimentu hodnotícího úroveň predace koljušky tříostné na ráčatech jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) během jednohodinové, tříhodinové a šestihodinové expozice. V „exponovaných“ skupinách bylo umístěno pět ráčat jednoho druhu raka sloužící jako potrava a jedna koljuška jako jejich uvažovaný predátor. V kontrolní skupině bylo umístěno pouze pět ráčat jednoho druhu raka bez rybího predátora.

Po uplynutí příslušné časové expozice došlo k určení absolutních počtů sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých (tj. bez zjevných známek fyzického poškození predátorem) ráčat. Určení absolutních počtů bylo založeno a upraveno dle metodiky Veselého et al. (2019). Po každém experimentu došlo k propláchnutí experimentálních arén horkou vodou z důvodu eliminace dalších vlivů (zbytky nečistot, pachy a jiné). Arény a jejich skupinové přiřazení byly umístovány v pokusné místnosti náhodně. Každá aréna při každém dalším opakování byla umístěna v místnosti zcela náhodně tak, aby došlo k eliminaci případných nesledovaných vnějších vlivů.

### **4.3.2. Experiment II: Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou**

Stejně jako v předchozím experimentu byly koljušky v akváriích před nasazením do arén vyhladověny po dobu 24 hodin (Söderbäck 1994). Po vyhladovění byly z akvárií přemístěny do arén, ve kterých byly 30 minut před nasazením raků aklimatizovány. Druhý experiment byl pro jednoduchost a realizovatelnost proveden pouze u raka mramorovaného, resp. zhodnocení predace koljuškou na jeho tři velikostní kategorie. Těmi byli jedinci „malí“ (20–80 mg), „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg). Bylo použito vždy pět kusů ráčat příslušné velikostní kategorie na arénu. Ke každé velikostní kategorii byla opět přidělena kontrolní skupina bez přítomnosti predátora. Všechny experimentální organismy byly použity pouze jednou. U raka mramorovaného byly vždy pro každou velikostní kategorii provedeny 3 kontroly a 30 opakování.

Po uplynutí arbitrárně zvolené časové expozice tří hodin byl určen absolutní počet sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých ráčat. Určení absolutních počtů bylo založeno a upraveno dle metodiky Veselého et al. (2019). Po každém experimentu došlo k propláchnutí experimentálních arén horkou vodou z důvodu eliminace dalších vlivů (zbytky nečistot). Každá aréna při každém dalším opakování byla umístěna v místnosti zcela náhodně tak, aby došlo k eliminaci případných nesledovaných vnějších vlivů.

## **4.4. Analýza dat**

Statistické vyhodnocení probíhalo v programu R (CRAN, version 4.1.1). Generalizované lineární modely (Generalized linear models – GLM) a generalizované lineární modely smíšených hodnot (Generalized linear mixed models – GLMM) s předpokládaným binomickým rozdělením (použita logistická sponová funkce) byly použity k testování vlivu „druhu raka“ a „času stráveného s koljuškou“ jakož i jejich vzájemné interakce na pravděpodobnost zaznamenání počtů sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých raků. Další proměnné jako „délka ryby“ a „datum experimentu“ byly vycentrovány a použity jako faktory s náhodným účinkem. Účinek vysvětlujících (nezávislých) proměnných a jejich interakce byly testovány pomocí testu poměru pravděpodobnosti (Likelihood-ratio test). Velký rozptyl modelů byl určen jako nevýznamný nebo marginální ( $p \geq 0,05$ ), nebylo tak potřeba model upravovat s náhodnou proměnnou na úrovni individuálních pozorování.

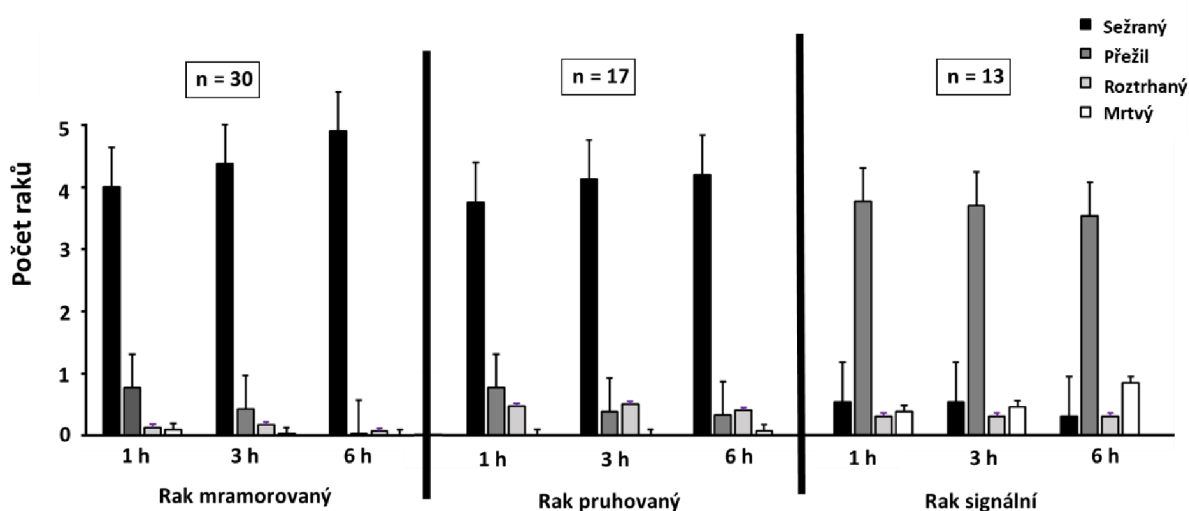
Vliv „expozice“ a čtyři výše uvedené interakce s koljuškou byly testovány jednotlivě pro každý druh pomocí stejného souboru dat. Model GLM byl nahrazen modelem GLMM, pokud bylo pomocí modelu GLMM zjištěno signifikantní zlepšení modelu ( $p < 0,05$ ). V případech s GLM s velkou disperzí (parametry disperze byly větší než 1) byla použita metoda quasi-likelihood. Velká disperze u modelů GLMM byla podobně určena jako nesignifikantní nebo marginální ( $p \geq 0,05$ ).

Data druhého experimentu zaměřeného na predaci tří velikostních kategorií raka mramorovaného byla analyzována GLM modelem podobným způsobem – byl testován efekt „velikosti raka“. Signifikantní zlepšení modelu za použití GLMM s faktorem náhodného efektu „data experimentu“ nebylo dosaženo ( $p > 0,05$ ), což bylo očekávatelné vzhledem ke krátkému časovému rozpětí experimentu (realizován ve třech dnech). Během analýzy těchto dat byla zjištěna nedostatečná disperze ve třech ze čtyř interakcí („sežraný“, „přežil“ a „roztrhaný“), proto byla využita quasi-likelihood metoda.

## 5. Výsledky

### 5.1. Experiment I: Vliv času na predaci raků koljuškou

Všichni raci v kontrolních skupinách bez přítomnosti koljušky přežili, tudíž lze tvrdit, že nedošlo během experimentu k úmrtím raků způsobenému jinými vnějšími vlivy než predátorem (pozorované hodnoty tedy nebylo nutné korigovat). Predace byla pozorována u všech tří druhů raků. Vliv času a průměrný počet jednotlivých druhů raků sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých během tří časových expozic koljušce je zaznamenán v souhrnném grafu pro jednotlivé druhy raků (Obrázek č. 7).



**Obrázek č. 7:** Vliv času na predaci jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou. Průměrné počty sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých ráčat jednotlivých druhů raků s expozicí po jedné, třech a šesti hodinách. Do každé jednotlivé arény bylo nasazeno vždy pět ráčat pro jednohodinovou, tříhodinovou a šestihodinovou expozici predátorovi. Chybové úsečky představují směrodatné odchylky v jednotlivých skupinách a  $n$  je počet nezávislých opakování.

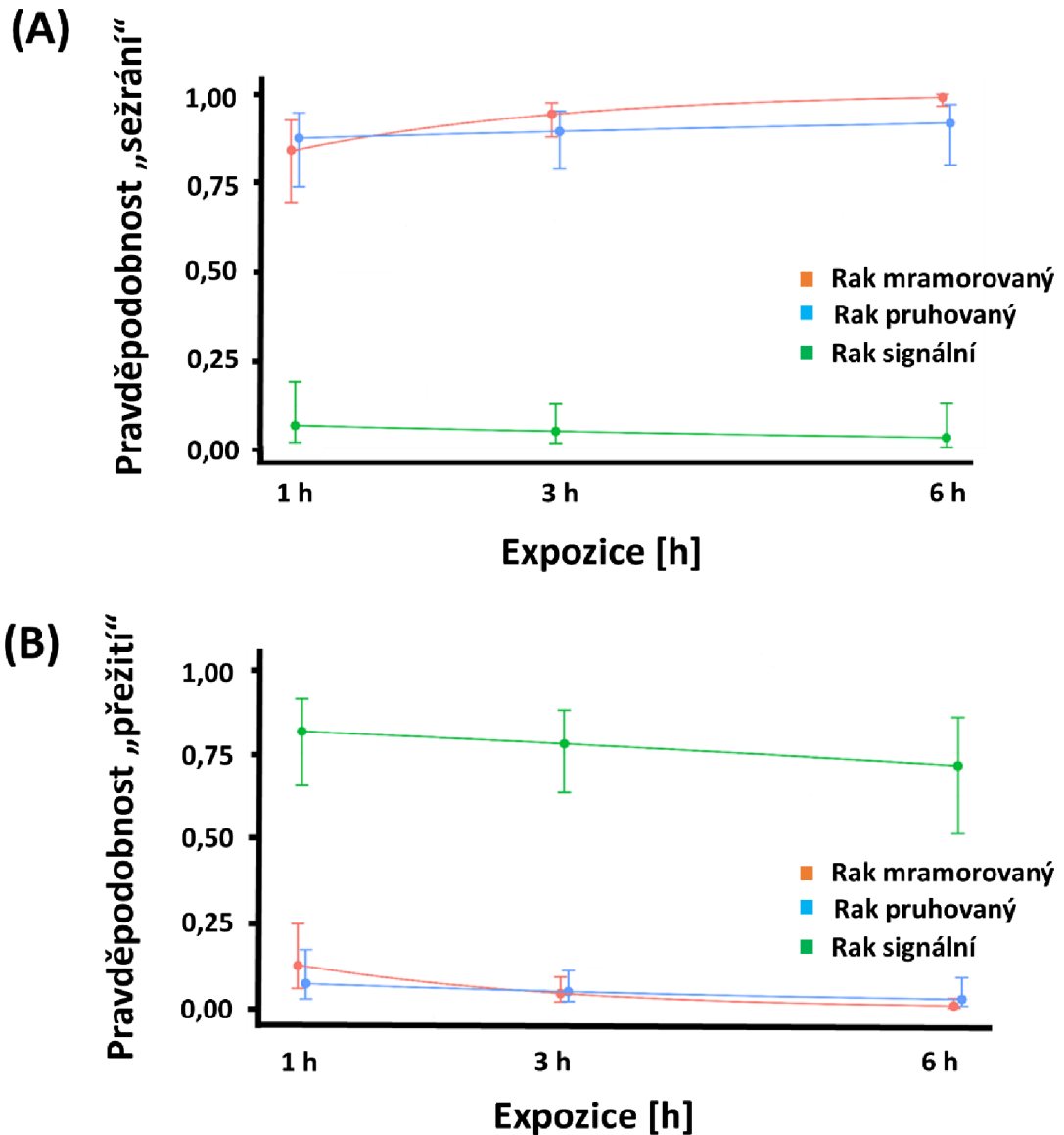
Nejméně odolní vůči predaci byli raci mramorovaní a raci pruhovaní a rozdíly mezi těmito druhy nebyly signifikantní ( $p > 0,05$  podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 8). Pravděpodobnost úmrtí se u raka mramorovaného výrazně snížila, stejně jako pravděpodobnost přežití vzrostla ( $p < 0,05$  podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 8), zatímco u raka pruhovaného a podobně i raka signálního tento vztah nebyl signifikantní ( $p > 0,05$  podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 8). Raci

mramorovaní měli signifikantně nižší míru roztrhání v porovnání s rakem signálním a rakem pruhovaným ( $p < 0,05$  podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 9).

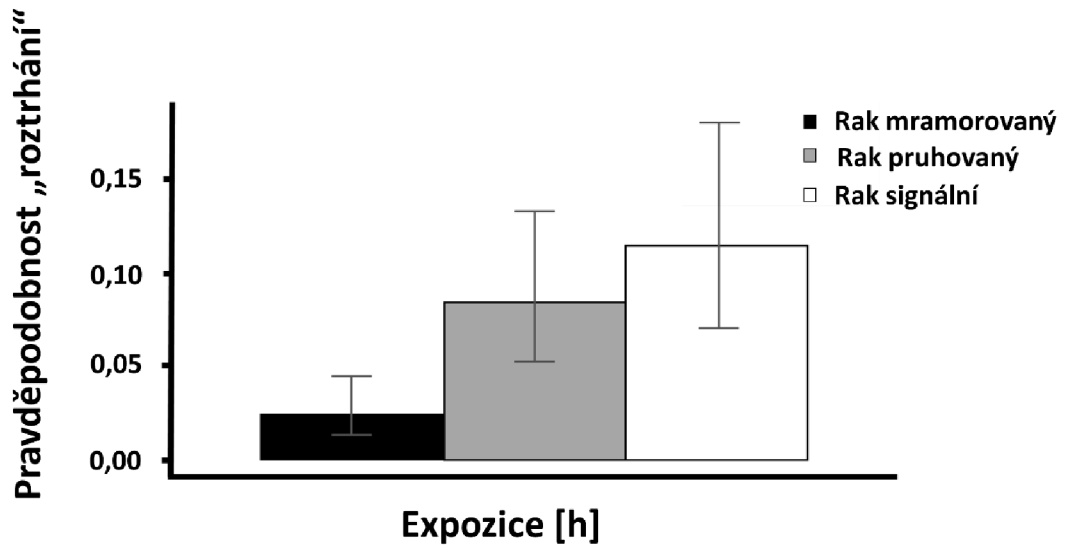
Délka expozice raků koljušce neměla na predaci vliv, byl zaznamenán nesignifikantní trend růstu a koljušky sežraly většinu raků již během první hodiny. Mezi všemi druhy raků byly zjištěny signifikantní rozdíly u všech čtyř interakcí s koljuškou – pravděpodobnost sežrání, přežití, roztrhání a úmrtí ( $p < 0,001$ ; Tabulka č. 2). Nejvyšší odolnost proti predaci vykazovala ráčata raka signálního, přičemž trend se v průběhu šesti hodin výrazně nelišil ( $p < 0,05$  podle 95 %; Obrázek č. 8). Míra úmrtnosti související s roztrháním nebo úmrtím byla u raka signálního výrazně vyšší v porovnání s rakem mramorovaným (podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 9, Obrázek č. 10). Spolu s nesignifikantně klesající pravděpodobností úmrtí u raka mramorovaného ( $p > 0,05$  podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 10) nebylo zaznamenáno úmrtí raka mramorovaného během šestihodinové expozice. Proto se také předpokládá predace spíše u raka mramorovaného než u raka pruhovaného.

**Tabulka č. 2:** Výsledky statistického testu provedeného pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM). Čas byl použit jako faktor s náhodným efektem. Signifikantní efekt vysvětlujících proměnných ( $p < 0,05$ ) je zvýrazněn tučně. Koljušce tříostné bylo vystaveno vždy pět rácat raka mramorovaného, raka pruhovaného a raka signálního po dobu jedné, tří a šesti hodin.

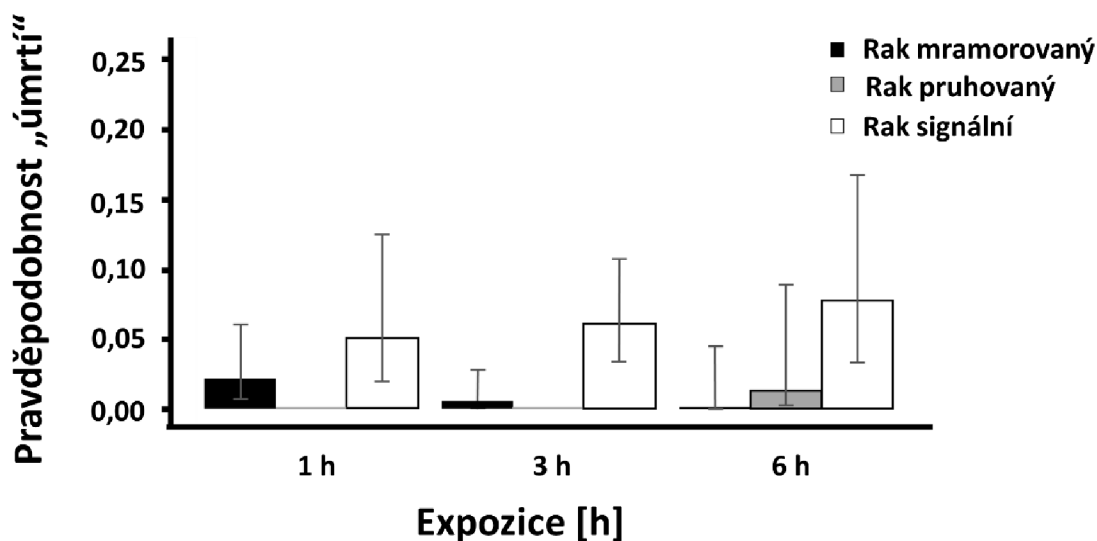
Interakce	Vysvětlující proměnné		
	Druh raka	Expozice	Druh raka * Expozice
Sežraný	$\chi^2_2 = 72,31; p < 0,001$	$\chi^2_1 = 12,09; p < 0,001$	$\chi^2_2 = 15,68; p < 0,001$
Přežil	$\chi^2_2 = 61,75; p < 0,001$	$\chi^2_1 = 14,57; p < 0,001$	$\chi^2_2 = 8,00; p = 0,018$
Roztrhaný	$\chi^2_2 = 14,45; p < 0,001$	$\chi^2_1 = 0,01; p = 0,92$	$\chi^2_2 = 2,34; p = 0,31$
Mrtvý	$\chi^2_2 = 16,04; p < 0,001$	$\chi^2_1 = 0,0014; p = 0,97$	$\chi^2_2 = 6,74; p = 0,03$



**Obrázek č. 8:** (A) Pravděpodobnost sežrání, (B) pravděpodobnost přežití jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm během expozice po jedné, třech a šesti hodinách. Jedné koljušce bylo vystaveno vždy pět ráčat jednoho druhu raka. Tečky představují odhadované pravděpodobnosti proložené logistickou regresí pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM) a chybové úsečky představují 95 % intervaly spolehlivosti. Překrytí dolních a horních 95 % intervalů spolehlivosti ukazuje nesignifikantní rozdíly mezi jednotlivými odhady ( $p > 0,05$ ).



**Obrázek č. 9:** Pravděpodobnost roztrhání jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm. Jedná se o integrovaná data přes všechny doby expozice (po jedné, třech a šesti hodinách) kvůli nesignifikantnímu vlivu času na predaci. Jedné koljušce bylo vystaveno vždy pět ráčat jednoho druhu raka. Sloupce představují odhadované pravděpodobnosti proložené logistickou regresí pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM) a chybové úsečky představují 95 % intervaly spolehlivosti. Překrytí dolních a horních 95 % intervalů spolehlivosti ukazuje nesignifikantní rozdíly mezi jednotlivými odhady ( $p > 0,05$ ).

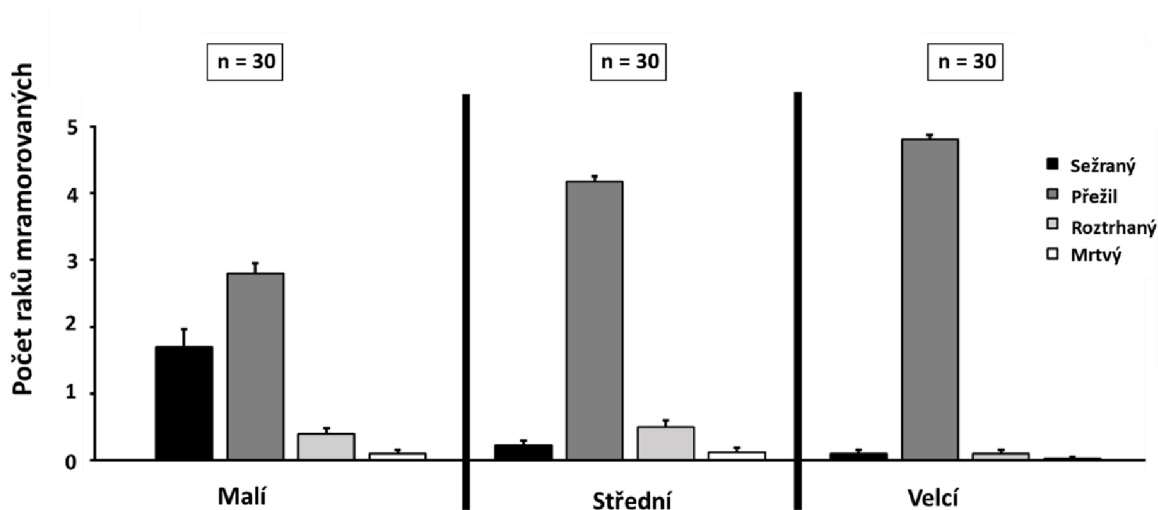


**Obrázek č. 10:** Pravděpodobnost úmrtí jednotlivých druhů raků (rak mramorovaný, rak pruhovaný a rak signální) koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm během expozice po jedné, třech a šesti hodinách. Pod pojmem „úmrťí“ se rozumí zabití raka bez zjevných známek poškození. Jedné koljušce bylo vystaveno vždy pět ráčat jednoho druhu raka. Sloupce představují odhadované pravděpodobnosti proložené logistickou regresí pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM) a chybové úsečky představují 95 % intervaly spolehlivosti. Překrytí dolních a horních 95 % intervalů spolehlivosti ukazuje nesignifikantní rozdíly mezi jednotlivými odhady ( $p > 0,05$ ).

## 5.2. Experiment II: Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou

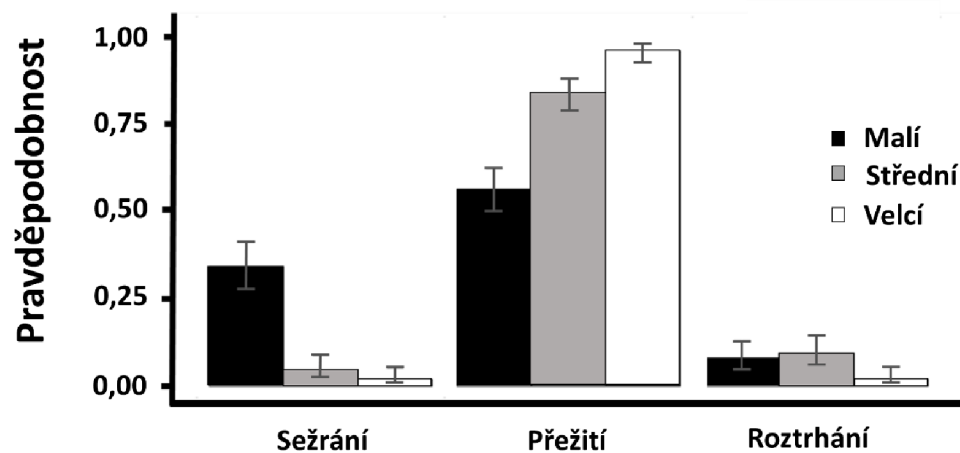
Predace byla pozorována u všech velikostních kategorií raka mramorovaného. Všichni raci v kontrolních skupinách druhého experimentu přežili, tudíž nedošlo během experimentu k úmrtím raků způsobenému jinými vnějšími vlivy než predátorem. Průměrné počty raků mramorovaných sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých ve třech kategoriích (malí, střední a velcí) během tříhodinové časové expozice koljušce jsou zaznamenány v grafu (Obrázek č. 11).





**Obrázek č. 11:** Vliv velikosti raka mramorovaného na predaci koljuškou tříostnou. Průměrné počty sežraných, přeživších, roztrhaných a mrtvých ráčat raka mramorovaného během expozice po třech hodinách. K jedné koljušce bylo nasazeno vždy pět ráčat jedné velikostní kategorie – „malí“ (20–80 mg), „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg). Chybové úsečky představují směrodatné odchylky v jednotlivých skupinách a  $n$  je počet nezávislých opakování.

Signifikantní zvýšená pravděpodobnost sežrání byla zaznamenána u raků mramorovaných kategorie „malí“ v porovnání s kategoriemi „střední“ a „velcí“ ( $p < 0,05$ ; Tabulka č. 3, Obrázek č. 12). Rozdíl mezi sežranými raky kategorie „střední“ a „velcí“ nebyl signifikantní (podle 95 % intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 12). Naopak mezi všemi velikostními kategoriemi byly výrazně rozdílné pravděpodobnosti přežití ( $p < 0,05$  podle 95% intervalu spolehlivosti; Tabulka č. 3, Obrázek č. 12) s nejvyšší pravděpodobností přežití u kategorie „velcí“ a nejnižší u kategorie „malí“ (Obrázek č. 12). Nebyly detekovány signifikantní rozdíly mezi kategorií „střední“ a „malí“, odlišná byla pouze kategorie „velcí“ ( $p > 0,05$  podle 95% intervalu spolehlivosti; Obrázek č. 12). Nebyl zjištěn signifikantní vliv velikosti raka na pravděpodobnost úmrtí ( $p > 0,05$ ; Tabulka č. 3).



**Obrázek č. 12:** Pravděpodobnost sežrání, přežití a roztrhání raka mramorovaného tří velikostních kategorií během tříhodinové expozice s koljuškou tříostnou o standardní délce 40–50 mm. Jedné koljušce bylo vystaveno vždy pět ráčat jedné velikostní kategorie – „malí“ (20–80 mg), „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg). Sloupce představují odhadované pravděpodobnosti proložené logistickou regresí pomocí generalizovaného lineárního modelu smíšených hodnot (GLMM) a chybové úsečky představují 95 % intervaly spolehlivosti. Překrytí dolních a horních 95 % intervalů spolehlivosti ukazuje nesignifikantní rozdíly mezi jednotlivými odhady ( $p > 0,05$ ).

**Tabulka č. 3:** Výsledky statistického testu provedeného pomocí generalizovaného lineárního modelu (GLM). Koljušce tříostné bylo vystaveno vždy pět ráčat raka mramorovaného jedné velikostní kategorie – „malí“ (20–80 mg), „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg). Signifikantní efekt vysvětlujících proměnných ( $p < 0,05$ ) je zvýrazněn tučně.

Interakce	Vysvětlující proměnné
	Velikost raka
Sežraný	<b><math>F_{2,86} = 67,20; p &lt; 0,001</math></b>
Přežil	<b><math>F_{2,86} = 62,35; p &lt; 0,001</math></b>
Roztrhaný	<b><math>F_{2,86} = 5,97; p = 0,004</math></b>
Mrtvý	$\chi^2_2 = 2,04; p = 0,36$

## 6. Diskuze

Díky realizovaným experimentům se podařilo prokázat, že koljuška tříostná je schopna predovat ráčata. Během prvního experimentu jsem kromě ráčat raka mramorovaného testoval také predaci koljuškou na raku pruhovaném a raku signálním. Důvodem byla dostupnost těchto druhů pro pokusné účely, což mi umožnilo srovnání úrovně predace hned u několika nepůvodních druhů. Potvrdila se tak první moje hypotéza, že koljuška dokáže predovat ráčata všech testovaných druhů raků. Během experimentů nebyla pozorována mortalita v kontrolních skupinách, tj. bez přítomnosti predátora – koljušky, takže lze vyloučit úmrtí ráčat způsobené jinými vnějšími vlivy (například onemocnění, kanibalismus) než predátorem. O predaci přinejmenším na ráčatech bylo sice možné uvažovat, avšak tato skutečnost prozatím nebyla dostatečně podchycena v existující literatuře. Například v maďarském potoce Barát u Budapeště byla koljuška tříostná zaznamenána společně s rakem mramorovaným, rakem pruhovaným a rakem červeným a podle Veselého et al. (2021) zde koljuška představovala vrcholového predátora. Z dostupné literatury je koljuška zdatný oportunistický predátor s širokým spektrem potravy od vodních bezobratlých (perloočky, klanonožci, stejnonožci, kroužkovci, hmyzí larvy a okřídlený hmyz z hladiny) po jikry a plůdek ryb (Blegvad 1917, Niksirat et al. 2010, Rösch et al. 2018, Bretzel et al. 2021). Z větších druhů korýšů, kteří by velikostně odpovídali mnou testovaným ráčatům, loví například blešivce (Niksirat et al. 2010, Kotta et al. 2010) nebo berušky vodní *Asellus aquaticus* (Linnaeus, 1758) (Lürig et al. 2019).

Ze tří testovaných druhů raků byla nejvyšší pravděpodobnost sežrání zaznamenána u raka mramorovaného a nejnižší u raka signálního. Rak mramorovaný měl v porovnání s rakem pruhovaným a rakem signálním nejnižší pravděpodobnost přežívání. Nejvyšší pravděpodobnost přežívání byla zaznamenána u raka signálního. Rak mramorovaný měl v porovnání s ostatními druhy raků nejnižší pravděpodobnost roztrhání – obvykle byl totiž zcela zkonsumován. Nejvyšší pravděpodobnost roztrhání a úmrtí byla zaznamenána u raka signálního. Tyto výsledky patrně vycházejí ze vztahu velikosti a hmotnosti koljušky a její kořisti (jednotlivých druhů raků). Koljuška je malá ryba s drobným ústním otvorem, která obvykle dorůstá 3–8 cm (Scott & Crosman 1973). Během experimentů byly použity koljušky se standardní délkou těla 4–5 cm. Průměrná hmotnost mnou testovaných ráčat byla 11,3 mg u raka mramorovaného, 12,5 mg u raka pruhovaného a 22,4 mg u raka signálního. Hmotnost 11,3 mg u raka mramorovaného odpovídá podle

Tresnakove et al. (2022) hmotnosti raka mramorovaného během pátého vývojového stádia, přičemž ráčata v tomto stádiu dorůstají celkové délky těla (měřené od rostra po špičku telsonu) 7,8 mm (Vogt et al. 2004). Testovaná ráčata raků pruhovaných byla čerstvě osamostatněná, tedy ve třetím vývojovém stádiu (Kawai & Kouba 2022). Podle Kanty (2007) ráčata raka signálního v tomto stádiu váží  $11,8 \pm 1,3$  mg a měří 8,3 mm. Mnou testovaná ráčata raků signálních byla ve druhém vývojovém stádiu a vážila 22,4 mg, což odpovídá hodnotám z jiných, dříve realizovaných studií. Například Kouba et al. (2021) uvádějí hmotnost  $21,3 \pm 1,7$  mg, Kanta (2007) pak hmotnost 29 mg a délku 12 mm. Rak signální byl tedy v rámci mnou testovaných druhů raků skoro dvakrát větší než ráčata raka mramorovaného a raka pruhovaného. Z uvedeného je navíc patrné, že páté vývojové stádium raka mramorovaného a třetí vývojové stádium raka pruhovaného jsou velikostně velmi podobné (Vogt et al. 2004, Kanta 2007), což vysvětluje preferenci těchto raků koljuškou během prvního experimentu (ve srovnání s rakem signálním). Koljušku při predaci limitovala tedy hlavně velikost ústního otvoru a přijatelnější pro ni byla drobnější ráčata, která byla schopna pozřít celá, popř. byly celkově dostatečně malá, aby i roztrhané kousky kořisti byly zcela zkonsumovány. Větší ráčata raka signální byla často zkonsumována pouze z části a patrně už toto bylo dostatečné pro nasycení predátora.

Délka expozice raků koljušce neměla na úroveň predace vliv – byl zaznamenán nesignifikantní trend růstu a koljušky sežraly většinu raků již během první hodiny. Druhá moje hypotéza, že při delší expozici raků koljušce bude predováno více raků oproti kratší expozici byla zamítnuta. Vzhledem k trvání experimentu bylo nasycení koljušek patrně dostatečné, při dlouhodobější expozici by však očekávatelně k vyšší predaci docházelo. Musela by se prodloužit doba expozice koljušky (především ve vztahu k raku signálnímu), popř. navýšit počet kusů předložené kořisti (příklad raka mramorovaného a raka pruhovaného). Podle Rajasilta (1980) závisí rychlost trávení koljušky na teplotě a druhu potravy, kdy při teplotě 18 °C koljušky během 2 hodin dokázaly strávit až 50 % potravy (*Daphnia* nebo mořský plankton), zatímco při 10 °C podobných hodnot dosahovaly až při 8 hodinách. *Daphnia* byla lépe stravitelná v porovnání s mořským planktonem, který tvořily kromě planktonních korýšů i rozsivky (Rajasilta 1980). V mém experimentu tedy roli mohla hrát i stravitelnost potravy, kdy k raku mramorovanému a pruhovanému v porovnání větší ráčata raka signálního mohla mít více sklerotizovaný krunýř, který tak mohl být pro koljušku hůře stravitelný. Především u větších velikostních

kategorií rácat můžeme spekulovat, že by jedinci raka mramorovaného s hladkým a nepřilíš silným krunýřem mohli být atraktivnější než rak pruhovaný, který je charakteristický svým ostnitým krunýřem. Odlišná stravitelnost krunýřů je známá mimo jiné u planktonních korýšů (Sutela & Huusko 2000). Například tvrdé části krunýře drobné perloočky *Bosmina* kvůli horší stravitelnosti déle setrvávají v trávicím traktu koljušky, která z toho důvodu upřednostňuje perloočky rodu *Daphnia* navzdory jejich větší velikosti (Bretzel et al 2021).

Velikost ústního otvoru hrála roli i během druhého experimentu, kde byli kvůli dostupnosti v chovu použiti pouze raci mramorovaní, a to ve třech velikostech. Analogicky s předchozím experimentem byli nejvíce predováni raci mramorovaní kategorie „malí“ (20–80 mg). Tito raci byli velikostně nejbliže rácatům raka signálního ve druhém vývojovém stádiu užitým v prvním experimentu. Raci kategorie „malí“ měli zároveň nejvyšší pravděpodobnost sežrání a nejnižší pravděpodobnost přežití v porovnání s raky mramorovanými kategorií „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg). Velikostní kategorie raka mramorovaného označená jako „střední“ (100–200 mg) by například odpovídala pátému nebo šestému stádiu raka signálního (Kanta 2007). Raci kategorie „střední“ a „velcí“ byly pro koljušku méně vhodné, protože s rostoucí velikostí raka se zvyšovala pravděpodobnost přežití rácat. I přesto docházelo u kategorie „střední“ a „velcí“ k predaci, roztrhání (zkonsumování pouze části raka) nebo úmrtí (zabití raka bez zjevných známek poškození). Podobný experiment, kde roli při predaci raků hrála velikost ústního otvoru ryby byl experiment s raki mramorovaným a hlaváčem černoústým (Roje et al. 2021). Hlaváč černoústý s průměrnou délkou kolem 7,42 cm a průměrnou velikostí ústního otvoru  $5,7 \pm 0,74$  mm dokázal efektivně predovat raky mramorované velikostní kategorie „malí“ (10–25 mg) a „střední“ (40–80 mg), zatímco 70 % raků kategorie „velcí“ (100–300 mg) bylo pouze roztrháno nebo zabito (Roje et al. 2021). Hlaváči černoúští byli o 2 cm větší než mnou testované koljušky, avšak i přesto koljušky dokázaly predovat, roztrhat nebo zabít raky mramorované kategorie „velcí“. Vysvětlení preference v predování menších raků může být také takové, že hladové koljušky u kategorie „malí“ musely zabít více raků, aby se nasatily. Zatímco u kategorie „střední“ a „velcí“ již k nasycení stačilo sežrat jen pár raků nebo raka jen poškodit roztrháním a zkonsumovat pouze jeho část. Po nasycení by tak pro koljušku bylo nesmyslné pokračovat v požívání raků kategorie „střední“ a „velcí“. Koljušky zjevně nepotřebují polykat kořist v celku, stačilo jim ji roztrhat na menší kusy a ty pak pozřít.

Potvrdila se tak moje třetí hypotéza, že raci mramorovaní spadající do velikostní kategorie „malí“ budou pro koljušku snadnější kořist než raci „velcí“.

## **6.1. Zhodnocení potenciálu koljušky predovat raky v invadovaných územích**

Koljuška je schopný predátor, který se oproti jiným rybám dokáže krmit během dne i noci (Bretzel et al. 2021). Noční příjem potravy koljuškou tak kopíruje převážně noční aktivitu raků (Hamrin 1987). Dožívá se tři let a během roku má zpravidla jedno období rozmnožování (Wootton 1976, Borg 1982). Krátkou délkou života, rychlou pohlavní dospělost a častým rozmnožováním je srovnatelná s invazní střevličkou východní (Kirczuk et al. 2021), které také tato rychlá životní strategie napomáhá snadno kolonizovat nová území a dělá z ní úspěšný invazivních druh (Heermann et al. 2022).

Podle výsledků obou mých experimentů je koljuška schopná predovat ráčata, predační vztah mezi koljuškou a rakem však závisí na velikosti kořisti. Koljušky však raky nemusí polykat v celku, u velkých jedinců jim stačí je jen roztrhat na menší kusy a ty pak pozřít. K nasycení je potřeba sežrání více malých raků, zatímco u velkých raků stačí zkonzumovat pouze pár jedinců případně pouze raka roztrhat a sníst jeho část. Pro fotografickou podporu predace jsem použité koljušky po ukončení experimentu přemístil z arén do akvárií a nakrmil je ráčaty z chovu, která byla větší než mnou testovaná kořist (Obrázek č. 13). Hejno koljušek na ráčata hned po vysazení do akvária začalo hromadně útočit a trhat je na kusy, které pak koljušky polykaly. Hejnové chování patrně zvyšovalo odvahu koljušek i k útoku na velkou kořist, na kterou by si samotní jedinci patrně netroufli. Takové hejnové chování přitom lze očekávat v přírodě. Harcourtová et al. (2009) například v experimentu s divokými koljuškami zjistila, že se koljušky raději sdružují do hejn tvořených „smělými“ jedinci než do hejn tvořenými „zdrženlivými“ jedinci. Smělé koljušky také zkonzumují více potravy v porovnání s těmi zdrženlivými (Jolles et al. 2016).



**Obrázek č. 13:** Koljuška tříostná požírající ráčata raka mramorovaného. Foto M. Riebel, 2021.

Pokud by se výsledky obou mých experimentů s koljuškou aplikovaly například na evropské původní a nepůvodní raky s rozšířením i v České republice, pak by v úvahu připadaly tři druhy z každé skupiny. Z nepůvodních druhů se jedná o raka mramorovaného, raka pruhovaného a raka signálního (Kozák et al. 2015, Görner 2021) a má studie predaci na všech jmenovaných druzích podchycuje. V případě původních druhů se jedná o raka bahenního (zde uvažujeme o oblasti jižní Moravy, kde je druh hypoteticky původní, v ostatních částech země je prokazatelně nepůvodní), raka říčního a raka kamenáče (Štambergová et al. 2009, Kouba et al. 2014). Z důvodu nemožnosti testování predaných vztahů mezi v České republice nepůvodní koljuškou (Bartuš & Oliva 1995, Musil et al. 2010) a chráněnými původními druhy raků, jsem mohl predaci na původních druzích pouze srovnávat s mnou testovanými druhy, především s rakem signálním. Rak signální stejně jako původní evropské druhy náleží do čeledi Astacidae a jeho ráčata jsou s nimi při svém osamostatnění velikostně nejvíce podobná (Holdich et al. 2006, Kozák et al. 2015). Je však nutné mít na paměti, že predanční schopnosti koljušky nejsou omezeny pouze na tato ranná stádia, jak dokazují výsledky mého druhého experimentu. Počty zkonsumovaných ráčat v největší testované kategorii (250–350 mg) sice byly kvantitativně nižší, přesto však byly stále pozorovány.

Rak mramorovaný byl s koljuškou zaznamenán například v potoce Barát u Budapeště, který ústí do Dunaje (Veselý et al. 2021). Potok Barát je na bezobratlé chudý a koljuška jej zde tedy očekávatelně s úspěchem preduje. V České republice by se s rakem mramorovaným mohla pravděpodobně setkat například ve Vltavě v Praze (například v zátokách, slepých ramenech a přístavech). Rak mramorovaný zde sice prozatím zaznamenaný nebyl, ale v pražském rybníku v Dolních Chabrech byla zaznamenána jeho prosperující populace čítající několik set dospělců (Görner 2021). Navzdory různým pokusům o eradikaci se danou populaci nepodařilo zcela eliminovat, a její část pravděpodobně unikla odtokovou stokou napojenou na Vltavu. Je vhodné připomenout, že urbální vody jsou často místy, kam nezodpovědní chovatelé své živočichy nezdědka vysazují (Patoka et al. 2016, Görner 2021, Bláha et al. 2022).

Také rak pruhovaný byl s koljuškou zaznamenán v maďarském potoce Barát (Veselý et al. 2021). Areál výskytu koljušky a raka pruhovaného se déle překrývá například na velkých řekách v Polsku, Německu nebo na severu Francie (Kouba et al. 2014, IUCN Red List of Threatened Species 2023). V České republice se výskyt raka pruhovaného s koljuškou překrývá například na řece Ohři (Musil et al. 2010, Kouba et al. 2014), ale podle Nálezové databáze AOPK připadají v úvahu také úseky Labe nebo Vltavy (Štambergová et al. 2009). S rakem signálním by se koljuška mohla setkat například ve Francii, Německu, Polsku, Dánsku, ve vodách okolo Baltského moře nebo Británie (Kouba et al. 2014, IUCN Red List of Threatened Species 2023). U raka signálního by v České republice bylo setkání s koljuškou možné například v řece Svatce pod Brnem (Riebel 2020, Příloha č. 1).

Rak bahenní během osamostatnění (po dosažení druhého vývojového stádia) dorůstá kolem 34 mg (Kanta 2007), kdežto rak signální v druhém stádiu během mého experimentu vážil 22,4 mg. Rak bahenní během druhého stádia by tak spadl do kategorie „malí“ v mém druhém experimentu. Stádium raka bahenního, které by odpovídalo mnou testované kategorii „velcí“ z druhého experimentu je podle Kanty (2007) sedmé stádium s 269 mg. V porovnání se všemi třemi původními druhy raků je setkání raka bahenního a koljušky tříostné v Evropě nejvíce pravděpodobné. Rak bahenní je pontokaspický druh s centrem rozšíření ve východní Evropě (Kouba et al. 2014), které velkou měrou kopíruje i původní areál výskytu koljušky tříostné (IUCN Red List of Threatened Species 2023). Tento druh snáší větší míru zabahnění, nižší obsah kyslíku a stejně jako koljuška obývá



i brakické vody (Souty-Grosset et al. 2006, Kottelat & Freyhof 2007). Možným původním areálem druhu je pouze spodní část povodí Moravy. Na naše území byl jinak vysazen – poprvé v roce 1892 a pocházel z historické oblasti Haliče, přičemž jeho současný výskyt na území České republiky je pouze ostrůvkovitý zahrnující zatopené lomy nebo rybníky (Kozák et al. 2015). Oproti jiným evropským lokalitám je tedy společný výskyt koljušky a raka bahenního v České republice málo pravděpodobný. Na druhou stranu však může být koljuška na takovéto lokality snadno introdukována.

Rak říční během osamostatnění (při dosažení druhého vývojového stádia) dorůstá kolem 35 mg (Kanta 2007), což je v průměru o 13 mg více než u mnou testovaného raka signálního ve druhém stádiu. Rak říční v tomto stádiu by tak spadl do kategorie „malí“ v mém druhém experimentu. Kategorii „střední“ z druhého experimentu by tak například odpovídalo šesté stádium raka říčního s 168 mg, jakožto podle Kanty (2007) poslední srovnatelné stádium s mými hodnotami jedná se tak o velikost ráčat uvažované dosažitelnou na konci jejich první vegetační sezóny. Setkání koljušky a raka říčního je možné, jelikož se areál obou druhů překrývá například v Dánsku, Německu, Polsku, oblastech podél Baltského moře nebo Ukrajině (Kouba et al. 2014, IUCN Red List of Threatened Species 2023). V České republice je rak říční nejrozšířenějším račím druhem, přičemž obývá potoky, řeky, rybníky, lomy nebo pískovny (Štambergová et al. 2009). S koljuškou by se rak říční mohl podle Nálezové databáze AOPK setkat například na řece Ohři, potoce Pšovka u Mělníka (číslo lokality 21; Příloha č. 1) a Metuji u Jaroměře (číslo lokality 30; Příloha č. 1).

Rak kamenáč během osamostatnění (rovněž při dosažení druhého vývojového stádia) dorůstá kolem 28 mg, což by se ze všech tří druhů nejvíce blížilo mnou testovanému druhému stádiu raka signálního (Kanta 2007). Do kategorie „velcí“ by spadalo například sedmé stádium raka kamenáče s 237 mg, jakožto Kantou (2007) poslední zdokumentované stádium u raka kamenáče (opět uvažované velikosti na konci první vegetační sezóny). V porovnání se všemi třemi druhy původních raků je setkání koljušky a raka kamenáče v Evropě nejméně pravděpodobné. Výskyt raka kamenáče sahá od Německa po jih Balkánského poloostrova (Holdich et al. 2006, Kouba et al. 2014), přičemž tyto lokality leží mimo přirozený areál výskytu koljušky (IUCN Red List of Threatened Species 2023). Rak kamenáč dává přednost rychleji proudícím tokům bez sedimentů a s nízkými teplotami vody (Holdich et al. 2006, Todorov et al. 2014).

Například v Bosně a Hercegovině byli kamenáči zaznamenáni ve vodách s rozmezím teplot 12–15 °C v nadmořské výšce od 180 do 846 m (Roljíc et al. 2022). Nízké teploty však dokáže snášet i koljuška, například podle experimentu Smirnova a Smirnové (2019) jsou teploty kolem 15 °C ideální pro roční koljušky z povodí Bílého moře. Oproti raku kamenáči však koljuška preferuje klidné toky se sedimenty a bohatou litorální vegetací ke stavbě hnízd (Kottelat & Freyhof 2007). V České republice se výskyt raka kamenáče omezuje především na čisté horní partie potoků v povodí Úhlavy, Úslavy, Radbuzy, Klabavy, Střely, Berounky, Zubřiny (Štambergová et al. 2009, Kozák 2015). I přes preferenci čistých toků (Svobodová et al. 2012) se s rakem kamenáčem v České republice můžeme setkat také na tocích znečištěných komunálními odpady jako je tomu v případě Zákolanského potoka (Fisher et al. 2015), případně tocích znečištěných těžbou železa jako u potoka Klabava (Svobodová et al. 2017). Jedinou lokalitou, kde se podle Nálezové databáze AOPK vyskytuje rak kamenáč společně s koljuškou tříostnou je Radotínský potok poblíž Prahy (číslo lokality 24d, Příloha č. 1; Vlach et al. 2009). Nejnovější nález jedné 2 cm koljušky z Radotínského potoka pochází z roku 2016 z rybníku u Maškova mlýna (číslo lokality 24c; Příloha č. 1). Nález z Radotínského potoka je však ojedinělou lokalitou společného výskytu raka kamenáče a koljušky tříostné v České republice, přičemž na ostatních tocích je setkání nepravděpodobné.

## 7. Závěr

Ve své práci jsem zhodnotil schopnost koljušky tříostné predovat ráčata. Vztah mezi koljuškou a raky zatím nebyl v současné literatuře dostatečně podchycen, avšak podle širokého potravního spektra koljušky bylo možné takovou predaci očekávat. Pro test možných predačních vztahů mezi koljuškou tříostnou a raky jsem použil dominantně raka mramorovaného jako hlavního modelového zástupce raků. Nad původní rámec byla také použita ráčata raka pruhovaného a raka signálního. Během prvního experimentu s expozicí rácat tří druhů raků po tři odlišné časové expozice jsem zjistil predaci u všech druhů raků. Největší pravděpodobnost predace byla zaznamenána u raka mramorovaného, zatímco u v porovnání většího raka signálního byla pravděpodobnost predace nejnižší. Vliv expozice predátorovi byl statisticky neprůkazný, jelikož koljušky sežraly většinu raků již během první hodiny expozice. Během druhého experimentu zaměřeném na predaci tří velikostních kategorií raka mramorovaného byli nejvíce predováni raci mramorovaní velikostní kategorie „malí“ o hmotnostech 20–80 mg. Predace nebo případné zabití raka mramorovaného a zkonsumování pouze jeho části však bylo pozorováno i u kategorií „střední“ (100–200 mg) a „velcí“ (250–350 mg).

Podle výsledků obou mých experimentů je koljuška schopná predovat ráčata, predační vztah mezi koljuškou a rakem však závisí na velikosti kořisti – raka. Koljušky raky nemusí polykat v celku, velké jedince mohou roztrhat na menší kusy a ty pak pozřít. K nasycení je potřeba sežrání více malých raků, zatímco u velkých raků stačí zkonsumovat pouze pár jedinců případně pouze raka roztrhat a sníst jeho část. Koljuška tříostná je navíc hejnová ryba, tudíž by v přírodě bylo v rámci hejna očekávatelné vybuzení jednotlivých koljušek při hromadném útoku na kořist. Setkání koljušky a tří mnou testovaných nepůvodních raků v evropských vodách je pravděpodobné, jelikož všechny tyto druhy jsou vysoce odolné a snadno se přizpůsobí různým typům prostředí. Koljuška byla například zaznamenána v Maďarsku společně s rakem mramorovaným, rakem pruhovaným a rakem červeným. Setkání koljušky s rakem signálním je dle překryvu areálu obou druhů také možné. Kvůli nemožnosti testování predace na chráněných původních evropských druzích raků jsem mohl predaci koljuškou na původních racích pouze srovnávat s velikostmi mnou testovaných druhů. Odkazovat jsem se mohl například na raka signálního, jelikož stejně jako evropští raci náleží do čeledi Astacidae a jeho ráčata původním rakům velikostně nejvíce odpovídají.

Neodkazoval jsem se pouze na raka signálního, ale bral jsem v úvahu i velikostí kategorie raka mramorovaného z druhého experimentu. Ze tří původních evropských druhů raků (rak bahenní, rak říční a rak kamenáč), které můžeme nalézt také v České republice, by v evropském měřítku predace mohla být dle srovnání se mnou testovanými druhy pozorovatelná u všech tří uvažovaných druhů. Problém však nastává, zda by se koljuška se třemi původními druhy raků mohla vůbec setkat. V evropském měřítku by setkání a možná predace připadala nejvíce v úvahu u raka bahenního. Výskyt koljušky a raka bahenního je totiž vázán především na východní Evropu a zároveň oba druhy vyhledávají podobné biotopy. Stejně jako koljuška rak bahenní toleruje zabahnění, nižší obsah kyslíku a obývá i brakické vody. Dále v evropském měřítku připadá v úvahu i rak říční, jehož areál výskytu se v Evropě s koljuškou také částečně překrývá. Rak říční se navíc nevyhýbá ani stojatým vodám jako například rybníkům nebo jezerům. Nejméně pravděpodobné je v Evropě setkání koljušky a raka kamenáče. Areál výskytu raka kamenáče leží mimo původní areál koljušky. Rak kamenáč navíc obývá chladné toky vyšších poloh, které jsou charakteristické svou proudností, minimem sedimentů v korytě a častou absencí litorální vegetace. Koljuška naopak obývá převážně klidné, často zabahněné, litorální části toků s vegetací na stavbu hnízd. Koljušku však lze spatřit i v tišinách na velkých řekách, jako je například Ohře.

I přes v literatuře prokázané negativní působení koljušky tříostné na druhy mimo areál svého přirozeného výskytu je zjevné, že její vliv na nepůvodní a původní raky je v současném celkovém kontextu spíše zanedbatelný. Zatím je zdokumentováno jenom pár lokalit se společným výskytem koljušky a raků a i přes potvrzení predace na ráčatech by ke zjištění vlivu na raky bylo zapotřebí zdokumentovat situace na více společných lokalitách v Evropě. Získané údaje o predaci ráčat koljuškou tak nyní poslouží především jako podklad k případnému nalezení dalších lokalit společného výskytu koljušky a raků v Evropě a jejich detailnějšímu studiu.

## 8. Seznam použité literatury

Abrahamsson, S. A., 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos* 22: 373–380.

Andriantsoa, R., Jones, J. P. G., Achimescu, V., Randrianarison, H., Raselimanana, M., Adriantsitohaina, M., Rasamy, J., Lyko, F., 2020. Perceived socio-economic impact of the marbled crayfish invasion in Madagascar. *PLoS ONE* 15 (4): e0231773.

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

Albertson, L. K., Daniels, M. D., 2018. Crayfish ecosystem engineering effects on riverbed disturbance and topography are mediated by size and behavior. *Freshwater Science* 37 (4): 836–844.

Alcorlo, P., Geiger, W., Otero, M., 2008. Reproductive biology and life cycle of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Crustacea: Decapoda) in diverse aquatic habitats of South-Western Spain: implications for population control. *Fundamental and Applied Limnology* 173: 197–212.

Alderman, D. J., Holdich, D., Reeve, I., 1990. Signal crayfish as vectors in crayfish plague in Britain. *Aquaculture* 86 (1): 3–6.

Allen, J. R. M., Wootton, R. J., 1984. Temporal patterns in diet and rate of food consumption of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.) in Llyn Frongoch, an upland Welsh lake. *Freshwater Biology* 14 (4): 335–346.

AOPK ČR (Agentura ochrany přírody a krajiny České republiky), 2019. Další nález invazivního raka mramorovaného ve volné přírodě. Dostupné z: <http://www.ochranaprirody.cz/o-aopk-cr/aopk-cr-informuje/aktuality/dalsi-nalez-invazivniho-raka-mramorovaneho-ve-volne-prirode/>. Navštíveno 13. 2. 2022.

Appelberg, M., Soderback, B., Odelström, T., 1993. Predator detection and perception of predation risk in the crayfish *Astacus astacus* L. Nordic Journal of Freshwater Research 68: 55–62.

Arkush, K. D., Mendoza, L., Adkinson, M. A., Hedrick, R. P., 2003. Observations on the life stages of *Sphaerothecum destruens* n. g., n. sp., a mesomycetozoean fish pathogen formerly referred to as the rosette agent. Journal of Eukaryotic Microbiology 50 (6): 430–8.

Baer, J., Gugele, S. M., Bretzel, J., DeWeber, J. T., Brinker, A., 2021. All day-long: Sticklebacks effectively forage on whitefish eggs during all light conditions. PLoS ONE 16 (8): e0255497.

Balzani, P., Cuthbert, R. N., Briski, E., Galil, B., Castellanos-Galindo, G. A., Kouba, A., Kourantidou, M., Leung, B., Soto, I., Haubrock, P. J., 2022. Knowledge needs in economic costs of invasive species facilitated by canalisation. NeoBiota 78: 207–223.

Bartuš, V., Oliva, O., 1995. Fauna ČR a SR, Mihulovci (Petromyzontes) a ryby (Osteichthyes) (2). Academia, Praha, 698 s.

Bayer, K., Copp, G. H., Gozlan, R. E., 2007. Microhabitat use and interspecific associations of introduced topmouth gudgeon *Pseudorasbora parva* and native fishes in a small stream.

Beattie, M. C., Moore, P. A., 2018. Predator recognition of chemical cues in crayfish: diet and experience influence the ability to detect predation threats. Behaviour 155 (6): 505–530.

Beaune, D., Castelnau, F., Sellier, Y., Cucherousset, J., 2019. Native top-predator cannot eradicate an invasive fish from small pond ecosystems. Journal for Nature Conservation 50: 125713.

Becker, C. D., Genoway, R. G., Merrill, J. A., 1975. Resistance of the north-western crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) to elevated temperatures. *Transactions of the American Fisheries Society* 2: 374–387.

Bekavac, A., Beck, A., Dragičević, P., Dragun, Z., Maguire, I., Ivanković, D., Fiket, Ž., Gračan, R., Hudina, S., 2022. Disturbance in invasion? Idiopathic necrotizing hepatopancreatitis in the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) in Croatia. *Journal of Fish Diseases* 45 (2): 261–276.

Benejam, L., Saura-Mas, S., Saperas, A., 2011. First record of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) introduced to the Iberian Peninsula. *Aquatic Invasions* 6 (1): 111–113.

Bij de Vaate, A., Jazdzewski, K., Ketelaars, H. A., Gollasch, S., van der Velde, G., 2002. Geographical patterns in range extension of Ponto-Caspian macroinvertebrate species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59: 1159–1117.

Bláha, M., Weiperth, A., Patoka, J., Szajbert, B., Balogh, E. R., Stazny, A., Ferincz, Á., Lente, V., Maciaszek, R., Kouba, A., 2022. The pet trade as a source of non-native decapods: the case of crayfish and shrimps in a thermal waterbody in Hungary. *Environmental Monitoring and Assessment* 194 (10): 795.

Blegvad, H., 1917. On the food of fish in the Danish waters within the Skaw. *Report of Danish Biological States* 24: 19–72.

Bohman, P., Edsman, L., Martin, P., Scholtz, G., 2013. The first Marmorkrebs (Decapoda: Astacidae: Cambaridae) in Scandinavia. *BioInvasions Records* 2: 227–232.

Borg, B., 1982. Seasonal effects of photoperiod and temperature on spermatogenesis and male secondary sexual characters in the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Canadian Journal of Zoology* 60 (12): 3377–3386.

Bretzel, J. B., Geist, J., Gugele, S. M., Baer, J., Brinker, A., 2021. Feeding ecology of invasive Three-Spined Stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) in relation to native juvenile eurasian perch (*Perca fluviatilis*) in the pelagic zone of upper Lake Constance. *Frontiers in Environmental Science* 9: 1–14.

Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2011. A successful crayfish invader uses facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE* 6 (5): e20281.

Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2013. Reproductive plasticity in freshwater invader: from long-term sperm storage to parthenogenesis. *PLoS ONE* 8 (10): e77597.

CABI (Centre for Agriculture and Biosciences International), 2022. Invasive Species Compendium – *Gasterosteus aculeatus aculeatus* (three-spined stickleback) distribution table. Dostupné z: <https://www.cabi.org/isc/datasheet/82177#REF-DDB-150730>. Navštíveno 19. 4. 2022.

Candolin, U., Bertell, E., Kallio, J., 2018. Environmental disturbance alters the ecological impact of an invading shrimp. *Functional Ecology* 32: 1370–1378.

Capurro, M., Galli, L., Mori, M., Salvidio, S., Arillo, A., 2015. Reproductive cycle of *Pacifastacus leniusculus* (Dana) (Crustacea: Decapoda) from the Brugneto lake (Liguria, Northwest Italy). *Italian Journal of Zoology* 82: 366–377.

Carpio, A. J., De Miguel, R. J., Oteros, J., Hillström, L., Tortosa, F. S., 2019. Angling as a source of non-native freshwater fish: a European review. *Biological Invasions* 21: 3233–3248.

Carreira, B. M., Dias, M. P., Rebelo, R., 2014. How consumption and fragmentation of macrophytes by the invasive crayfish *Procambarus clarkii* shape the macrophyte communities of temporary ponds. *Hydrobiologia* 721: 89–98.



Crane, K., Kregting, L., Coughlan, N. E., Cuthbert, R. N., Ricciardi, A., Maclsaac, H. J., Dick, J. T. A., Reid, N., 2022. Abiotic and biotic correlates of the occurrence, extent and cover of invasive aquatic *Elodea nuttallii*. *Freshwater Biology* 67 (9): 1559–1570.

D'Agaro, E., De Luise, G., Lanari, D., 1999. The current status of crayfish farming in Italy. *Freshwater Crayfish* 12: 506–517.

Davis, M. A., Chew, M. K., Hobbs, R. J., Lugo, A. E., Ewel, J. J., Vermeij, G. J., Brown, J. H., Rosenzweig, M. L., Gardener, M. R., Carroll, S. P., Thompson, K., Pickett, S. T. A., Stromberg, J. C., Tredici, P. D., Suding, K. N., Ehrenfeld, J. G., Grime, J. P., Mascaro, J., Briggs, J. C., 2011. Don't judge species on their origins. *Nature* 474: 153–154.

Decksbach, N. K., 1935. *Dreissena polymorpha* – Verbreitung im europäischen Teile der UdSSR und die sie bedingenden Faktoren. *Internationale Vereinigung für Theoretische und Angewandte Limnologie* 7: 432–438.

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

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

Dobler, A. H., Geist, J., 2022. Impacts of native and invasive crayfish on three native and one invasive freshwater mussel species. *Freshwater Biology* 67 (2): 389–403.

Dorr, A. M. J., Scalici, M., Caldaroni, B., Magara, G., Scoparo, M., Gorreti, E., Elia, A. C., 2020. Salinity tolerance of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). *Hydrobiologia* 847 (1): 2065–2081.

Dorn, N. J., Volin, J. C., 2009. Resistance of crayfish (*Procambarus* spp.) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society* 28 (4): 766–777.

Dragičević, P., Faller, M., Kutleša, P., Hudina, S., 2020. Update on the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) range expansion in Croatia: a 10-year report. *BioInvasion Records* 9 (4): 793–807.

Dunham, J. B., Adams, S. B., Schroeter, R. E., Novinger, D. C., 2002. Alien invasions in aquatic ecosystems: Toward an understanding of brook trout invasions and potential impacts on inland cutthroat trout in western North America. *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 12 (4): 373–391.

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

Ďuriš, Z., Horká, I., 2007. První nález invazivního raka pruhovaného *Orconectes limosus* (Rafinesque) na území Moravy a Slezska v ČR. *Časopis Slezského Zemského Muzea, Opava*, 1: 49–52.

Ercoli, F., Kaldre, K., Paaver, T., Gross, R., 2019. First record of an established marbled crayfish *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) population in Estonia. *BioInvasion Records* 8 (3): 675–683.

Findlay, J. D. S., Riley, W. D., Lucas, M. C., 2014. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater ecosystems* 25 (2): 250–258.

Fisher, D., Svobodová, J., Vlach, P., 2015. Raci v Zákolanském potoce – minulost, současnost, budoucnost. *Bohemia centralis* 33: 319–331.

Fořt, M., Hossain, M. S., Kouba, A., Buřič, M., Kozák, P., 2019. Agonistic interactions and dominance establishment in three crayfish species non-native to Europe. *Limnologica* 74: 73–79.

Franta, P., Gebauer, R., Veselý, L., Buřič, M., Szydłowska, N. Z., Drozd, B., 2021. The invasive round goby *Neogobius melanostomus* as a potential threat to native crayfish populations. *Animals* 11 (8): 2377.

Freyhof, J., Brooks, E., 2011. European red list of freshwater fishes. Publications office of the European Union, Luxembourg, 61 pp.

Gagnon, K., Grafings, M., Bostrom, C., 2017. Shifts in coastal fish communities: is eutrophication always beneficial for sticklebacks? *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 198: 193–203.

Galib, S. M., Findlay, J. S., Lucas, M. C., 2021. Strong impacts of signal crayfish invasion on upland stream fish and invertebrate communities. *Freshwater Biology* 66 (2): 223–240.

Galil, B. S., Nehring, S., Panov, V. E., 2007. Waterways as invasion highways – Impact of climate change and globalization. In: Nentwig, W., (Ed.), *Biological Invasions. Ecological Studies*, Springer, Berlin, pp. 59–74.

García-Berthou, E., Alcaraz, C., Pou-Rovira, Q., Zamora, L., Coenders, G., Feo, C., 2005. Introduction pathways and establishment rates of invasive aquatic species in Europe. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 62 (2): 453–463.

Geiger, W., Alcorlo, P., Baltanás, A., Montes, C., 2005. Impact of an introduced crustacean on the trophic webs of Mediterranean wetlands. *Biological Invasions* 7 (1): 49–73.

Gelmar, C., Pätzold, F., Grabow, K., Martens, A., 2006. Der Kalikokrebs *Orconectes immunis* am nördlichen Oberrhein: ein neuer amerikanischer Flusskrebs breitet sich schnell in Mitteleuropa aus (Crustacea: Cambaridae). *Lauterbornia* 56: 15–25.

Gherardi, F., 2007. Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. *Invading nature – Springer Series in Invasion ecology*, Volume 2, 734 pp.

Govedič, M., 2017. First record of spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in Slovenia – 300 km upstream from its known distribution in the Drava River. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 418: 7.

Gozlan, R. E., Andreou, D., Asaeda, T., Beyer, K., Bouhadad, R., Burnard, D., Caiola, N., Cakic, P., Djikanovic, V., Esmaili, H. R., Falka, I., Golicher, D., Harka, A., Jeney, G., Kováč, V., Musil, J., Nocita, A., Povz, M., Poulet, N., Virbickas, T., Wolter, Ch., Tarkan, A. S., Tricarico, E., Trichkova, T., Verreycken, H., Witkowski, A., Zhang, Ch., Zweimueller, I., Britton, J. R., 2010. Pan-continental invasion of *Pseudorasbora parva*: towards a better understanding of freshwater fish invasions. *Fish and Fisheries* 11 (4): 315–340.

Görner, T., 2017. Likvidace raka mramorovaného na Proseku. *Ochrana přírody* 5: 11–13.

Görner, T., 2021. Rak mramorovaný potřeťí, tentokrátě opět v Praze. *Ochrana přírody* 2: 26–27.

Grandjean, F., Collas, M., Uriarte, M., Rousset, M., 2021. First record of a marbled crayfish *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) population in France. *BioInvasions Records* 10 (2): 341–347.

Gross, H. P., 1978. Natural selection by predators on the defensive apparatus of the three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus* L. *Canadian Journal of Zoology* 56: 398–413.

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

Gutekunst, J., Maiakovska, O., Hanna, K., Provataris, P., Horn, H., Wolf, S., Skelton, Ch. E., Dorn, N. J., Lyko, F., 2021. Phylogeographic reconstruction of the marbled crayfish origin. *Communications Biology* 4 (1): 1–6.

Habsburgo-Lorena, A. S., 1978. Present situation of exotic species of crayfish introduced to Spain continental waters. *Freshwater Crayfish* 4: 175–184.

Hamrin, S. F., 1987. Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Holarctic Ecology* 10: 45–51.

Harcourt, J. L., Sweetman, G., Johnstone, R. A., Manica, A., 2009. Personality counts: the effect of boldness on shoal choice in three-spined sticklebacks. *Animal Behaviour* 77 (6): 1501–1505.

Harmon, L. J., Matthews, B., Des Roches, S., Chase, J. M., Shurin, J. B., Schluter, D., 2009. Evolutionary diversification in stickleback affects ecosystem functioning. *Nature* 458: 1167–1170.

Harris, M. H., Womble, K. I., Alford, J. B., 2020. Size-specific advantage in shelter competition between the mountain madtom and crayfishes. *Journal of Fish and Wildlife Management* 11 (2): 401–409.

Haubrock, P. J., Kubec, J., Veselý, L., Buřič, M., Tricarico, E., Kouba, A., 2019. Water temperature as a hindrance, but not limiting factor for the survival of warm water invasive crayfish introduced in cold periods. *Journal of Great Lakes Research* 45 (4): 788–794.

Haubrock, P. J., Oficialdegui, F. J., Zeng, Y., Patoka, J., Yeo, D. C., Kouba, A., 2021. The redclaw crayfish: A prominent aquaculture species with invasive potential in tropical and subtropical biodiversity hotspots. *Reviews in Aquaculture* 13 (3): 1488–1530.

Hendrix, A. N., Loftus, W. F., 2000. Distribution and relative abundance of the crayfishes *Procambarus alleni* (Faxon) and *P. fallax* (Hagen) in southern Florida. *Wetlands*, 20: 194–199.

Henttonen, P., Huner, J. V., 1999. The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. In: Gherardi, F., Holdich, D. M., (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A. A.Balkema, Rotterdam, pp. 13–22.

Heermann, L., Teichert, M. K. A., Halang, J., Borchering, J., 2022. Does behaviour contribute to the previously documented invasive success of topmouth gudgeon? *Applied Ichthyology* 38 (5): 506–517.

Heuschele, J., Candolin, U., 2010. Reversed parasite-mediated selection in sticklebacks from eutrophied habitats. *Behavioral Ecology and Sociobiology* 64: 1229–1237.

Hirsch, P. E., N'Guyen, A., Burkhardt-Holm, P., 2021. Hobbyists acting simultaneously as anglers and aquarists: Novel pathways for non-native fish and impacts on native fish. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 31 (6): 1285–1296.

Hiruta, S., 1996. The presence of signal crayfish in Hokkaido, Japan. *Crayfish News* 19 (1): 12.

Hobbs, H. H., Jr., 1974. A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 166: 161.

Holdich, D. M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füderer, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbol, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P., (Eds), *Atlas of crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 49–130.

Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., Sibley, P. J., 2009. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 11: 394–395.

Hossain, M. S., Guo, W., Martes, A., Adámek, Z., Kouba, A., Buřič, M., 2020. Potential of marbled crayfish *Procambarus virginalis* to supplant invasive *Faxonius immunis*. *Aquatic Ecology* 54 (1): 45–56.

Hossain, M. S., Kubec, J., Kouba, A., Kozák, P., Buřič, M., 2019. Still waters run deep: marbled crayfish dominates over red swamp crayfish in agonistic interactions. *Aquatic Ecology* 53 (1): 97–107.

Hossain, M. S., Patoka, J., Kouba, A., Buřič, M., 2018. Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. *Biologia* 73 (9): 841–855.

Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kuhn, I., Minchin, D., Nentwig, W., Olenin, S., Panov, V., Pergl, J., Pysek, P., Roques, A., Sol, D., Solarz, W., Vila, M., 2008. Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology* 45: 403–414.

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

Chucholl, C., Morawetz, K., Gross, H., 2012. The clones are coming – strong increase in Marmorcrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] records from Europe. *Aquatic Invasions* 7 (4): 511–519.

IUCN Red List of Threatened Species, 2023. Rozšíření koljušky tříostné *Gasterosteus aculeatus*. Dostupné z: <https://www.iucnredlist.org/species/8951/58295405>. Navštíveno 20. 1. 2023.

Jakobsen, T. S., Hansen, P. B., Jeppesen, E., Søndergaard, M., 2004. Cascading effect of three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* on community composition, size, biomass and diversity of phytoplankton in shallow, eutrophic brackish lagoons. *Marine Ecology Progress Series* 279: 305–309.

Jakobsson, S., Borg, B., Haux, C., Hyllner, S. J., 1999. An 11–ketotestosterone induced kidney-secreted protein: the nest building glue from male three-spined stickleback, *Gasterosteus aculeatus*. *Fish Physiology and Biochemistry* 20: 79–85.

Janský, V., Mutkovič, A., 2010. Rak *Procambarus* sp. (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) – prvý nález na Slovensku. *Acta Rerum Naturalium Musei Slovaci* 56: 64–67.

Jaszczolt J, Szaniawska, A., 2011. The spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) as an inhabitant of the Baltic Sea – experimental evidences for its invasion of brackish waters. *Oceanological and Hydrobiological Studies* 40: 52–60.

Jeschke, J. M., Pyšek, P., 2018. Tens rule. In: Jeschke, J. M., Heger, T., (Ed.), Invasion biology: Hypotheses and evidence. CABI Invasives Series 9, pp. 177.

Jimenez, S. A., Faulkes, Z., 2010. Establishment and care of a laboratory colony of parthenogenetic marbled crayfish, Marmorkrebs. *Invertebrate Rearing* 1: 10–18.

Jimenez, S. A., Faulkes, Z., 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorkrebs compete with other crayfish species in fights? *Journal of Ethology* 29: 115–120.

Johnsen, S. I., Taugbøl, T., Andersen, O., Museth, J., Vrålstad, T., 2007. The first record of the nonindigenous signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in Norway. *Biological Invasions* 9: 939–941.

Jolles, J. W., Manica, A., Boogert, N. J., 2016. Food intake rates of inactive fish are positively linked to boldness in three-spined sticklebacks *Gasterosteus aculeatus*. *Journal of Fish Biology* 88 (4): 1661–1668.

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.

Jurek, L., 2014. Biologie a invazivní šíření raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) na Vysočině. Bakalářská práce, Fakulta rybářství a ochrany vod, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích.

Kaldre, K., Meženin, A., Paaver, T., 2012. Marbled crayfish (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) resistance and survival rates at low (under 5 °C) temperatures during winter period. In: Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Rakousko, p. 75.



Kaldre, K., Paaver, T., Hurt, M., Gross, R., 2020. Continuing expansion of non-indigenous crayfish species in Northern Europe: first established spiny-cheek crayfish *Faxonius limosus* (Rehder, 1817) population in Estonia. *BioInvasions Records* 9 (1): 127–132.

Kalogianni, E., Koutsikos, N., Vardakas, L., Giakoumi, S., Chatzinikolaou, Y., Oikonomou, A., 2019. Impacts of the alien mosquitofish on the abundance and condition of two Mediterranean native fish. *Mediterranean Marine Science* 20 (4): 727.

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

Kawai, T., Kouba, A., 2022. Postembryonic development in freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea) in an evolutionary context. *Nauplius* 30: e2022001.

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

Keller, T. A., Moore, P. A., 2000. Context-specific behavior: crayfish size influences crayfish-fish interactions. *Journal of the North American Benthological Society* 19 (2): 344–351.

Kirczuk, L., Dziewulska, K., Czerniejewski, P., Brysiewicz, A., Rząd, I., 2021. Reproductive potential of stone moroko (*Pseudorasbora parva*, Temminck et Schlegel, 1846) (Teleostei: Cypriniformes: Gobionidae) inhabiting Central Europe. *Animals* 11 (9): 1–16.

Kolar, C., Lodge, D. M., 2001. Progress in invasion biology: predicting invaders. *Trends in Ecology & Evolution* 16: 199–204.

Kossakowski, J., 1966. Raki. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, Poland, 292 pp.

Kotta, J., Orav-Kotta, H., Herkül, K., 2010. Separate and combined effects of habitat-specific fish predation on the survival of invasive and native gammarids. *Journal of Sea Research* 64 (3): 369–372.

Kottelat, M., Freyhof, J., 2007. Handbook of European freshwater fishes. Kottelat, Cornol and Freyhof, Berlin, 646 p.

Kouba, A., Carral, J. M., Buřič, M., Mráz, J., Polícar, T., Kozák, P., 2010. Artificial incubation of noble crayfish (*Astacus astacus*) eggs in a partially recirculating system using formaldehyde as an antifungal treatment. *Aquaculture Research* 41: e618–e623.

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 invaders. *Biology* 10 (5): 422.

Kouba, A., Petrušek, A., Kozák, P., 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 413: 5.

Kouba, A., Tíkal, J., Čisář, P., Veselý, L., Fořt, M., Přiborský, J., Patoka, J., Buřič, M., 2016. The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Scientific Reports* 6: 26569.

Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 1171–1182.

Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., Hamáčková, J., Lepičová, A., 2007. The effect of inter- and intra-specific competition on survival and growth of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*. *Hydrobiologia* 590 (1): 85–94.

Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E., Polícar, T., 2015. *Biologie a chov raků*. 2. upravené vydání, FROV JU, Vodňany, 429 s.

Kozubíková, E., Petrusek, A., Ďuriš, Z., Martín, M. P., Diéguez-Uribeondo, J., Oidtmann, B., 2008. The old menace is back: recent crayfish plague outbreak in the Czech Republic. *Aquaculture* 274 (2–4): 208–217.

Krabbenhoft, C. A., Kashian, D. R., 2022. Invasion success of a freshwater fish corresponds to low dissolved oxygen and diminished riparian integrity. *Biological Invasions* 24 (10): 3049–3063.

Latzer, D., Pekny, R., 2018. Erstnachweis des Marmorkrebses für Österreich in Salzburg. *Salzburg Fischerei* 3: 24–31.

Lescak, E. A., von Hippel, F. A., 2011. Selective predation of threespine stickleback by rainbow trout. *Ecology of Freshwater Fish* 20 (2): 308–314.

Lewis, S. D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 511–540.

Lindqvist, O. V., Huner, J. V., 1999. Life history characteristics of crayfish: what makes some of them good colonizers? In: Gherardi, F., Holdich, D. M., (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, Netherlands, pp. 23–30.

Linzmaier, S. M., Goebel, L. S., Ruland, F., Jeschke, J. M., 2018. Behavioral differences in an over-invasion scenario: marbled vs. spiny-cheek crayfish. *Ecosphere* 9 (9): e02385.

Lipták, B., Mojžišová, M., Grul'a, D., Christophoryová, J., Jablonski, D., Bláha, M., Petrusek, A., Kouba, A., 2017. Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginialis*. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 418: 40.

- Lodge, D. M., Taylor, C. M., Holdich, D. M., Skurdal, J., 2000. Non-indigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries* 25: 7–20.
- Lozan, J. L., 2000. On the threat to the European crayfish: A contribution with the study of the activity behaviour of four crayfish species (Decapoda: Astacidae). *Limnologica* 30: 156–166.
- Lõkkös, A., Müller, T., Kovács, K., Várkonyi, L., Specziár, A., Martin, P., 2016. The alien, parthenogenetic marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) is entering Kis-Balaton (Hungary), one of Europe's most important wetland biotopes. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 417: 16.
- Lukhaup, C., 2001. *Procambarus* sp. – Der Marmokrebs. *Aquaristik aktuell* 7–8: 48–51.
- Lürig, M. D., Best, R. J., Svitok, M., Jokela, J., Matthews, B., 2019. The role of plasticity in the evolution of cryptic pigmentation in a freshwater isopod. *Journal of Animal Ecology* 88 (4): 612–623.
- Lyko, F., 2017. The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species. *Zootaxa* 4363 (4): 544–552.
- Maciaszek, R., Jabłońska, A., Prati, S., Wróblewski, P., Gruszczyńska, J., Świderek, W., 2022. Marbled crayfish *Procambarus virginalis* invades a nature reserve: how to stop further introductions? *The European Zoological Journal* 89 (1): 888–901.
- Maguire, I., Klobučar, G., Marčić, Z., Zanella, D., 2008. The first record of *Pacifastacus leniusculus* in Croatia. *Crayfish News* 30 (4): 4.
- Machino, Y., Holdich, D. M., 2006. Distribution of crayfish in Europe and adjacent countries: updates and comments. *Freshwater Crayfish* 15: 292–323.

Manzer, J. I., 1976. Distribution, food, and feeding of the threespine stickleback, *Gasterosteus aculeatus*, in Great Central Lake, Vancouver Island, with comments on competition for food with juvenile sockeye salmon, *Oncorhynchus nerka*. Fishery Bulletin 74 (3): 647–668.

Marten, M., Werth, C., Marten, D., 2004. Der Marmorkrebs (Cambaridae, Decapoda) in Deutschland – ein weiteres Neozoom im Einzugsgebiet des Rheins. *Lauterbornia* 50: 17–23.

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

Martin, P., Hong, S., Füllner, G., Scholtz, G., 2010b. The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems. *Aquatic Invasions* 5 (4): 397–403.

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

Martin, P., Scholtz, G., 2012. A case of intersexuality in the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda: Astacida: Cambaridae). *Journal of Crustacean Biology* 32 (3): 345–350.

Martín-Torrijos, L., Kokko, H., Makkonen, J., Jussila, J., Diéguez-Uribeondo, J., 2019. Mapping 15 years of crayfish plague in the Iberian Peninsula: The impact of two invasive species on the endangered native crayfish. *PLoS One* 14 (8): 1–14.

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

Mason, K., Evans, D. O., 2011. Predation of lake trout and lake whitefish embryos by crayfish: Implications of shifts in crayfish dominance in Lake Simcoe. *Journal of Great Lakes Research* 37: 113–123.

McLennan, D. A., McPhail, J. D., 1989. Experimental investigations of the evolutionary significance of sexually dimorphic nuptial colouration in *Gasterosteus aculeatus* (L.): Temporal changes in the structure of the male mosaic signal. *Canadian Journal of Zoology* 67: 1767–1777.

McPhail, J. D., 1969. Predation and the evolution of a stickleback (*Gasterosteus*). *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 26 (12): 3183–3028.

MEA (Millennium Ecosystem Assessment), 2005. *Ecosystems and human wellbeing: Biodiversity synthesis*. World Resources Institute, Washington DC, USA.

Meira, A., Lopes-Lima, M., Varandas, S., Teixeira, A., Arenas, F., Sousa, R., 2019. Invasive crayfishes as a threat to freshwater bivalves: Interspecific differences and conservation implications. *Science of The Total Environment* 649: 938–948.

Milardi, M., Iemma, A., Waite, I. R., Gavioli, A., Soana, E., Castaldelli, G., 2022. Natural and anthropogenic factors drive large-scale freshwater fish invasions. *Scientific Reports* 12 (1): 10465.

Mojžišová, M., Mrugała, Kozubíková-Balcarová, E., Vlach, P., Svobodová, J., Kouba, A., Petrušek, A., 2020. Crayfish plague in Czechia: Outbreaks from novel sources and testing for chronic infections. *Journal of Invertebrate Pathology* 173: 1–9.

Mrugała, A., Veselý, L., Petrušek, A., Viljamaa-Dirks, S., Kouba, A., 2016. May *Cherax destructor* contribute to *Aphanomyces astaci* spread in Central Europe? *Aquatic Invasions* 11 (4): 459–468.

Musil, J., Jurajda, P., Adámek, Z., Horký, P., Slavík, O., 2010. Non-native fish introductions in the Czech Republic – species inventory, facts and future perspectives. *Journal of Applied Ichthyology* 26: 38–45.

Mussen, T., Peeke, H., 2001. Nocturnal feeding in the marine threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.): Modulation by chemical stimulation. *Behaviour* 138 (7): 857–871.

Nehring, S., 2002. Biological Invasions into German waters: An evaluation of the importance of different human-mediated vectors for nonindigenous macrozoobenthic species. In: Leppäkoski, E., Olenin, S., Gollasch, S., (Eds), *Alien species in European waters*. Kluwer, Dordrecht, pp. 373–383.

Niksirat, H., Hatef, A., Abdoli, A., 2010. Life cycle and feeding habits of the threespined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758): an alien species in the southeast Caspian Sea. *International Aquatic Research* 2: 97–104.

Nilsson, J., 2006. Predation of northern pike (*Esox lucius* L.) eggs: a possible cause of regionally poor recruitment in the Baltic Sea. *Hydrobiologia* 553: 161–169.

Norlin, J. I., Bayley, S. E., Ross, L. C. M., 2005. Submerged macrophytes, zooplankton and the predominance of low- over high-chlorophyll states in western boreal, shallow-water wetlands. *Freshwater Biology* 50: 868–881.

Novitsky, R. A., Son, M. O., 2016. The first record of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginialis*] (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegro* 5: 44–46.

Nunes, A. L., Tricarico, E., Panov, V. E., Cardoso, A. C., Katsanevakis, S., 2015. Pathways and gateways of freshwater invasions in Europe. *Aquatic Invasions* 10 (4): 359–370.

Oficialdegui, F. J., Clavero, M., Sánchez, M. I., Green, A. J., Boyero, L., Michot, T. C., Klose, K., Kawai, T., Lejeune, C., 2019. Unravelling the global invasion routes of a worldwide invader, the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Freshwater Biology* 64 (8): 1382–1400.

Ooue, K., Ishiyama, N., Ichimura, M., Nakamura, F., 2019. Environmental factors affecting the invasion success and morphological responses of a globally introduced crayfish in floodplain waterbodies. *Biological Invasions* 21 (8): 2639–2652.

Östlund-Nilsson, S., Mayer, I., Huntingford, F. A., 2006. *Biology of the three-spined stickleback*. CRC Press, Boca Raton, 408 p.

Paaver, T., Hurt, M., 2009. Do we have any real chance to protect noble crayfish from plague and alien species? Experience of Estonia. In: Kozák, P., Kouba, A. (Eds), *Future of native crayfish in Europe, Regional European Crayfish Workshop, Písek, Česká republika*, p. 31.

Panov, V. E., Alexandrov, B., Arbačiauskas, K., Binimelis, R., Copp, G. H., Grabowski, M., Lucy, F., Leuven, R. S. E. W, Nehring, S., Paunović, M., Semenchenko, V., Son, M. O., 2009. Assessing the risks of aquatic species invasions via European inland waterways: from concepts to environmental indicators. *Integrated Environmental Assessment and Management* 5: 110–126.

Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtyl, M., Franta, P., Tropek, R., Kalous, L., Petrussek, A., Kouba, A., 2016. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: Evidences from the Czech Republic. *Biologia* 71: 1380–1385.

Pârvulescu, L., Togor, A., Lele, S. F., Scheu, S., Șinca, D., Panteleit, J., 2017. First established population of marbled crayfish *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis* (Decapoda, Cambaridae) in Romania. *BioInvasions Record* 6 (4): 357–362.

Petrusek, A., Filipová, L., Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Policar, T., Štambergová, M., Kučera, Z., 2006. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectus limosus*) in the Czech Republic: past and present. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 903–917.

Préau, C., Dubech, P., Sellier, Cheylan, M., Castelnau, F., Beaune, D., 2017. Amphibian response to the non-native fish, *Lepomis gibbosus*: the case of the Pinail Nature Reserve, France. *Herpetological Conservation and Biology* 12 (3): 616–623.



Rajasilta, M., 1980. Food consumption of the three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus* L.). *Annales Zoologici Fennici* 17 (2): 123–126.

Riebel, M., 2020. Aktualizace rozšíření raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) na Vysočině. Bakalářská práce, Přírodovědecká fakulta, Univerzita Palackého v Olomouci.

Polícar, T., Kozák, P., 2000. Výskyt raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany* 36 (1–2): 18–22.

Pöckl, M., Holdich, D. M., Pennerstorfer, J. 2006. Identifying native and alien crayfish species in Europe. European Project CRAYNET, 47 p.

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

Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., Richardson, A., 2013. Ecological roles of crayfish in freshwater and terrestrial habitats. *Freshwaters Crayfish* 19 (2): 197–218.

Reimchen, T. E., 1992. Extended longevity in a large-bodied stickleback, *Gasterosteus*, population. *Canadian Field Naturalist* 106: 129–131.

Rhodaes, R., 1962. The evolution of crayfishes of the genus *Orconectes* section *limosus*. *Ohio Journal of Science* 62: 65–96.

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

Roessink, I., Gylstra, R., Heuts, P. G. M., Specken, B., Ottburg, F., 2017. Gylstra Impact of invasive crayfish on water quality and aquatic macrophytes in the Netherlands. *Aquatic Invasions* 12 (3): 397–404.

Roje, S., Richter, L., Worischka, S., Let, M., Veselý, L., Buřič, M., 2021. Round goby versus marbled crayfish: alien invasive predators and competitors. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 422 (18): 10.

Roljić, R., Savić, N., Nikolić, 2022. First insight into distribution and ecology of *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803) (Decapoda: Astacidae) in the North-Western Bosnia and Herzegovina. *Acta Zoologica Bulgarica* 74 (2): 265–271.

Rösch, R., Baer, J., Brinker, A., 2018. Impact of the invasive three-spined stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) on relative abundance and growth of native pelagic whitefish (*Coregonus wartmanni*) in Upper Lake Constance. *Hydrobiologia* 824: 243–254.

Sakai, A. K., Allendorf, F. W., Holt, J. S., Lodge, D. M., Molofsky, J., With, K. A., Baughman, S., Cabin, R. J., Cohen, J. E., Ellstrand, N. C., McCauley, D. E., O’Neil, P., Parker, I. M., Thompson, J. N., Weller, S. G., 2001. The population biology of invasive species. *Annual Review of Ecology Systematics* 32: 305–332.

Samardžić, M., Lucić, A., Maguire, I., Hudina, S., 2014. The First Record of the Marbled Crayfish (*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginialis*) in Croatia. *Crayfish News* 36 (4): 4.

Sana, S., Hardouin, E. A., Gozlan, R. E., Ercan, D., Tarkan, A. S., Zhang, T., Andreou, D., 2017. Origin and invasion of the emerging infectious pathogen *Sphaerothecum destruens*. *Emerging Microbes & Infections* 6 (8): e76.

Sanna, D., Azzena, I., Scarpa, F., Cossu, P., Pira, A., Gagliardi, F., Casu, M., 2021. First record of the alien species *Procambarus virginialis* Lyko, 2017 in fresh waters of Sardinia and insight into its genetic variability. *Life* 11 (7): 1–17.

Sattler, J. L., Boughman, J. W., 2020. Advancing breeding in stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) to produce two reproductive cycles per year. *Journal of Fish Biology* 97 (5): 1576–1581.

- Savino, J. F., Miller, J. E., 1991. Crayfish (*Orconectes virilis*) feeding on young lake trout (*Salvelinus namaycush*): effect of rock size. *Journal of Freshwater Ecology* 6 (2): 161–170.
- Scott, W. B., Crossman, E. J., 1973. Freshwater fishes of Canada. *Bulletin of Fisheries Research Board of Canada* 184: 1–966.
- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., Maier, G., 2005. Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology* 303A: 393–405.
- Setzer, M., Norrgard, J. R., Jonsson, T., 2011. An invasive crayfish affects egg survival and the potential recovery of an endangered population of Arctic charr. *Freshwater Biology* 56 (12): 2543–2553.
- Scheers, K., Brys, R., Abeel, T., Halfmaerten, D., Neyrinck, S., Adriaens, T., 2021. The invasive parthenogenetic marbled crayfish *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 gets foothold in Belgium. *BioInvasions Records* 10 (2): 326–340.
- Scholtz, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature* 421: 806.
- Schletterer, M., Füreder, L., Bekker, E. I., 2012. Crayfish in Russia: a review of distribution and ecology. In: *Book of abstracts, International Association of Astacology* 19, Innsbruck, Austria, p. 46.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 467–510.
- Smirnov, A. K., Smirnova, E. S., 2019. Final preferred temperature of juvenile three-spined stickleback *Gasterosteus aculeatus* (Linnaeus, 1758). *Inland Water Biology* 12 (1): 83–87.

Soes, D. M., van Eekelen, R., 2006. RivierKreeften een opruuend problem? De Levende Natuur 107: 56–59.

Soes, M., 2007. *Orconectes virilis*: a North American crayfish conquering the Netherlands. In: 15th International Conference on Aquatic Invasive Species, Nijmegen, Nizozemsko, p. 85.

Souty-Grosset, C., Holdich, D. M., Noël, P. Y., Reynolds, J. D., Haffner, P., 2006. Atlas of crayfish in Europe. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 187 pp.

Söderbäck, B., 1994. Interactions among juveniles of two freshwater crayfish species and a predatory fish. *Oecologia* 100 (3): 229–235.

Söderhäll, K., Cerenius, L., 1999. The crayfish plague fungus: History and recent advances. *Freshwater Crayfish* 12: 11–35.

Spikmans, F., Lemmers, P., op den Camp, H. J. M., van Haren, E., Kappen, F., Blaakmeer, A., van der Velde, G., van Langevelde, F., Leuven, R. S. E. W., van Alen, T. A., 2020. Impact of the invasive alien topmouth gudgeon (*Pseudorasbora parva*) and its associated parasite *Sphaerothecum destruens* on native fish species. *Biological Invasions* 22 (6): 1–15.

Statzner, B., Fièvet, E., Champagne, J.-Y., Morel, R., Herouin, E., 2000. Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: biological behavior affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography* 45: 1030–1040.

Sutela, T., Huusko, A., 2000. Varying resistance of zooplankton prey to digestion: Implications for quantifying larval fish diets. *Transactions of the American Fisheries Society* 129 (2): 545–551.

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

Svobodová, Z., 1987. *Toxikologie vodních živočichů*. SZN, Praha, 232 s.

Svobodová, J., Douda, K., Fischer, D., Lapšanská, N., Vlach, P., 2017. Toxic and heavy metals as a cause of crayfish mass mortality from acidified headwater streams. *Ecotoxicology* 26 (2): 261–270.

Svobodová, J., Douda, K., Štambergová, M., Pícek, J., Vlach, P., Fischer, D., 2012. The relationship between water quality and indigenous and alien crayfish distribution in the Czech Republic: patterns and conservation implications. *Aquatic Conservation Marine and Freshwater Ecosystems* 22: 776–786.

Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha, 255 s.

Taylor, C. A., Schuster, G. A., Cooper, J. E., DiStefano, R. J., Eversole, A. G., Hamr, P., Hobbs, H. H., Robinson, H. W., Skelton, C. E., Thoma, R. F., 2007. A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness. *Fisheries* 32: 372–389.

Todorov, M., Antonova, V., Hubenov, Z., Ihtimanska, M., Kenderov, Trichkova, T., Varadinova, E., Deltchev, Ch., 2014. Distribution and current status of stone crayfish populations *Austropotamobius torrentium* (Decapoda: Astacidae) in Natura 2000 protected areas in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* 66 (2): 181–202.

Todorov, M., Trichkova, T., Hubenov, Z., Jurajda, P., 2020. *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) (Decapoda: Cambaridae), a new invasive alien species of European union concern in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica* 72 (1): 113–121.

Tresnakova, N., Kubec, J., Stara, A., Zuskova, E., Faggio, C., Kouba, A., Velisek, J., 2022. Chronic toxicity of primary metabolites of chloroacetamide and glyphosate to early life stages of marbled crayfish *Procambarus virginalis*. *Biology* 11 (6): 927.

Tyler, A. Ch., Lambrinos, J. G., Grosholz, E. D., 2007. Nitrogen inputs promote the spread of an invasive marsh grass. *Ecological Applications* 17 (7): 1886–1898.

Valido, C. A. R., Johnson, M. F., Dugdale, S. J., Cutts, V., Fell, H. G., Higgins, E. A., Tarr, S., Templey, C. M., Algar, A. C., 2021. Thermal sensitivity of feeding and burrowing activity of an invasive crayfish in UK waters. *Ecohydrology* 14 (1): 1–9.

van der Veer, G., Nentwig, W., 2015. Environmental and economic impact assessment of alien and invasive fish species in Europe using the generic impact scoring system. *Ecology of Freshwater Fish* 24 (4): 646–656.

van den Brink, F. W. B., van der Velde, G., Geelen, J. F. M., 1988. Life history parameters and temperature-related activity of an American crayfish, *Orconectes limosus* (Rafineque, 1817) (Crustacea, Decapoda), in the area of the major rivers in the Netherlands. *Archiv für Hydrobiologie* 114: 275–289.

Vaeßen, S., Hollert, H., 2015. Impacts of the North American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on European ecosystems. *Environmental Sciences Europe* 27 (1): 33.

Vedia, I., Almeida, D., Rodeles, A. A., Leunda, P. M., Baquero, E., Galicia, D., Oscoz, J., Elustondo, D., Santamaría, J. M., Miranda, R., 2019. Behavioral interactions and trophic overlap between invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda, Astacidae) and native fishes in iberian rivers. *Water* 11 (3): 459.

Velema, G. J., Rosenfeld, J. S., Taylor, E. B., 2012. Effects of invasive American signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the reproductive behaviour of threespine stickleback (*Gasterosteus aculeatus*) sympatric species pairs. *Canadian Journal of Zoology* 90 (11): 1328–1338.

Veselý, L., Boukal, D. S., Buřič, M., Kuklina, I., Fort, M., Yazicioglu, B., Prchal, M., Kozák, P., Kouba, A., Sentis, A., 2019. Temperature and prey density jointly influence trophic and non-trophic interactions in multiple predator communities. *Freshwater Biology* 64 (11): 1984–1993.

Veselý, L., Buřič, M., Kouba, A., 2015. Hardy exotic species in temperate zone: can „warm water“ crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Scientific reports* 5 (1): 1–7.

Veselý, L., Ruokonen, T. J., Weiperth, A., Kubec, J., Szajbert, B., Guo, W., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Hämäläinen, H., Kouba, A., 2021. Trophic niches of three sympatric invasive crayfish of EU concern. *Hydrobiologia* 848: 727–737.

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

Vogt, G., 2007. Exposure of the eggs to 17 $\alpha$ -methyl testosterone reduced hatchling success and growth and elicited teratogenic effects in postembryonic life stages of crayfish. *Aquatic Toxicology* 85: 291–296.

Vogt, G., 2008. Investigation of hatching and early postembryonic life of freshwater crayfish by in vitro culture, behavioral analysis, and light and electron microscopy. *Journal of Morphology* 269: 790–811.

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

Vogt, G., Huber, M., Thiemann, M., van den Boogaart, G., Schmitz, O. J., Schubart, C. D., 2008. Production of different phenotypes from the same genotype in the same environment by developmental variation. *Journal of Experimental Biology* 211: 510–523.

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

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

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

Weiperth, A., Gál, B., Kuříková, P., Bláha, M., Kouba, A., Patoka, J., 2017. *Cambarellus patzcuarensis* in Hungary: The first dwarf crayfish established outside of North America. *Biologia* 72 (12): 1529–1532.

Westman, K., Pursiainen, M., 1984. Introduction of the American crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland; impact on the native crayfish (*Astacus astacus*). EIFACTechnical Paper suppl. 42: 420–426.

Williamson, M., Fitter, A., 1996. The varying success of invaders. *Ecology* 77 (6): 1661–1666.

Williamson, M. H., Brown, K. C., 1986. The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London Series B* 314: 505–522.

Wootton, R. J., 1976. *The biology of the sticklebacks*. Academic Press, New York.

Worgan, J. P., FitzGerald, G. J., 1981. Diel activity and diet of three sympatric sticklebacks in tidal salt marsh pools. *Canadian Journal of Zoology* 59 (12): 2375–2379.

Yue, G. H., Wang, G. L., Zhu, B. Q., Wang, C. M., Zhu, Z. Y., Lo, L. C., 2008. Discovery of four natural clones in a crayfish species *Procambarus clarkii*. *International Journal of Biological Species* 4: 279–282.

Zoric, K. S., Atanackovic, A. D., Ilic, M. D., Csanyi, B., Paunovic, M. M., 2020. The spiny-cheek crayfish *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) (Decapoda: Cambaridae) invades new areas in Serbian inland waters. *Acta Zoologica Bulgarica* 72 (4): 623–627.



## 9. Přílohy

**Příloha č. 1:** Seznam lokalit s výskytem koljušky tříostné v České republice. Číslo představuje označení lokalit s výskytem koljušky na mapě České republiky (Obrázek č. 3). Písmena „a–ch“ představují více záznamů z jedné lokality na území v mapě. ID je identifikační číslo lokality v Nálezové databáze AOPK.

Číslo	Název lokality	Obec	Rok nálezů	Zdroj	ID	GPS
1	Starý rybník	Skalná	2009	Tájková & Matějů	33938454	50°10'14.1"N, 12°20'48.2"E
2a	Ohře	Loket	2013	Matějů Jan	36005011	50°11'38.0"N, 12°44'27.3"E
2b	Ohře	Loket	2015	Adamec Petr	34949176	50°11'25.3"N, 12°44'58.7"E
2c	Ohře	Loket	2019	Ševčík Leoš	48585285	50°11'07.1"N, 12°45'01.9"E
3	Ohře	Doubí	2013	Matějů Jan	36005020	50°12'44.9"N, 12°49'00.3"E
4	Ohře	Muzikov	2021	Tájek Přemysl	51313427	50°14'35.2"N, 12°56'43.4"E
5	Ohře	Šemnice	2013	Matějů Jan	36004965	50°14'37.7"N, 12°59'14.3"E
6	Ohře	Vojkovice	2013	Matějů Jan	36005021	50°18'35.4"N, 13°01'13.2"E
7	Ohře	Boč	2013	Matějů Jan	36005029	50°21'37.6"N, 13°04'58.7"E
8	Ohře	Želina	2019	Míkl Libor	50219148	50°21'49.7"N, 13°17'36.8"E

<b>Číslo</b>	<b>Název lokality</b>	<b>Obec</b>	<b>Rok nálezu</b>	<b>Zdroj</b>	<b>ID</b>	<b>GPS</b>
9	Olešná	Rakovník	2004	Český rybářský svaz	3607750	50°07'54.1"N, 13°43'18.2"E
10	Ohře	Březno	2021	Farský Kamil	51152592	50°21'29.2"N, 13°44'10.4"E
11a	Ohře	Obora	2020	Muška Milan	49950025	50°22'20.3"N, 13°51'07.2"E
11b	Ohře	Vršovice	2020	Muška Milan	49950075	50°22'32.2"N, 13°51'35.1"E
12	Žejdlík	Třebívlice	2019	Vlach Pavel	47990648	50°27'56.2"N, 13°54'16.2"E
13a	Ohře	Brozany nad Ohří	2020	Porteš Michal	48846178	50°27'06.9"N, 14°09'24.3"E
13b	Ohře	Doksany	2021	Waldhauserová Irena	51007963	50°27'29.8"N, 14°09'26.8"E
14	Finské Domky – příkop	Terezín	2021	Porš Jaroslav	51833607	50°30'21.1"N, 14°08'51.2"E
15	Labe	Střekov – Hřensko	1950–1999	Šutera Václav	32503861	50°38'21.2"N, 14°02'56.2"E
16	Labe – tůň	Boletice nad Labem	2011	Jurajda Pavel	41972361	50°44'43.5"N, 14°10'59.7"E
17	Labe	Děčín	2017	Chytrý Martin	43450889	50°46'54.3"N, 14°12'25.6"E
18	Mandava	Vansdorf	2006	ČHMÚ	43446545	50°55'09.9"N, 14°36'25.0"E
19	Mandava	Vansdorf	2006	ČHMÚ	43446551	50°54'18.6"N, 14°39'07.2"E
20	Labe	Mělník – Kly	2004	Český rybářský svaz	479954	50°23'40.8"N, 14°27'30.7"E
21a	Vehlovická tůň	Mělník	2004	Český rybářský svaz	478563	50°23'24.1"N, 14°27'39.3"E

<b>Číslo</b>	<b>Název lokality</b>	<b>Obec</b>	<b>Rok nálezu</b>	<b>Zdroj</b>	<b>ID</b>	<b>GPS</b>
21b	Pšovka	Mělník	2018	Beran Luboš	45574387	50°21'35.4"N, 14°28'23.8"E
21c	Pšovka	Mělník	2018	Beran Luboš	45574404	50°21'04.4"N, 14°29'21.5"E
21d	Pšovka	Mělník	2018	Beran Luboš	45574390	50°20'57.7"N, 14°29'35.1"E
21e	Pšovka	Staré Rousovice	2018	Beran Luboš	45574400	50°20'41.1"N, 14°30'10.1"E
21f	Pšovka	Skruhov	2018	Beran Luboš	45574396	50°20'27.2"N, 14°30'43.1"E
21g	Pšovka	Velký Borek	2014	Křesina Jiří	33907694	50°20'31.1"N, 14°31'09.9"E
22a	Lužecká tůň	Lužec nad Vltavou	2004	Český rybářský svaz	478678	50°19'13.5"N, 14°23'40.5"E
22b	Chramostek, Vrbno	Chramostek, Vrbno	2004	Český rybářský svaz	478653	50°19'41.7"N, 14°25'10.6"E
23	Černávka	Chlumín	2009	Waldhauser Martin	11541244	50°17'01.9"N, 14°26'47.8"E
24a	Čimický rybník	Praha Čimice	2020	Kralovcova Petra	49047865	50°08'23.3"N, 14°25'43.2"E
24b	Zátišský potok	Praha Hodkovičky	2004	Sedláček Jindřich	34836726	50°01'02.4"N, 14°24'50.3"E
24c	Maškův mlýn – rybník	Zadní Kopanina	2016	Veselý Jaroslav	37012409	49°59'58.3"N, 14°18'57.0"E
24d	Radotínský potok	Praha Radotín	1977–1979	Čihař Jiří	11481695	49°59'33.5"N, 14°20'46.1"E
24e	Lipanský potok	Praha-Lipence	2002	Sedláček Jindřich	34836724	49°57'53.7"N, 14°21'47.8"E

<b>Číslo</b>	<b>Název lokality</b>	<b>Obec</b>	<b>Rok nálezu</b>	<b>Zdroj</b>	<b>ID</b>	<b>GPS</b>
24f	Lipence – rákosina	Praha-Lipence	2015	Sedláček Jindřich	36059117	49°57'43.6"N, 14°21'18.6"E
24g	Lipanský potok	Praha-Lipence	2015	Sedláček Jindřich	36101128	49°57'41.2"N, 14°21'02.9"E
24h	Splávek	Praha-Lipence	2002	Sedláček Jindřich	34836725	49°57'38.1"N, 14°21'48.6"E
25a	Ctěnický potok	Přezletice	2013	Waldhauser Martin	26751261	50°09'12.5"N, 14°35'03.0"E
25b	Rokytky	Praha-Běchovice	2017	Merta Lukáš	45750256	50°04'50.9"N, 14°36'27.4"E
26a	Hladoměř	Stará Lysá	2013	Šandera Martin	33865733	50°12'54.7"N, 14°47'55.8"E
26b	Mlynařice – přítok	Lysá nad Labem	2020	Beran Luboš	49953612	50°11'52.9"N, 14°49'07.9"E
26c	Mlynařice – přítok	Lysá nad Labem	2008	Moravec Pavel	3678063	50°11'41.4"N, 14°49'07.3"E
26d	Litolská svodnice	Lysá nad Labem	2020	Beran Luboš	49928461	50°11'08.4"N, 14°51'35.9"E
26e	Litolská svodnice	Lysá nad Labem	2020	Beran Luboš	49928470	50°11'04.6"N, 14°51'23.2"E
26f	Litolská svodnice	Lysá nad Labem	2021	Studecký & Grünwald	51015683	50°11'05.1"N, 14°50'58.9"E
26g	Semický potok	Přerov nad Labem	2019	Beran Luboš	47727443	50°10'41.3"N, 14°50'34.4"E
26h	Kounický potok	Přerov nad Labem	2009	ČHMÚ	43447107	50°10'25.6"N, 14°49'51.5"E
26ch	Výmola	Sedlčanky	2010	Vlach Pavel	23416273	50°10'07.3"N, 14°47'36.9"E
27a	Týnický potok	Břežany II	2012	Matthey Denis	33654207	50°05'38.0"N, 14°48'11.0"E

<b>Číslo</b>	<b>Název lokality</b>	<b>Obec</b>	<b>Rok nálezu</b>	<b>Zdroj</b>	<b>ID</b>	<b>GPS</b>
27b	Týnický potok	Vykáň	2021	Muška Milan	51290024	50°07'04.9"N, 14°48'45.4"E
27c	Týnický potok	Vykáň	2021	Lučan Radek	50991025	50°07'07.7"N, 14°49'00.4"E
27d	Týnický potok	Vykáň	2021	Muška Milan	51290028	50°07'10.4"N, 14°49'25.8"E
27e	pískovna Horka- Kounice	Chrást u Poříčan	2016	Matthey Denis	37086840	50°07'22.6"N, 14°52'31.6"E
27f	pískovna Horka- Kounice	Chrást u Poříčan	2021	Lučan Radek	51117046	50°07'17.1"N, 14°52'39.2"E
28	Olšovka	Lochenice	2001	Dušek Jan	13539417	50°16'34.0"N, 15°48'50.6"E
29	Josefovské louky	Starý Ples	2017	Michálek Břeněk	39291679	50°20'34.7"N, 15°56'52.4"E
30	Metuje	Jestřebí – Bábí	2004	Český rybářský svaz	3292880	50°24'17.7"N, 16°09'26.7"E
31	Divoká Orlice	Čestice	1988	Vogel B.	49957635	50°07'19.6"N, 16°08'47.2"E
32a	rybník Grunda	Kostelec nad Orlicí	1990	Lohniský K.	49957901	50°07'01.1"N, 16°13'01.5"E
32b	rybník Grunda - odtok	Kostelec nad Orlicí	1991	Lohniský K.	49957915	50°07'00.6"N, 16°12'56.8"E
33	Výškovické tůně	Ostrava	2004	Český rybářský svaz	3301642	49°47'22.8"N, 18°13'05.1"E
34	Bečva	Dluhonice	2007	ČHMÚ	43446752	49°26'57.9"N, 17°24'35.7"E

<b>Číslo</b>	<b>Název lokality</b>	<b>Obec</b>	<b>Rok nálezu</b>	<b>Zdroj</b>	<b>ID</b>	<b>GPS</b>
35a	Knínice tůň	Moravské Knínice	2013	Koutný Petr	31329333	49°17'09.1"N, 16°29'33.7"E
35b	Knínice tůň	Moravské Knínice	2015	Koutný Petr	34693944	49°17'10.4"N, 16°29'28.3"E
36	Kraví hora	Brno-Veveří	2020	Krása Antonín	48667443	49°12'10.6"N, 16°34'58.3"E
37a	PR Černovický hájek	Brněnské Ivanovice	1985	Krása Antonín	3379036	49°09'55.7"N, 16°38'46.0"E
37b	Ivanovický potok	Brněnské Ivanovice	2015	Halačka Karel	36571681	49°09'29.9"N, 16°38'33.5"E
37c	Ivanovický potok	Brněnské Ivanovice	2015	Halačka Karel	36571678	49°09'26.2"N, 16°38'29.0"E
37d	Ivanovický potok	Brněnské Ivanovice	2015	Halačka Karel	36570424	49°09'26.4"N, 16°38'31.6"E
37e	Ivanovický potok	Brno-Chrlice	2004	Český rybářský svaz	3317722	49°08'10.4"N, 16°38'36.4"E
38a	Svratka	Rajhradice	2006	ČHMÚ	43446473	49°05'37.2"N, 16°37'11.3"E
38b	meliorační kanál	Rajhradice	2016	Riebel Martin	49805407	49°05'45.5"N, 16°37'27.6"E
39	Jihlava	Letkovice	2004	Český rybářský svaz	3299748	49°05'28.5"N, 16°20'37.6"E
40	Trnávka	Želiv	2004	Český rybářský svaz	3294146	49°31'02.3"N, 15°12'41.8"E
41	rybníček pod Homolí	Bavorov	2010	Kortan David	12171052	49°07'34.9"N, 14°03'48.0"E

\* PR – přírodní rezervace, ČHMÚ – Český hydrometeorologický ústav