

Jihočeská univerzita v Českých
Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Diplomová práce

**Aktivita raka mramorovaného
v závislosti na reprodukčním cyklu**

Autor: Bc. Kateřina Marková

Vedoucí diplomové práce: doc. Antonín Kouba

Konzultant diplomové práce: MSc. Ismael Soto Almena

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

Forma studia: Prezenční

České Budějovice, 2024

Prohlašuji, že jsem autorkou této kvalifikační práce a že jsem ji vypracovala pouze s použitím pramenů a literatury uvedených v seznamu použitých zdrojů.

V Českých Budějovicích

19.4.2024

Podpis studenta

Bc. Kateřina Marková

Poděkování

Touto cestou bych ráda poděkovala svému vedoucímu, doc. Antonínu Koubovi, za jeho cenné rady, trpělivost a ochotu v průběhu tvorby mé diplomové práce. Bez jeho podpory by tato práce nebyla možná. Děkuji mu za odbornou a věcnou kritiku, která mi umožnila zlepšit kvalitu a obsah práce. Dále bych chtěla poděkovat konzultantovi mé diplomové práce MSc. Ismaelovi Soto Almenovi za poskytnuté informace a pomoc při analýze dat. Také děkuji rodině, která mě vždy podporovala a vytvářela mi tak vynikající podmínky pro studium.

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH

Fakulta rybářství a ochrany vod

Akademický rok: 2021/2022

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(projektu, uměleckého díla, uměleckého výkonu)

Jméno a příjmení: **Bc. Kateřina MARKOVÁ**
Osobní číslo: **V21N008P**
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**
Studijní obor: **Rybářství a ochrana vod**
Téma práce: **Aktivita raka mramorovaného v závislosti na reprodukčním cyklu**
Zadávající katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Zásady pro vypracování

Je známo, že samci a samice raků velkou měrou mění své chování v závislosti na reprodukci. Například samci jsou velmi aktivní v době páření, naopak samice svou zásadně aktivitu omezují po ovulaci a připevnění vajíček. Zajímavým modelovým druhem může být prozatím málo prostudovaný rak mramorovaný *Procambarus virginalis*. Jedná se o partenogenetický druh, u kterého jsou známy pouze samice. Rozdíl v aktivitě samic s vajíčky a bez nich je očekávatelný, vzhledem k časté reprodukci však má značná část populace samic vyvinuté bílkovinné žlázy, tzv. glair glands, jež naznačují brzké rozmnožování. Zda a jak se aktivita račích samic v této fázi reprodukce liší od dříve jmenovaných skupin však prozatím není známo. Tato problematika je zajímavá z pohledu obecně biologického, má však i praktické důsledky. Rak mramorovaný je stále častěji zahrnován do etologických experimentů (např. v rámci ekotoxikologických pokusů) jako užitečný modelový druh. Pro tento účel jsou zpravidla využívány samice bez vajíček. Značná část jich však může být v období před ovulací (se žlázami) a není zřejmé, zda je jejich chování již v této fázi rovněž ovlivněno.

Cílem této diplomové práce bude vypracování literárního přehledu na téma chování raků v závislosti na reprodukci. Experimentální část bude zaměřena na porovnání aktivity samic raka mramorovaného v závislosti na reprodukčním cyklu.

Rozsah pracovní zprávy: **40-80 stran**
Rozsah grafických prací: **dle potřeby**
Forma zpracování diplomové práce: **tištěná**

Seznam doporučené literatury:

- Aiken, D. E. (1969). Ovarian maturation and egg laying in the crayfish *Orconectes virilis*: influence of temperature and photoperiod. *Canadian Journal of Zoology*, 47(5), 931-935.
- Berrill, M., & Arsenault, M. (1984). The breeding behaviour of a northern temperate orconectid crayfish, *Orconectes rusticus*. *Animal Behaviour*, 32(2), 333-339.
- Buřič, M., Kozák, P., & Kouba, A. (2009). Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir. *Archiv für Hydrobiologie*, 174(4), 329-337.
- Buřič, M., Kouba, A., & Kozák, P. (2009). Spring mating period in *Orconectes limosus*: the reason for movement. *Aquatic sciences*, 71(4), 473-477.
- Fero, K. C., & Moore, P. A. (2014). Shelter availability influences social behavior and habitat choice in crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour*, 151(1), 103-123.
- Gebauer, R., Veselý, L., Vanina, T., Buřič, M., Kouba, A., & Drozd, B. (2019). Prediction of ecological impact of two alien gobiids in habitat structures of differing complexity. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 76(11), 1954-1961.
- Holdich, D. M. (Ed.). (2002). *Biology of Freshwater Crayfish*. Oxford: Blackwell Science.
- 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.

Martin III, A. L., & Moore, P. A. (2010). The influence of reproductive state on the agonistic interactions between male and female crayfish (*Orconectes rusticus*). *Behaviour*, 1309-1325.

South, J., McCard, M., Khosa, D., Mofu, L., Madzivanzira, T. C., Dick, J. T., & Weyl, O. L. (2019). The effect of prey identity and substrate type on the functional response of a globally invasive crayfish. *NeoBiota*, 52, 9.

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

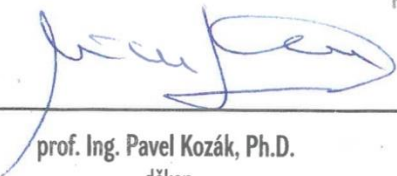
Vedoucí diplomové práce: doc. Ing. Antonín Kouba, Ph.D.
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Konzultant diplomové práce: MSc. Ismael Soto Almena

Datum zadání diplomové práce: 21. ledna 2022

Termín odevzdání diplomové práce: 2. května 2023

JIHOČESKÁ UNIVERZITA
V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
FAKULTA RYBÁŘSTVÍ A OCHRANY VOD
Zátiší 728/II
389 25 Vodňany (2)
L.S.

12. 
prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
děkan


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

OBSAH

1. ÚVOD	7
2. LITERÁRNÍ PŘEHLED	9
2.1. Aktivita raků.....	9
2.1.1. Potravní aktivita	12
2.1.2. Využívání úkrytů.....	15
2.2. Rak mramorovaný	17
2.2.1. Popis druhu.....	17
2.2.2. Původ a areál rozšíření	18
2.2.2.1. Rozšíření v České republice	22
2.2.3. Ekologie	22
2.2.4. Biologie	24
2.2.4.1. Reprodukční cyklus	24
2.3. Využití raka mramorovaného jako modelového druhu	26
3. MATERIÁL A METODIKA	27
3.1. Materiál	27
3.2. Experiment 1: Porovnání potravního chování samic pomocí analýzy funkční odpovědi.....	28
3.3. Experiment 2: Vliv přítomnosti úkrytů na potravní aktivitu samic	29
3.4. Statistická analýza dat	30
4. VÝSLEDKY	32
5. DISKUSE	38
6. ZÁVĚR	43
7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY	44
8. PŘÍLOHA	58
9. ABSTRAKT	59
10. ABSTRACT	61

1. ÚVOD

Rozšíření organismů a jejich společenstev v prostoru a čase, které se na světě formují už miliardy let, bylo antropogenními změnami především v posledních staletích výrazně narušeno. Jedním z důsledků této lidské činnosti jsou globální biologické invaze nepůvodních organismů. Tyto druhy byly na světě rozšířeny mimo své původní areály úmyslnou, ale i neúmyslnou lidskou činností. Motivace byly různé, v případě sladkovodních živočichů především jejich cílené využití v rybářství a akvakultuře. S rostoucím zájmem světového obchodu o stále nové atraktivní druhy se i touto cestou nepůvodní druhy šíří a počet takových případů roste. Převážná část těchto organismů nemá z ekologického či ekonomického hlediska v novém prostředí žádný významný dopad. Sladkovodní druhy raků jsou však modelovou skupinou, jejíž chování v novém prostředí je problematické velmi často. Jejich výskyt v ekosystémech může ovlivnit původní druhovou biodiverzitu, narušit fungování celého ekosystému nebo způsobit rozsáhlé ekologické a ekonomické škody. Druhy, které se dostaly mimo svůj původní areál, kde se etablovaly a začaly šířit označujeme jako invazní. Výskyt nepůvodních invazních druhů raků na našem území negativně ovlivňuje zdejší ekosystémy. Tlak, který vyvíjejí, má za následek nejen ztrátu biodiverzity, ale kvůli takřka nemožné eliminaci v přírodě již etablovaných populací způsobuje často nevratné změny v daném prostředí. Úspěšná invaze těchto nepůvodních druhů raků, oproti rakům na našem území původním, často spočívá především v přenosu různých chorob (v případě raků především račího moru), dále pak v jejich rychlejším růstu, větší aktivitě a agresivitě, časném dospívání nebo vyšší plodnosti.

Chování raků je výrazně ovlivněno pohlavím a fází reprodukčního cyklu, ve které se nacházejí. Například samci jsou v době páření velmi aktivní a často mezi sebou bojují o teritoria a přístup k samicím. U samic se chování liší podle toho, zda jsou reprodukčně aktivní či nikoliv. Samice raků bez vajíček se často věnují hledání potravy a partnerů pro páření a vyznačují se vyšší pohybovou aktivitou než samice s vajíčky. Samice po ovulaci a připevnění vajíček svou aktivitu zásadně omezují a často využívají různé druhy úkrytů. Snížená aktivita samic s vajíčky je spojena také s nižší úrovní agresivity vůči ostatním jedincům, ale i sníženým příjmem potravy.

Zajímavým modelovým druhem pro zkoumání rozdílné aktivity v závislosti na reprodukčním cyklu může být nepůvodní invazní druh rak mramorovaný *Procambarus virginalis* Lyko, 2017. Jedná se o jediný známý račí druh, který se rozmnožuje apomiktickou

partenogenezi, a u kterého jsou známy pouze samice. Samčí pohlaví, a tudíž ani sexuální rozmnožování, se u tohoto druhu nevyskytuje. Výše naznačený rozdíl v aktivitě samic s vajíčky a bez nich je očekávatelný. Nicméně samice raka mramorovaného se v optimálních životních podmínkách dokáží velmi rychle množit a značná část populace má vyvinuté bílkovinné žlázy (anglicky *glair glands*) jenž naznačují brzké rozmnožování (období před ovulací). Zda a jak se aktivita samic v této fázi reprodukce liší od samic nesoucí vajíčka a bez vajíček však prozatím není známá. Kromě úhlu pohledu obecně biologického (studiem raka mramorovaného můžeme usuzovat na změny chování i u jiných druhů raků) má tato problematika i praktické důsledky. Rak mramorovaný je totiž stále více využíván jako modelový druh v různých oblastech výzkumu, například v ekotoxikologii, kde jsou mimo jiné sledovány i jeho etologické projevy, které jsou nutně ovlivněny jeho reprodukčním cyklem. Z toho důvodu se obvykle využívají samice bez vajíček (samice s vajíčky jsou využívány vzácně, případně je tato skutečnost náležitě zohledněna v rámci analýzy dat). Tímto je však opomíjeno, že značná část samic může být v období před ovulací, tedy s vyvinutými bílkovinnými žlázami a doposud není zřejmé, zda je jejich aktivita a chování v této fázi reprodukčního cyklu již významně ovlivněno (podobně jako u samic nesoucí vajíčka), či nikoliv.

Cílem této diplomové práce bylo vypracování literárního přehledu na téma aktivity raků, především jejich potravní aktivity a využívání úkrytů, včetně důrazu na roli pohlaví a reprodukčního cyklu. Zaměřila jsem se také na samotnou charakteristiku raka mramorovaného a jeho využitelnost jako modelového biologického druhu, neboť na něm spočívala experimentální část mé práce. Zde jsem porovnávala potravní chování tří skupin samic raka mramorovaného: samice s vajíčky, s vyvinutými bílkovinnými žlázami a bez vajíček za pomoci metody pro ekologické hodnocení potravního chování a vztahu predátora ke kořisti v různých hustotách kořisti v podobě larev pakomára kouřového *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) pomocí tzv. funkční odpovědi (*functional response*). V druhém pokusu byly tyto skupiny testovány v jedné hustotě kořisti, a to v přítomnosti a nepřítomnosti úkrytu, jakožto zdroj, který může modulovat příjem potravy.

2. LITERÁRNÍ PŘEHLED

2.1. Aktivita raků

Pohyb je základním projevem aktivity živých organismů. Aktivita raků může být motivována řadou faktorů, například vyhledáváním potravy, partnera, úkrytů či lepších životních podmínek. Významnými stimuly, které mohou ovlivňovat aktivitu raků mohou být například populační hustota či přítomnost predátorů na dané lokalitě. Raci jsou obecně aktivní především v noci s vrcholem při stmívání a rozednění (Holdich, 2002), ale některé druhy jsou více aktivní přes den, což jim umožňuje lépe využívat potravní zdroje (především jsou-li na dané lokalitě omezené), ale zároveň zvyšuje riziko predace (Kubec a kol., 2019). Přesun jedince, ať už na kratší či delší vzdálenost umožňující změnu stanoviště je tak kompromisem mezi případnými benefity takového přesunu a riziky s ním spojenými (Cote a kol., 2010).

Aktivita raků, stejně jako u mnoha dalších organismů, je ovlivněna cyklem světla a tmy. Většina druhů raků je aktivní v noci, kdy hledají potravu, páří se (v reprodukční sezóně) nebo se svlékají. Svlékání raků je proces, při kterém dochází k řadě fyziologických, biochemických ale i anatomických změn. V tomto vysoce rizikovém období mají raci specifický způsob chování s omezeným způsobem příjmu potravy a sníženou pohybovou aktivitou. Nejvyšší riziko je v tomto období spojeno se selháním samotného procesu svlékání (neschopnost dokonale se svléci) či predace ze strany přirozených nepřátel, obvykle ryb, ale i ostatních raků – kanibalismus je u této skupiny velmi dobře popsán (Reynolds, 2002; Veselý a kol., 2020). Noční svlékání je známé například pro raka ničivého *Cherax destructor* (Clark, 1936; Sokal, 1988), zatímco rak červený *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) a rak říční *Astacus astacus* Linnaeus, 1758 se svlékají především během dne (Culley a Doubinis-Gray, 1987; Franke a kol., 2013). Během dne se raci obvykle skrývají v norách nebo jiných úkrytech. Nicméně, je třeba brát v úvahu, že každý druh má své vlastní biologické charakteristiky, které se mohou lišit i v závislosti na místních podmínkách prostředí. Dle Flinta (1977) je například rak signální *Pacifastacus leniusculus* Dana, 1852 známý především noční aktivitou, podobně jako rak říční, s výrazným cirkadiánním rytmem. Čtyřleté radiotelemetrické sledování raků signálních v horské řece v severní Anglii ukázalo, že raci byli aktivní především během léta a nejdůležitější roli v jejich aktivitě hrála teplota, avšak ne jejich pohlaví nebo velikost (Bubb a kol., 2004).

Také hledání partnera a páření je často doprovázeno vysokou pohybovou aktivitou. Například u raka statného *Faxonius virilis* (Hagen, 1870) jsou ve vztahu s pohlavím a reprodukčním cyklem známy rozdíly v migraci. U tohoto druhu zůstávají samice s nasazenými vajíčky na jaře na stanovišti do té doby, dokud se ráčata zcela neosamostatní. Na léto pak migrují směrem po proudu a na podzim se vracejí zpět, aby vybudovaly či vyhledaly vhodný úkryt pro přezimování (Hazlett a kol., 1979). Po skončení období páření raci svou aktivitu snižují a využívají spíše lokální přesuny, kdy se přesouvají mezi jednotlivými úkryty, které již v minulosti obývali (Buřič, 2006). Obecně lze říci, že jsou jedinci či celá populace vystaveni volbě, zda za daných podmínek zůstat a omezit svůj růst a reprodukci či se aktivně přesunovat za potencionálně lepšími podmínkami (Einum a kol., 2006), avšak vystavením se rizikům větších energetických nákladů souvisejícím s vlastním přesunem, nalezením vhodného stanoviště a jeho obhájením, ale i predace (Gherardi, 2007). Různé velikostní či vývojové skupiny raků mohou mít různou reprodukční aktivitu a chování. Například starší samci se často chovají agresivně a brání si svá teritoria proti mladším samcům a neplodným samicím. Fyziologické změny během období páření jsou považovány za základní mechanismus, který vede k vyšším úrovním agrese (Turner a Iverson, 1973; Cavigelli a Pereira, 2000). Samci jsou obvykle dominantnější, více se podílejí na agresivních interakcích a často dochází k zápasům s dalšími samci o získání samice (Bojbjerg, 1956). To vysvětluje, proč mají samci častěji chybějící či regenerující klepeta či vyšší četnost jizev (Gherardi a kol., 2000; Musil, 2007). Gherardiová a kol. (2000) doplňují, že jedinci s jedním klepetem, i když potenciálně dominantnější, se méně často přibližují k soupeři a méně často zápasí.

Právě reprodukcující se samice raků jsou méně aktivní, protože se zaměřují na ochranu svých vajíček či čerstvě vylíhlých rácat a minimalizování rizika predace (jak svého potomstva, tak své vlastní; Kouba, 2007). Jednou z příčin je také energetická náročnost nesení vajíček. Samice s vajíčky se často zdržují na jednom místě a vyhledávají bezpečné úkryty (Štambergová a kol, 2009). Svě potomstvo aktivně čistí pereopody od nečistot, odumřelých vajíček, juvenilů (mj. prevence šíření případného zaplísnění) a pohyby pleopodů ovívá (přívod čerstvé kyslíkaté vody a odnos nečistot; Kozák a kol., 2008). Jejich aktivita je tedy charakteristická nižší úrovní agresivity vůči ostatním jedincům a omezením příjmu potravy, pro který je pohybová aktivita důležitá.

Samice raků s bílkovinnými žlázami ještě nemají nakladená vajíčka, ale tyto žlázy jim umožňují produkovat speciální proteinový sekret, který narušuje stěnu spermatoforů (u sexuálně se rozmnožujících druhů raků) a po naklazení vajíček slouží k jejich ochraně a je

klíčový pro úspěšné připevnění na pleopody (Štambergová a kol., 2009). Lze uvažovat, že samice raků s bílkovinnými žlázami, stejně jako samice s vajíčky jsou méně aktivní a více se soustředí na reprodukční fázi, zatímco samice bez vajíček se více věnují vyhledávání potravy a vhodného úkrytu. Lze hypotetizovat, že i příjem potravy bude u samic s plně vyvinutými vaječníky nižší jednoduše proto, že zabírají významnou část hlavohrudí a prostor pro vlastní trávicí systém u nich bude omezenější. Konkrétní studie zabývající se podrobněji problematikou samic s výskytem bílkovinných žláz jsou však spíše vzácné (Hossain a kol., 2019; Kubec a kol., 2019).

Hnací silou ekologických změn jsou také léčiva, která se prostřednictvím odpadních vod dnes a denně dostávají do přírodních ekosystémů a vyvolávají změny chování ryb a dalších vodních bezobratlých (Brodin a kol., 2013; Buřič a kol., 2018). Hossain a kol. (2019) vystavili raky mramorované po dobu 7 a 21 dnů nízkým koncentracím metamfetaminu a sertralinu. Doba expozice byla založena na mechanismu účinku vybraných sloučenin a polovina pokusů byla provedena bez přítomnosti úkrytu a polovina s úkrytem. V porovnání s kontrolou vykazovali vystavení raci u obou látek výrazně vyšší aktivitu a trávili výrazně více času mimo úkryt. Během experimentu se u řady samic vyvinuly bílkovinné žlázy a výsledky ukázaly, že metamfetamin v přítomnosti úkrytu je u samic s bílkovinnými žlázami spojen se sníženou aktivitou a zkráceným časem pobytu mimo úkryt. V expozici sertralinu bez přítomnosti úkrytu se samice se žlázami pohybovaly na výrazně kratší vzdálenosti, ale vyšší rychlostí a taktéž vykazovaly sníženou aktivitu (Hossain a kol., 2019). Navazujícím experimentem byla studie Kubce a kol. (2019), kteří raky mramorované vystavili psychotropním látkám venlafaxinu a oxazepamu. Zatímco v působení venlafaxinu nebyly pozorovány průkazné změny v chování, v expozici oxazepamu se raci v porovnání s kontrolou pohybovali na delší vzdálenosti a vykazovali vyšší aktivitu. Autoři pozorovali také změněné chování u raků s vyvinutými bílkovinnými žlázami. Tyto samice totiž zpravidla omezují svou aktivitu, aby ochránili své budoucí potomky, což se projevuje nižší aktivitou a kratší uraženou vzdáleností. U exponovaných samic s bílkovinnými žlázami však tento vzorec chyběl. Chování samic v těchto experimentech pravděpodobně souviselo s mateřskými vlastnostmi. Z dostupných studií totiž víme, že samice jsou během rozmnožování mnohem méně aktivní než nereprodukcující samice (Gherardi 2002) a jejich mateřské chování bylo pravděpodobně působením chemikálií potlačeno. V přirozených podmínkách mohou takové situace zvyšovat nejen riziko predace ale i ovlivňovat průběh samotné reprodukce (Kubec a kol., 2019).

2.1.1. Potravní aktivita

Nejběžnější račí aktivita je spojena s hledáním a požíváním potravy (Davis a Huber, 2007; Groza a kol., 2016). Raci jsou všežravci – omnivoři. Jejich potravu tvoří jak živočišná, tak rostlinná složka, přičemž významnou součástí je odumřelá organická hmota různého původu – detrit. Zvolený druh přijímané potravy se pak odvíjí od ročního období a aktuální dostupnosti potravy, ale i stáří či fyziologického stavu daného jedince. Například Goddard (1988) udává, že juvenilové spíše upřednostňují živočišnou složku, podporující rychlý somatický růst, zatímco dospělí jedinci rostlinnou složku potravy a detrit. Největší příjem potravy je u raků zaznamenáván v létě a na podzim (Guan a Wiles, 1998). V případě raka pruhovaného *Faxonius limosus* Rafinesque, 1817 Vojtkovská a kol. (2014) uvádí, že množství a složení potravy se mění v průběhu roku. V žaludcích raků celoročně převládala neživočišná potrava, jako jsou detrit, řasy a rostliny. V jarních měsících byla živočišná potrava přítomna v žaludcích 50 % studovaných jedinců, zatímco v létě a na podzim u více než 80 %. Podle autorů D'Abrama a Robinsona (1989) má konzumace detritu významný vliv na růst raků. Dalšími významnými zdroji potravy, které obsahují důležité živiny, kterých by mohlo být v čistě rostlinné stravě potravy nedostatek jsou především bentiční korýši a měkkýši, či právě především na detrit vázaní prvoci, a další mikroorganismy. Veselý a kol. (2021) analyzovali potravní nároky tří invazních druhů raků v Evropě, konkrétně raka pruhovaného, raka červeného a raka mramorovaného. Cílem bylo zjistit, zda mají tyto druhy podobné nebo odlišné potravní nároky a jakým způsobem využívají potravní zdroje v prostředí, kde žijí. V hodnocení vzájemného působení raka pruhovaného s rakem mramorovaným bylo zjištěno, že ve společné sympatrii se jejich potravní nároky překrývají. Rak mramorovaný jako nejdůležitější složky potravy využívá detrit (31 %) a řasy (30 %), přičemž zoobentos (24 %) a makrofyta (15 %) jsou zastoupeny méně. Rak pruhovaný preferuje detrit (37 %), řasy (27 %) a makrofyta (22 %), přičemž zoobentos (13 %) je nejméně preferovanou možností. Výsledky z větší trofické niky v horní části zkoumaného přítoku naznačují, že rak pruhovaný má širší škálu potravních zdrojů než rak mramorovaný ale ve chvíli, kdy se na lokalitě objeví ještě rak červený, jejich potravní škála se úží. To ukazuje na zvýšenou konkurenci, když je na stejné lokalitě přítomen třetí druh (Jackson a kol., 2014). Rak červený byl masožravější než zbylé dva druhy, přičemž zoobentos tvořil více než 50 % jeho potravy. Omezení potravní škály raka pruhovaného a raka mramorovaného mohlo být alespoň částečně způsobeno přímou potravní konkurencí raka červeného. Autoři však doplňují, že toto potravní chování mohlo být do určité míry způsobeno

vyhýbavým chováním. Lipták a kol. (2019) pak zkoumali trofickou roli raků mramorovaných v oligotrofní zatopené šterkovně v jihozápadní části Slovenska za využití analýzy stabilních izotopů. Raci využívali jako zdroje potravy většinou alochtonní detritus (29 %), řasy (25 %) a autochtonní detritus (21 %), přičemž zoobentos a makrofyta v průměru přispívali 9 a 15 %. Výsledky této studie ukazují, že rak mramorovaný využívá širokou škálu zdrojů potravy, což pravděpodobně ovlivňuje potravní síť v obývaném ekosystému a zároveň udává, že nejdůležitějším zdrojem potravy raka mramorovaného je detritus (autochtonní i alochtonní), zatímco jiné zdroje jako zoobentos, řasy a makrofyta jsou využívány v menší míře.

Funkční odpověď

Solomon (1949) a Holling (1959), kteří před více než 50 lety definovali matematický model „funkční odpovědi“ (z anglického *functional response*) se vykresluje graficky pomocí křivky a dodnes slouží a je široce využívaným modelem v ekologickém hodnocení příjmu potravy v závislosti na její hustotě. Jedná se o velmi důležitý nástroj při studiu interakcí mezi predátory a kořistí, neboť ukazuje, jak se mění množství přijímané kořisti v závislosti na její dostupnosti. Klíčovými faktory, které mohou ovlivňovat dynamiku celého společenstva a vzájemné vztahy mezi predátorem a kořistí jsou tvar a rozsah křivky funkční odpovědi. (Murdoch a Oaten, 1975; Juliano, 2001).

Základními složkami funkční odpovědi jsou „efektivita při vyhledávání kořisti“ (*search rate*) a "doba manipulace s kořistí" (*handling time*). První parametr je důležitý především při nízkých hustotách kořisti a odráží schopnost predátora nalézt, identifikovat a zaútočit na kořist. Druhý parametr popisuje čas a úsilí, který je potřebný pro získání a zpracování kořisti predátorem (Alexander a kol., 2014; Jeschke a kol., 2004).

Holling (1959) rozdělil funkční odpovědi do 3 typů:

Funkční odpověď typu I

Matematický model tohoto typu popisuje růst spotřeby potravy (kořisti) predátora v závislosti na její hustotě. Vyznačuje se lineárním růstem až k bodu, kdy se rychlost spotřeby potravy bez vlivu hustoty ustálí na stabilní hladině. Tento model předpokládá, že doba trávení

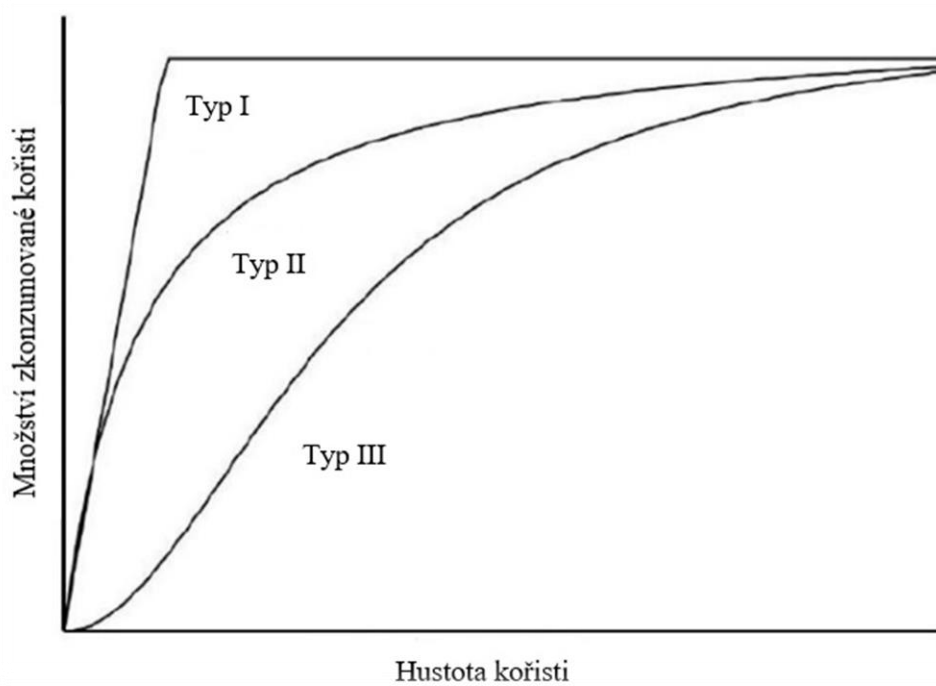
kořisti je nevýznamná. Predátor tedy konzumuje potravu nejvyšší možnou rychlostí a po dosažení limitní úrovně ji bez ohledu na její dostupnost není schopný přijmout více (Begon a kol., 1997). Charakteristickými zástupci tohoto typu funkční odpovědi jsou filtrátoři, např. plankton či korýši filtrující vodu (Denny, 2014).

Funkční odpověď typu II

Jedná se o nejčastěji pozorovaný model u predátorů. Je charakteristický zpomalujícím se příjmem potravy, který je způsoben limitní kapacitou trávicího traktu predátora. Rychlost spotřeby potravy se s rostoucí hustotou zvyšuje. Tento růst se ale postupně zpomaluje až do úrovně, kdy rychlost spotřeby zůstává konstantní bez ohledu na její hustotu (Begon a kol., 1997). Při dosažení této fáze dosahuje predátor maximálního příjmu potravy a další nárůst již není možný. Doba potřebná k vyhledání kořisti se s rostoucí hustotou sice zkracuje, ale doba potřebná ke zpracování kořisti zůstává stejná a stává se tak pro predátora limitujícím faktorem (Holling, 1959).

Funkční odpověď typu III

Zatímco při vysokých hustotách kořisti napodobuje charakteristiku funkční křivky typu II, při které dochází k nasycení predátora, u nízkých hustot kořisti vede ke zrychlení příjmu potravy predátorem. Toto náhlé zrychlení lze vysvětlit zkušeností, kterou predátor po určité době získává či případnou změnou kořisti (Denny, 2014). Zvýšená efektivita příjmu potravy či snížená doba zpracování kořisti při zvýšené hustotě kořisti signalizuje zdokonalování predátora při predaci. Náhlý nárůst hustoty potravy pak vede k vyššímu než přímo úměrnému zvýšení rychlosti spotřeby potravy, a tedy i zvýšenému dopadu predátora na kořist. Dosažením maximální možné úrovně je pak spotřeba potravy prudce snížena (Begon a kol., 1997, Holling 1965).



Obrázek 1: Grafické znázornění jednotlivých typů funkčních odpovědí potravního chování definovaných dle Hollinga (upraveno dle Dennyho, 2014).

2.1.2. Využívání úkrytů

Schopnost využívání úkrytů je pro raky klíčovým faktorem v jejich přežívání (Hobbs, 1991; Gherardi, 2002). Chrání je před nepříznivými vnějšími vlivy jako jsou sucho (Berrill a Chenoweth, 1982; Kouba a kol., 2016), povodně (Pârvulescu a kol., 2016) či extrémní teploty (Mundahl, 1989). Úkryty jsou pro raky velmi cenné i z pohledu ochrany před predátory (Stein a Magnuson, 1976; Jurcak a Moore, 2014). V úkrytu tráví raci většinu svého života a o vhodné a preferované úkryty jsou schopni agresivně bojovat (Cappelli a Hamilton, 1984; Fero a Moore, 2014). Délka a intenzita těchto soubojů je závislá na kvalitě úkrytu. Při nedostupnosti úkrytů se intenzita bojů zvyšuje (Martin a Moore, 2007). Raci říční průměrně tráví v úkrytu až 90 % svého života, zatímco raci bahenní zhruba 80 % (Groza a kol., 2016) a raci pruhovaní jen 60 % (Musil a kol., 2010). Mnoho druhů raků má schopnost budovat nory a chodby především v měkkých substrátech (ty však musí být dostatečně stabilní, což zabezpečuje frakce jílových

částic), což jim umožňuje získat úkryt a ochranu před vnějšími vlivy a predátory (Hasiotis a Honey, 1995; Hasiotis a kol., 1996, 1999).

Hobbs (1942) rozdělil norující raky do tří hlavních kategorií. Primárně norující raci, kteří tráví většinu svého života pod povrchem a jen občas se objevují na povrchu. Tyto druhy často žijí v habitatech bez přímého kontaktu s povrchovými vodními útvary. Může se jednat například i o prerie, kde přežívají díky přístupu v hladině podzemních vod. Sekundárně norující raci obývají nory, ale často se vynořují na povrch, pokud jsou jejich nory zaplaveny vodou. Tyto druhy se vyskytují v blízkosti podpovrchových vodních útvarů. Terciálně norující raci budují nory pouze v období sucha nebo pokud nemají k dispozici dostatek úkrytů. Například v biologii a ekologii raků červených hrají nory významnou roli. Slouží jim jako útočiště citlivých stádií (malých rácat a svlékání) a chrání je proti predátorům či extrémním podmínkám prostředí. Kromě toho jim také mohou sloužit jako místo pro kladení vajíček. Z experimentálních výsledků Kouby a kol. (2016), kteří vybraným druhům raků simulovali podmínky sucha, vyplývá, že především pro nepůvodní invazní druhy raků je norování klíčové. Na konci týdenní periody experimentu simulovaného sucha udávají autoři zmiňované studie 100 % přežití raka červeného, raka ničivého a raka mramorovaného. U raka mramorovaného byly zaznamenány určité ztráty po navrácení jedinců do vodního prostředí (týdenní pozorování), kdy konečná úroveň přežití klesla na 86 %. V porovnání s ostatními druhy byl pak největší relativní objem a hloubka nor vybudována rakem červeným a rakem mramorovaným. Evropské původní druhy raků však do poskytnutého jílového substrátu vůbec nenorovaly a v drtivém počtu případů uhynuly.

Schopnost raků vyrovnávat se s extrémními podmínkami, jako jsou nízké stavy vodní hladiny nebo vysušování lokalit, bude velmi důležité pro přežití v podmínkách předpokládaných klimatických změn a extrémů počasí nejen v Evropě, ale i v jiných částech světa (Underwood, 2015). Schopnost budování nor má klíčovou roli nejen v průběhu extrémního sucha, ale i během povodní a přezimování. Dokonce i původně teplomilné druhy, které by se jinak nemohly přizpůsobit chladnějším podmínkám, mohou díky norám přežít i v chladnějších oblastech a udržet tak své populace (Stoeckel a kol., 2011; Veselý a kol., 2015). Znalost pohybové a norovací aktivity raků může být také velmi užitečná pro předpověď budoucího šíření invazivních severoamerických druhů v Evropě, jejichž přítomnost může být zdrojem smrtelné nákazy račím morem pro původní druhy raků. Využitím znalostí o migraci a šíření můžeme těmto problémům předejít a chránit tak původní druhy (Bubb a kol., 2006).

2.2. Rak mramorovaný

2.2.1. Popis druhu

Rak mramorovaný, známý také pod anglickým názvem *marbled crayfish* nebo německým *Marmorcrebs*, je menší druh raka s délkou těla dosahující 10-13 cm, přičemž většina jedinců má délku menší než 10 cm (Souty-Grosset a kol., 2006). Ve volné přírodě tito raci obvykle dosahují větších rozměrů než jedinci chovaní v akvaristických chovech (Patoka, 2019). Jedná se o poměrně krátkověký druh. Průměrná délka života činí pouhé 2 roky a jen zhruba jedna desetina jedinců se dožívá více než 3 let. Nejdéle žijícího zástupce tohoto druhu, který dosáhl 4,5 roku věku, popsal Vogt (2010).

Zbarvení na bocích hlavohrudi je tmavě hnědé až namodralé pozadí s, u tohoto druhu charakteristickým mramorováním (Obr. 2). Toto mramorování je podobně jako papilární linie na bříšku lidského prstu jedinečné pro každého jedince raka mramorovaného (Martin a kol., 2010). Hlavohruď je hladká, s jedním párem postorbitálních lišt a několika trny podél týlní rýhy (Štambergová a kol., 2009). Výrazné rostrum s hladkými okraji bez střední rýhy je ukončeno malým trojúhelníkovým hrotem (*acumen*). Relativně malá klepeta jsou jen mírně zrnitá a dosahují asi poloviny délky hlavohrudi. Na vnitřní straně zápěstí klepet je výrazný trn a barva spodní strany klepet nabývá od oranžové po šedomodrou barvu (Holdich a kol., 2006; Patoka, 2008; Martin a kol., 2010; Kozák a kol., 2013).



Obrázek 2: Rak mramorovaný *Procambarus virginialis* Lyko, 2017. (A) laterální a (B) dorzální pohled. Měřítko 1 cm. Autor: Lyko, F. 2017

2.2.2. Původ a areál rozšíření

Rak mramorovaný se řadí do čeledi Cambaridae a v současnosti je považován za samostatný druh (Lyko, 2017). Dříve se však předpokládalo, že se jedná o formu raka klamavého *Procambarus fallax* (Hagen, 1870), která se rozmnožuje partenogeneticky (Martin a kol., 2010). Nedávné studie však naznačují, že rak mramorovaný je triploidním, zatímco rak klamavý diploidním sexuálně se rozmnožujícím druhem. Tato skutečnost by mohla potvrdit,

že původ raka mramorovaného nesouvisí s dříve uváděnou hybridizací, nýbrž s autopolyploidizací (Vogt a kol., 2015; Martin a kol., 2016). Rak klamavý pochází ze Severní Ameriky a jeho původním areálem rozšíření je jižní část USA, zejména Floridský národní park Everglades a jih státu Georgia (Hendrix a Loftus, 2000; Patoka 2008). Původní areál rozšíření raka mramorovaného není doposud zcela objasněn (Martin a kol., 2010). Nedávná studie Gutekunst a kol. (2021) se pokusila rekonstruovat genetické složení populací raka mramorovaného a silně naznačuje, že tento druh je přímým potomkem raka klamavého. Studie odhalila, že rak mramorovaný má stejné haplotypy jako populace raka klamavého z národního parku Everglades na Floridě a podporuje tak hypotézu o vzniku raka mramorovaného z autopolyploidizace, nikoliv z hybridizace, jak se dříve předpokládalo.

Na území Evropy byl rak mramorovaný před pozorováním volně žijících populací znám především z akvaristických chovů. Mezi chovateli se stal velmi žádaným druhem a od poloviny 90. let minulého století se na území Německa a později i Rakouska rychle rozšířil (Lukhaup, 2001; Kouba a kol., 2014). Podstatné rozšíření v rámci obchodu bylo dáno častou reprodukcí a vysokou plodností tohoto druhu, což vedlo i k významnému poklesu jeho ceny (v některých případech byli tito raci nabízeni novým chovatelům i zdarma). Odtud byl jen krůček k tomu, aby se rak mramorovaný začal objevovat i ve volné přírodě (obvykle různě motivované vypouštění chovateli), jak je dobře zdokumentováno především v Evropě (Obr. 3; Holdich a kol., 2009; Chucholl a kol., 2012; Kouba a kol., 2014). Dnes se jedná o jeden z nejběžněji obchodovaných druhů (Faulkes, 2010).

Rak mramorovaný, v ČR klasifikován do kategorie vysoce rizikových druhů (Patoka a kol., 2014), byl v roce 2016 zařazen na tzv. unijní seznam invazních druhů. S organismy, které se na tomto seznamu ocitnou, se nesmí obchodovat, jejich chov by měl být pouze na dožití a tyto druhy se nesmí vypouštět do volné přírody (Görner, 2019). Invazní potenciál tohoto druhu si uvědomují i ostatní státy, např. Spojené království si zákaz obchodu, přepravy, produkce atd. zachovalo i po svém odchodu z EU v roce 2020 (GOV.UK, 2020). Japonsko zakázalo chov a prodej nejen raků mramorovaných ale i jiných druhů raků v roce 2020 a v Severní Americe je tento druh zakázán hned v osmi zemích (Georgia, Idaho, Missouri, Tennessee, Michigan, Ohio, Saskatchewan, Ontario; Faulkes, 2024).

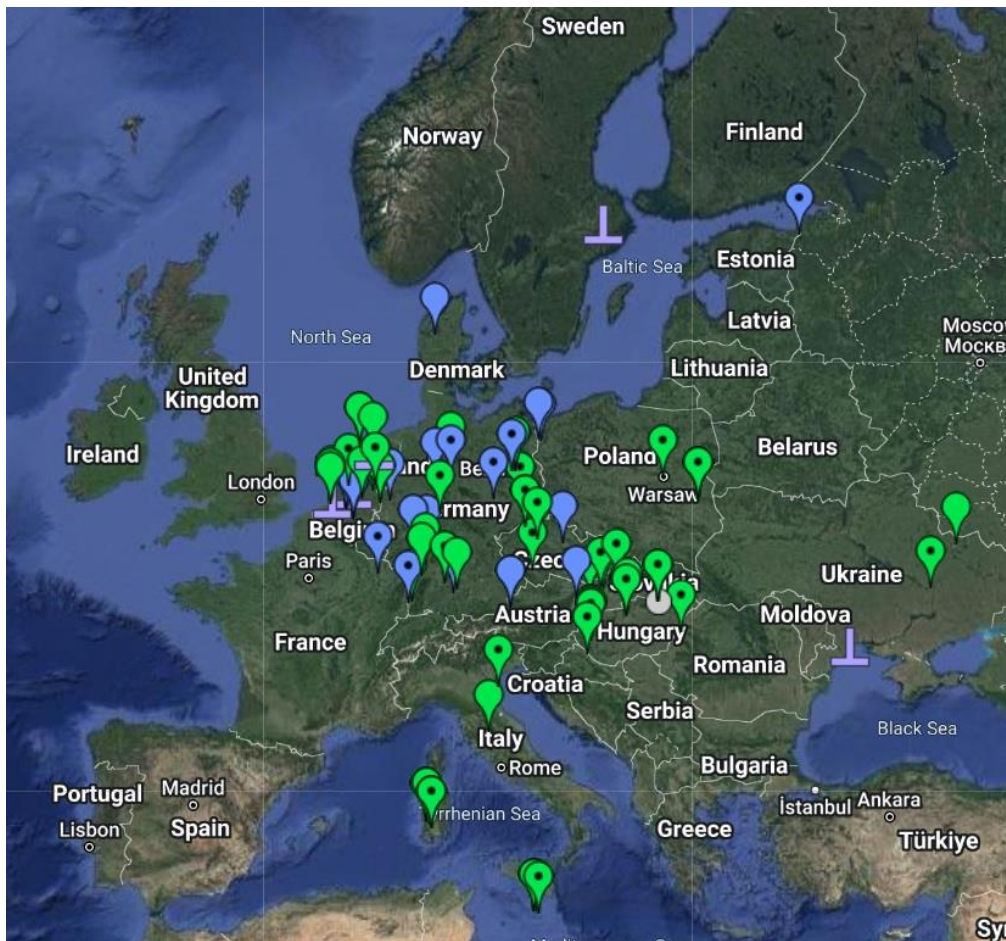
V Německu byl na podzim roku 2003 uloven první volně žijící exemplář (Marten a kol., 2004). Nicméně v zimě následujícího roku byla lokalita znovu prozkoumána a žádný jedinec raka mramorovaného nebyl nalezen. Několik jedinců raka mramorovaného bylo v roce

2004 uloveno v Rotterdamu v Nizozemsku (Soes a van Eekelen, 2006). Tito nalezení jedinci však pravděpodobně unikli z akvaristických chovů nebo byli do volné přírody vysazeni nezodpovědnými chovateli. Výskyt raka mramorovaného byl na jaře roku 2008 hlášený v italském Toskánu, kde byl podle autorů Marzana a kol. (2009) nalezen v již etablované populaci raka červeného. Pozorování o výskytu dalších jedinců raků mramorovaných v Itálii popisují i Vojtkovská a kol. (2014). V roce 2012 byl detekován také ve Švédsku a dodnes se jedná o nejsevernější nález tohoto druhu v Evropě.

Protože se výskyt raka mramorovaného u výše uvedených nálezů ve volné přírodě Evropy u mnoha lokalit nepodařilo zpětně ověřit, zůstává jejich populační status neznámý (Chucholl a kol., 2012; Kouba a kol., 2014).

Po odchycích jednotlivých exemplářů z volné přírody bylo dle očekávání potvrzeno i několik etablovaných populací. Prosperující populace raka mramorovaného byla hlášena v roce 2010 v jezeře Moosweiher v Německu, kde bylo při odchytu odloveno 56 jedinců (Chucholl a Pfeiffer, 2010; Martin a kol., 2010), přičemž autoři Chucholl a Pfeiffer (2010) doplňují, že s rakem mramorovaným se na lokalitě vyskytoval i rak pruhovaný. V květnu roku 2010 byl poprvé nalezen také na Slovensku, v zatopené šterkovně u obce Koplotovce (Janský a Mutkovič, 2010). Další tři nové populace raka mramorovaného na Slovensku v lokalitě poblíž řeky Váh (Koplotovce, Leopoldov) a Nitry (Opatovce) popisuje Lipták a kol. (2016). I poslední publikovaný výskyt raka mramorovaného na Slovensku je popsán Liptákem a kol. (2017), kdy bylo přímo v Bratislavě v městské části Petržalka ve slepém kanálu Chorvátske rameno odloveno 39 exemplářů. Další etablovaná populace na území Evropy byla zaznamenána v Maďarsku 5,5 km severozápadně od jezera Balaton v termálním jezeře Hévíz, kde bylo nalezeno celkem 16 jedinců. V odtoku z tohoto jezera, v kanálu Északi-árapasztó-csatorna byli nalezeni tři jedinci a v kanálech Páhoki-övecsatorna a Egyesített-övecsatorna které patří do povodí Balatonu a jsou součástí povodí Dunaje bylo nalezeno 9 a 14 jedinců (Lökkös a kol., 2016). Podle několika místních lidí byli i na Ukrajině raci mramorovaní přítomni již v roce 2014, nicméně až v roce 2015 byla tato skutečnost potvrzena. V zatopeném lomu ve městě Dněpropetrovsk byly nalezeny dvě samice s vajíčky a ve městě Oděsa na pobřeží Černého moře byly v kaskádě několika okrasných rybníčků detekováni 3 jedinci (Novitsky a Son, 2016). Zatímco na první zmiňované lokalitě se v roce 2018 nález potvrdil, dle autorů Sona a kol. (2020) byl po úplném vysušení všech rybníčků na druhé lokalitě zcela vyhuben. Jediný exemplář byl později v roce 2019 nalezen v uměle vytvořeném rybníce ve městě Charkov (Son a kol., 2020).

Přítomnost raků mramorovaných byla potvrzena také mimo Evropský kontinent, například v Japonsku byl poprvé objeven již v roce 2006 poblíž města Sapporo (Faulkes a kol., 2012). Na Madagaskaru, kde byl poprvé zaznamenán v roce 2007 v hlavním městě Antananarivo a od té doby se rozšířil do dalších částí ostrova (Kawai a kol., 2009; Jones a kol., 2009). O kolonizování a ekologické plasticitě raka mramorovaného na dalších potvrzených lokalitách Madagaskaru pak píše Andriantsoa a kol. (2019, 2020). Velké množství jedinců bylo nalezeno v roce 2020 v lesoparku Daan ve městě Taipei na Taiwanu (Ji a Shi, 2021; Shih, 2021). Ve stejném roce bylo v Izraeli v mělké tůni Ein Meshotetim město Haifa nalezeno celkem 147 exemplářů (Carneiro a kol., 2023). A několik jedinců bylo v roce 2023 odchyceno v drenáži jezera Ontario, poblíž Toronta v Kanadě (U.S. Geological Survey, 2023). Prozatím nejpostiženějším kontinentem je nepochybně Evropa (Hossain a kol., 2019).



Obrázek 3: Evropské lokality s potvrzenou přítomností raků mramorovaných. Místa s prokázanými etablovanými populacemi symbolizuje pozice s tečkou; pozice bez tečky symbolizuje místa, kde byli zaznamenáni pouze jedinci nebo je populační status nejasný; zelené pozice pocházejí z publikovaných vědeckých článků; modré pozice dosud nebyly ve vědecké literatuře popsány; pozice označené ± představují eliminovaná místa výskytu. Převzato z webu <http://marmorkrebs.org>, navštíveno 17. 3. 2023)

2.2.2.1. Rozšíření v České republice

Lokality s potvrzenou přítomností jsou dnes známy i na území České republiky. Poprvé byli jedinci raka mramorovaného nalezeni na podzim roku 2015 v parkových rybníčcích v parku Přátelství v Praze na Proseku. O půl roku později, tedy na jaře 2016 byly na stejném místě odloveny samice s vyvinutými bílkovinnými žlázami, což naznačuje, že populace je schopná přezimování. Další lokalitou nálezu pak byla tůň Jiřina (též zvaná rybník Oko) na Radovesické výsypce nedaleko Bíliny na Mostecku, kde byly nalezeny čtyři samice (Patoka a kol., 2016). Raky na obě lokality vypustili s největší pravděpodobností místní akvaristé (Patoka a Kouba, 2017). Jiří Patoka v roce 2020 doplňuje, že na pražské lokalitě byl rak vyvápněním a vysušením jezírek úspěšně vyhuben. Populace na Radovesické výsypce údajně dosahuje nízké populační hustoty. Nicméně rak mramorovaný byl zaznamenán i v další tůni v této oblasti (tůň Vršíček), stejně jako nedaleko Přelouče poblíž Labe. V říjnu 2020 byla potvrzena existence populace raka mramorovaného v Dražanském údolí, konkrétně v potoce Dražanský potok v oblasti Dolní Chabry. Jednalo se o pět jedinců o velikosti 4 až 10 cm, kteří byli zachyceni a odstraněni (Görner, 2019). Nicméně na této lokalitě se raky prozatím zcela eradikovat nepodařilo.

2.2.3. Ekologie

Rak mramorovaný je nenáročný na životní podmínky, díky čemuž je označován za přizpůsobivý a vysoce tolerantní račí druh (Jimenez a Faulkes, 2010). Díky jeho optimálnímu teplotnímu rozmezí, které se udává od 18 do 25 °C (Vogt a kol., 2004) je charakterizován jako teplomilný druh. Toleruje nicméně i širší teplotní rozmezí a je schopen úspěšně přezimovat i v podmínkách mírného pásma. Autoři Seitz a kol. (2005), Holdich a kol. (2006) a Kozák a kol. (2009) se dokonce shodují na tom, že mnoho týdnů až měsíců dokáže snášet teploty pod 8 °C a nad 30 °C. To potvrzuje i výskyt jeho populací na mnoha lokalitách v klimatických podmínkách střední Evropy, včetně těch, které v zimě zamrzají (Patoka a Kouba, 2017). Podle Veselý a kol. (2015) dokáže po dobu tří měsíců úspěšně přezimovat i při teplotě 2,5 °C a díky své schopnosti budování nor, dokáže přežít i v podmínkách dlouhého sucha (Kouba a kol., 2016). Nicméně Vogt a kol. (2004) připomínají, že mimo jeho optimální teplotní rozmezí může docházet k vyšší mortalitě nebo k zastavení reprodukce.

V potravě není vybíravý, využívá širokou škálu zdrojů potravy. Podle Vogta a kol. (2004) upřednostňuje plže a rostlinnou složku potravy. Velmi důležitou složkou v jejich potravě je jak alochtonní, tak autochtonní detritus, v menší míře pak bentos, řasy, bakterie a makrofyta (Lipták a kol., 2019). Veselý a kol. (2021), kteří pozorovali trofické niky společného výskytu raka pruhovaného a raka mramorovaného popisují, že rak pruhovaný se více živil detritem a vodními rostlinami, zatímco rak mramorovaný více preferoval živočišnou složku potravy. Díky jeho schopnosti přizpůsobit se a úspěšně využívat zdroje potravy z různých trofických úrovní (Linzmaier a kol., 2020), pravděpodobně ovlivňuje a mění strukturu celé potravní sítě v ekosystému (Lipták a kol., 2019). Rak mramorovaný je zároveň velmi důležitým zdrojem potravy pro dravé ryby, což je v souladu s hypotézou o jeho multi-trofické funkční roli v ekosystému. Díky své možné dominanci v biomase bentosu má vysoký potenciál negativně ovlivnit místní biodiverzitu (Ruokonen a kol., 2014; Lipták a kol., 2017).

Tento račí druh se vyznačuje také vysokou konkurenceschopností. Dokonce bylo potvrzeno, že velikostně srovnatelní jedinci raka mramorovaného nezůstávají pozadu ani při soubojích s pravděpodobně celosvětově nejúspěšnějšími invazními raky – raky červenými (Jimenez a Faulkes, 2011). Výsledky studie Linzmaiera a kol. (2018), kteří pozorovali agonistické vztahy raků mramorovaných s většími jedinci raka pruhovaného s většími klepety dokonce naznačují, že rak mramorovaný dokáže být i v takto „nevyrovnaném“ souboji agresivnější. Rak mramorovaný dokázal vyhrát 64 % soubojů, zatímco rak pruhovaný pouze 31 %. Račí mramorovaní se zdají být velmi přizpůsobiví a mají potenciál kompetičně vyloučit nebo koexistovat s nejběžnějšími invazními raky v Evropě a navzdory původu v akvarijním chovu se navíc dokáží velmi dobře přizpůsobovat novému prostředí (Linzmaier a kol., 2018).

Úspěšnější invazní druh tak není determinován jen agresivitou, ale i strategickým vynakládáním své energie, reprodukční strategií či schopností adaptace k různým podmínkám prostředí (Holdich, 2009). V tomto světle je rak mramorovaný znám pro svou vysokou adaptabilitu, rychlou reprodukci (Hossain a kol., 2018) a společně se schopností úspěšně se bránit ba i dominovat v agresivních interakcích s jinými druhy znamená značné nebezpečí pro původní biodiverzitu (Buřič, 2020).

2.2.4. Biologie

Rak mramorovaný je prozatím jediný známý desetinohý korýš, který se rozmnožuje výhradně partenogeneticky (Scholtz a kol., 2003), a to tzv. apomiktickou partenogenezí (Hossain a kol., 2018). Jedná se o druh nepohlavního rozmnožování, kdy se z neoplozených vajíček líhnou geneticky uniformní jedinci, uniformní s jejich matkou (Hossain a kol., 2018). Celosvětová populace je tedy *de facto* geneticky identická – klonální (Gutekunst a kol., 2018), byť jednotlivé izolované populace pomalu akumulují své specifické genetické mutace (Maiakovska a kol., 2021). Vogt (2007) se dokonce pokusil vystavit samice raka mramorovaného samčímu pohlavnímu hormonu 17-methyl testosteronu. Nicméně vystavení tohoto hormonu nevedlo k přeměně ani k žádným vývojovým změnám pohlavních orgánů na samčí. Z toho vyplývá, že vývoj pohlavních orgánů je u raka mramorovaného velmi stabilní a není ovlivněn tímto typem hormonálních podnětů.

2.2.4.1. Reprodukční cyklus

Při optimální teplotě vody, dostatečném množství a kvalitě potravy a dalších významných attributech dospívají samice raka mramorovaného velmi časně (Hossain a kol., 2019). Pohlavní dospělost obvykle nastává při celkové délce těla 40 mm, za 25 týdnů (při teplotě vody 20 °C) nebo za 35 týdnů (při teplotě vody 20 °C; Seitz a kol., 2015). Kouba a kol. (2021) dokonce pozorovali vývoj bílkovinných žláz, které naznačují brzké kladení vajíček již okolo 13 týdnu života, při teplotě vody ~22 °C a hmotnosti okolo 4 g (přibližně dva týdny jsou uvažovány na dosažení III. vývojového stádia, viz níže). Pleopodální plodnost, tedy počet nakladených vajíček připevněných na pleopodech, je ovlivněna především velikostí samice, kde se zvyšující se velikostí samice a počtem snůšek (byť jen do určitého věku) stoupá i počet nakladených vajíček (Kozák a kol., 2013; Hossain a kol., 2019; Patoka, 2019). Samice menších rozměrů obvykle kladou 50-200 vajíček, zatímco u větších samic je obvyklá pleopodální plodnost i více než 270 (Souty-Grosset a kol., 2006), nebo 400 vajíček během jednoho reprodukčního cyklu (Vogt, 2010; Hossain a kol., 2019). Někteří autoři dokonce udávají, že v přírodních podmínkách může být pleopodální plodnost až na úrovni 700 vajíček (Jones a kol., 2009; Chucholl a Pfeiffer, 2010; Lipták a kol., 2017). Při teplotě vody ~ 20 °C a celkové

průměrné délce těla 50,2 mm pozorovali Hossain a kol. (2019) u prvně se rozmnožujících samic průměrnou snůšku 89 vajíček a nejvyšší plodnost 349 vajíček. Zatímco u opakovaně se rozmnožujících samic byla průměrná snůška 155 vajíček a nejvyšší dosažená plodnost 524 vajíček.

Vajíčka samic raka mramorovaného jsou přibližně kulového tvaru o průměru 1,3-1,5 mm se značně velkým obsahem žloutku (Seitz a kol., 2005; Alwes a Acholtz, 2006). Inkubační doba raka mramorovaného se liší v závislosti na teplotě vody. Podle Holdicha a kol. (2006) dochází k líhnutí rácat při vyšších teplotách vody za pouhé 3 týdny. V období inkubace jsou vajíčka uchycena na čtyřech párech pleopodů na zadečku samice a pro dostatečnou zásobu kyslíku jsou ovívána jejich pohybováním (Vogt a Tolley, 2004). Vogt (2015) pak dodává, že v optimálních životních podmínkách může k rozmnožování samic raka mramorovaného docházet nepřetržitě, avšak v laboratorních i přírodních podmínkách jsou pozorovány vrcholy reprodukce v období jarní a podzimní rovnodennosti.

Líhnutí započíná prasknutím vaječného obalu na protilehlé straně stopky, což je místo obvykle za hřbetní stranou hlavohruď líhnoucího se ráčete. Z vaječného obalu se uvolňuje nepohyblivý juvenil v I. vývojovém stádiu. Vogt a Tolley (2004) udávají, že raci v tomto stádiu zůstávají po dobu 4-5 dnů, s čímž se shodují i výsledky Gua a kol. (2019; průměrně 5 dní při teplotě alespoň 20 °C). V tomto období jsou ještě zcela bezmocní, proto zůstávají dočasně přichyceni pomocí tzv. telsonového vlákna vedoucího k vnitřní straně vlastního vaječného obalu. Poté k uchycení využívají speciálně vyvinuté zpětně zahnuté háčky na koncích daktylu a pleopodu svých klepet (Kouba, 2007; Kawai a Kouba, 2022). Po prvním postembryonálním svlékání přecházejí ráčata do takzvaného II. vývojového stádia. Toto stádium je rovněž závislé na matce, od I. vývojového stádia se liší především svou větší velikostí a opět v průměru trvá dalších pět dní (Guo a kol., 2019). Dalšími determinačními rozdíly jsou přítomnost stopkovitých očí, a delší tykadla a tykadélka, což je také dáno zvýšením počtu jejich článků (Vogt a Tolley, 2004). Přibližně po deseti dnech od líhnutí se ráčata svlékají do III. vývojového stádia, které je již plně samostatné, přechází na exogenní výživu a morfologicky se podobá dospělému jedinci (Vogt a Tolley, 2004; Kozák a kol., 2015). Ačkoli mají tyto jedinci plně vyvinutý ocasní vějíř složený z uropodů a telsonu, aktivně se pohybují a shánějí si potravu, jsou v tomto období stále do určité míry přitahováni pod matčin abdomen (zadeček), který využívají jako případný úkryt a ochranu (Seitz 2001; Vogt a Tolley, 2004; Vogt, 2008; Hossain a kol., 2018).

2.3. Využití raka mramorovaného jako modelového druhu

Ve vědě je termín modelový organismus vnímán jako významný, dostupný a snadno kontrolovaně chovatelný druh použitelný pro studium různých biologických experimentů. Modelový organismus je nelidský druh, který se snadno rozmnožuje, rychle roste, dospívá a udržuje v laboratorním prostředí. Aby byly pochopeny konkrétní biologické jevy a další specifické experimentální výhody daného druhu, bývá rozsáhle studován (Hossain a kol., 2020). Mezi známé modelové organismy patří například octomilka obecná *Drosophila melanogaster* Meigen, 1830, háďátka obecné *Caenorhabditis elegans* (Maupas, 1900), dánío pruhované *Danio rerio* (Hamilton-Buchanan, 1822), drápatka vodní *Xenopus laevis* (Daudin, 1802), myš domácí *Mus musculus* Linné, 1758 a další druhy rostlin a zvířat. Tyto druhy jsou důležité při základních biologických a klinických výzkumech, které pomáhají vědcům hromadit velké množství znalostí o biologii, fyziologii, buněčné biologii, neurovědě, chování a dalších oblastech vědy (Hunter, 2008). Raci a další desetinozí korýši jsou mnohdy využíváni pro laboratorní výzkum v různých oblastech.

Rak mramorovaný jednoznačně splňuje základní požadavky všeobecného laboratorního zvířete. Snadno se chová, má vhodnou velikost, je vysoce tolerantní k manipulačnímu stresu, je vysoce plodný, má krátkou generační dobu a je adaptabilní na širokou škálu prostředí i nutričních podmínek. Možná nejdůležitější výhodou raků mramorovaných je, že jejich partenogenetické potomstvo je geneticky identické a do značné míry je tak upozaděn vliv daný různým genetickým založením testovaných jedinců. Rak mramorovaný je do značné míry globálním genetickým klonem (Maiakovska a kol., 2021). Zdá se být i dobrým kandidátem výzkumu mezi většími dlouhověkými a menšími krátkověkými raky a desetinohými korýši obecně. Je dostatečně malý na to, aby ho bylo možné odchovávat ve velkém kusovém množství a dostatečně velký na možné fyziologické, biochemické nebo behaviorální analýzy. Délka života zároveň umožňuje podrobné sledování procesů regenerace chybějících klepet nebo sledování vlivu různých xenobiotik na jejich fitness, zdraví a vývoj (Vogt 2010; Hossain a kol., 2018). V posledním desetiletí došlo také k nárustu použití raka mramorovaného v nejrůznějších typech studií a vzhledem k tomu, že se v nedávné době podařilo přechíst celý jeho genom (Gutekunst a kol., 2018), lze předpokládat i jeho zvýšené využívání v tomto ohledu.

3. MATERIÁL A METODIKA

Cílem této závěrečné práce bylo porovnávání potravní aktivity samic raka mramorovaného v závislosti na jeho reprodukčním cyklu, popřípadě přítomnosti úkrytů. Studie byla zaměřena na tři skupiny samic, konkrétně se jednalo o samice s vajíčky, zralé samice před ovulací charakteristické vývojem bílkovinných žláz na spodní straně zadečku a samice mimo období reprodukce (tj. bez vajíček a bílkovinných žláz; viz Obr. 4 níže). Experimenty byly realizovány od druhé poloviny červa do začátku července 2022 na Fakultě rybářství a ochrany vod Jihočeské univerzity, ve Výzkumném ústavu rybářském a hydrobiologické ve Vodňanech (dále jen VÚRH).

3.1. Materiál

Experimentální raci mramorovaní *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 pocházeli z vlastního laboratorního chovu Laboratoře sladkovodních ekosystémů VÚRH, sestávající se z uzavřeného recirkulačního akvakulturního systému s odchovnými akvárii a dostatkem úkrytů. V odchovu byla teplota vody udržována mezi 21 a 22 °C a světelný režim byl nastaven na 14 hodin světla a 10 hodin tmy. Raci jsou zde krmeni denně v přebytku za použití rozmrazených larev pakomárů, strouhané mrkve a komerčních rybích pelet obsahující mikrořasy (Sera Granugreen, Sera GmbH, Německo). Z tohoto chovu byly vybrány samice náležící do výše vymezených tří reprodukčních skupin. Jednalo se o jedince s oběma plně vyvinutými klepety v období mezi svlékáním (krunýř plně kalcifikovaný) a uniformní délkou hlavohrudi 16 až 21 mm (Obr. 4). Tito vybraní raci byli využiti ve dvou následujících experimentech s tím, že konkrétní jedinec byl v každém daném pokusu použit maximálně jednou.

Jako kořist jsme použili larvy pakomárů kouřových *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) získávané každé dva až tři dny z místního rybníku a uchovávané v plastových boxech (vnitřní rozměry 26 x 18 x 7,5 cm) naplněných 2 l odstáté vodovodní vody se vzduchováním. Individuální hmotnost larev pakomárů byla $30,9 \pm 4,3$ mg (průměr \pm směrodatná odchylka).



Obrázek 4: Samice raků mramorovaných s vajíčky (A), s vyvinutými bílkovinnými žlázami (B), bez vajíček (C). Foto: autorka.

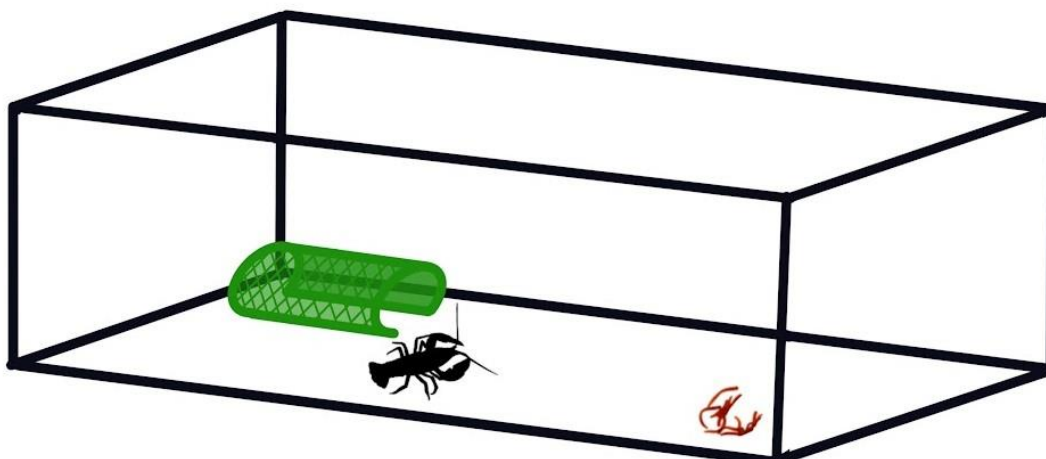
3.2. Experiment 1: Porovnání potravního chování samic pomocí analýzy funkční odpovědi

Před vlastním krmným experimentem byli raci aklimatizováni po dobu 24 hodin v individuálních arénách (plastový box s neprůhlednými stěnami, vnitřní rozměry 26 x 18 x 7,5 cm) bez úkrytu. V každé aréně byl 1 l odstáté kohoutkové vody. Tím bylo dosaženo identické úrovně hladu před poskytnutím kořisti – patentek. Arény byly drženy v experimentálních inkubátorech (Lovibond TC 445 S/445 L, Liebherr, Německo) o teplotě $20,9 \pm 0,2$ °C (průměr \pm směrodatná odchylka) a světelný režim byl nastavený identicky s odchovem (14 hodin světla a 10 hodin tmy). Pro vyhodnocení potravní aktivity byli jednotliví raci tří testovaných skupin vystaveny různým hustotám kořisti (larvám pakomárů kouřových). Zvolené hustoty kořisti byly 1, 3, 6, 12, 18 a 24 larev. Expozice kořisti trvala čtyři hodiny během světelné části dne. Celkem se jednalo o 18 testovaných kombinací (tři skupiny samic a šest hustot kořisti), každá byla testována ve dvanácti opakováních (= 216 nezávislých pozorování). V případě nenadálých událostí během aklimatizace a expozice kořisti (typicky ovulace u samic se žlázami) byly tyto z analýz vyloučeny a nahrazeny novým opakováním. Aby byla zohledněna případná přirozená úmrtnost kořisti, byla součástí každé denní série i jedna kontrolní skupina (bez predátora – raka) s hustotou 24 larev. Každý den bylo prováděno 37 opakování ve stejnou denní dobu (6 hustot

kořisti x 3 skupiny raků x 2 opakování, plus jedna kontrola). Protože nás zajímal ekologický dopad raků definovaný jako počet zabité kořisti, bylo na konci pokusu spočítáno, kolik larev zůstalo živých a kolik jich bylo zabito (ať již bez zjevné konzumace a zjevných známek vnějšího poškození, až po kompletní sežrání, včetně kategorií částečného zkonsumování alespoň 25, 50 a 75 % těla).

3.3. Experiment 2: Vliv přítomnosti úkrytů na potravní aktivitu samic

V tomto experimentu nás zajímalo, zda je potravní aktivita samic tří různých reprodukčních skupin raka mramorovaného ovlivněna přítomností úkrytů či nikoliv. Konkrétně jsme zkoumali, jak se aktivita samic v přítomnosti úkrytů při vyhledávání a konzumaci potravy liší od potravní aktivity samic bez přítomnosti úkrytu. Experimentální podmínky jako definované rozmezí délky hlavohrudi samic, světelný režim, teplota vody, doba aklimatizace či expozice kořisti byly shodné s předchozím experimentem. Jedinci raka mramorovaného byli pozorováni v individuální aréně bez úkrytu, či s doplněným úkrytem v podobě seříznuté hadice (vnitřní průměr 3 cm, délka 4,5 cm; Obr. 5). V tomto pokusu byly samice raků jednotně vystaveny hustotě kořisti 12 patentek, což byla hodnota, od které úroveň predace již významně nerostla (viz. výsledky Experimentu 1 dále). Kořist byla rakům vysazována do jednoho z rohů experimentální arény, diagonálně od úkrytu, byl-li přítomen. Celkem bylo testováno šest skupin (tři skupiny samic dle reprodukce v přítomnosti úkrytu, a identické tři skupiny samic bez přítomnosti úkrytu) každá ve 26 opakováních (=156 nezávislých pozorování plus kontroly). Identicky s předchozím experimentem byla monitorována přirozená mortalita kořisti (v tomto případě s hustotou 12 patentek na arénu) a na konci expozice byla provedena kategorizace živých a mrtvých larev kořisti.



Obrázek 5: Schéma experimentální arény se samičí raka mramorovaného s úkrytem a předloženou kořistí (12 larev pakomára kouřového). Úkryt představuje zelená seříznutá hadice, diagonálně k úkrytu je umístěna kořist.

3.4. Statistická analýza dat

Experiment 1:

Všechny statistické analýzy byly provedeny v programu R verze 4.1.3 (R Core Team, 2022). K identifikaci tvaru funkční křivky jednotlivých testovaných skupin samic byla za pomoci logistické regrese použita funkce *fair test* v balíčku *frair R* (Pritchard a kol., 2017). Ve všech případech byla pozorována funkční odpověď typu II. Protože náš experimentální design nezahrnoval doplňování kořisti v průběhu experimentu (z důvodu rušení exponovaných organismů, ale i obtíží při faktické kontrole průběžného příjmu potravy během pokusu), přizpůsobili jsme každý datový soubor dle Rogersovy rovnice náhodného predátora s využitím funkce *frai_fit* balíčku *frair* v programu R (Rogers, 1972; Pritchard a kol., 2017):

$$Ne = N0(1 - \exp(-a(Ne h - T))),$$

kde Ne představuje počet zabitých kořisti, $N0$ počáteční hustotu kořisti, parametr a představuje „efektivitu při vyhledávání kořisti“, h je doba manipulace „doba potřebná ke konzumaci kořisti“ a T je celková doba experimentu (4 hodiny). Porovnali jsme tvar funkční odezvy pro tři reprodukční skupiny račích samic pomocí 95 % intervalů spolehlivosti. Tyto intervaly byly

vypočteny pomocí funkce *frair_boot* balíčku *frair R* s 999 neparametrickými bootstrapy (opakované vytváření náhodných výběrů z původního souboru dat na základě kterých se vypočítávají intervaly pro požadované parametry), pro parametry *a* a *h* pro každé zpracování funkční odezvy (pro každou ze tří reprodukčních skupin samic; Pitchard a kol., 2017). Významné statistické odlišnosti mezi skupinami byly určeny tak, že se jejich intervaly spolehlivosti nepřekrývaly (Barrios-O'Neill a kol., 2015). Ke sjednocení informací jsme vypočítali také poměr funkční odpovědi (FRR, *functional response ratio*), vydělením parametrů *a* a *h* (Cuthbert a kol., 2019):

$$FRR = a/h$$

K analýze existence rozdílů v počtech částečně zkonsumovaných larev mezi skupinami samic jsme aplikovali obecný lineární model (GLM, *generalised linear models*) s binomickou distribucí a funkcí „logit“ pomocí funkce *glmm TMB* balíčku pro program R (Magnusson a kol., 2017). Tyto modely se běžně používají pro hodnocení dat s vysokým počtem nulových hodnot (v našem experimentu bylo 1647 z 2304 hodnot nulových, tedy 71,48 %) a využívají algoritmus odhadu maximální pravděpodobnosti. Funkce *logit link* byla použita k modelování částečně zkonsumovaných larev jako funkce prediktivních proměnných (tj. hustoty kořisti, porovnávané reprodukční skupiny raků a jejich interakce). Abychom porovnali všechny skupiny raků, byla provedena párová post-hoc analýza pomocí Tukeyova testu za použití funkce *Ismears* v R balíčku (Lenth, 2016). Analýza funkční odpovědi a jejích parametrů byla vypracována s pomocí mého konzultanta MSc. Ismaela Sota Almeny.

Experiment 2:

Počty zabité kořisti byly testovány na normalitu a homoskedasticitu (shodu rozptylů) dat, a to pomocí Anderson-Darlingových, respektive Levenových testů. S ohledem na nesplnění předpokladů byly dále porovnány neparametrickým Kruskal-Wallisovým testem následovaným vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin. Hladina významnosti byla stanovena na úrovni $p < 0,05$. Analýzy byly provedeny v programu Minitab Statistical Software Version 21.4.0.

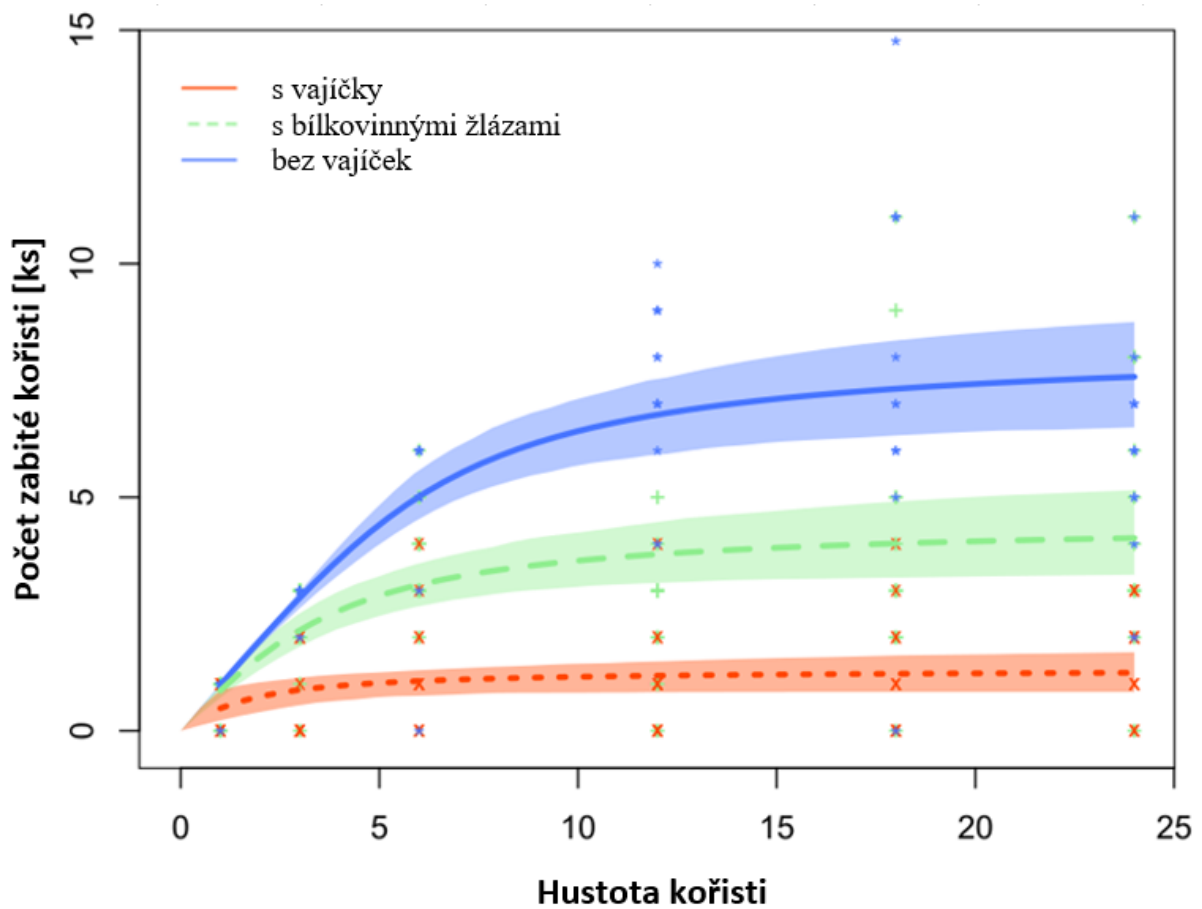
4. VÝSLEDKY

Experiment 1:

V rámci studie bylo zjištěno, že míra predace (podíl zkonsumované kořisti) všech skupin samic raka mramorovaného (s vajíčky, s bílkovinnými žlázami, bez vajíček) klesal s její rostoucí hustotou, kdy při vyšších hustotách bylo dosaženo asymptoty (ustálení na konstantní úrovni; pro všechny skupiny $p < 0.001$, Tabulka 1). Jedná se tak o funkční odpověď typu II typickou pro predátory. Kromě toho jsme také zjistili, že existují významné rozdíly ve funkčních odpovědích všech testovaných skupin raků, jak můžeme vidět na nepřekrývajících se konfidenčních intervalech křivek. Samice s vajíčky byly potravně nejméně aktivní, kdežto samice bez vajíček zkonsumovaly potravu nejvíce. Samice s bílkovinnými žlázami dosahovaly středních hodnot (Graf 1).

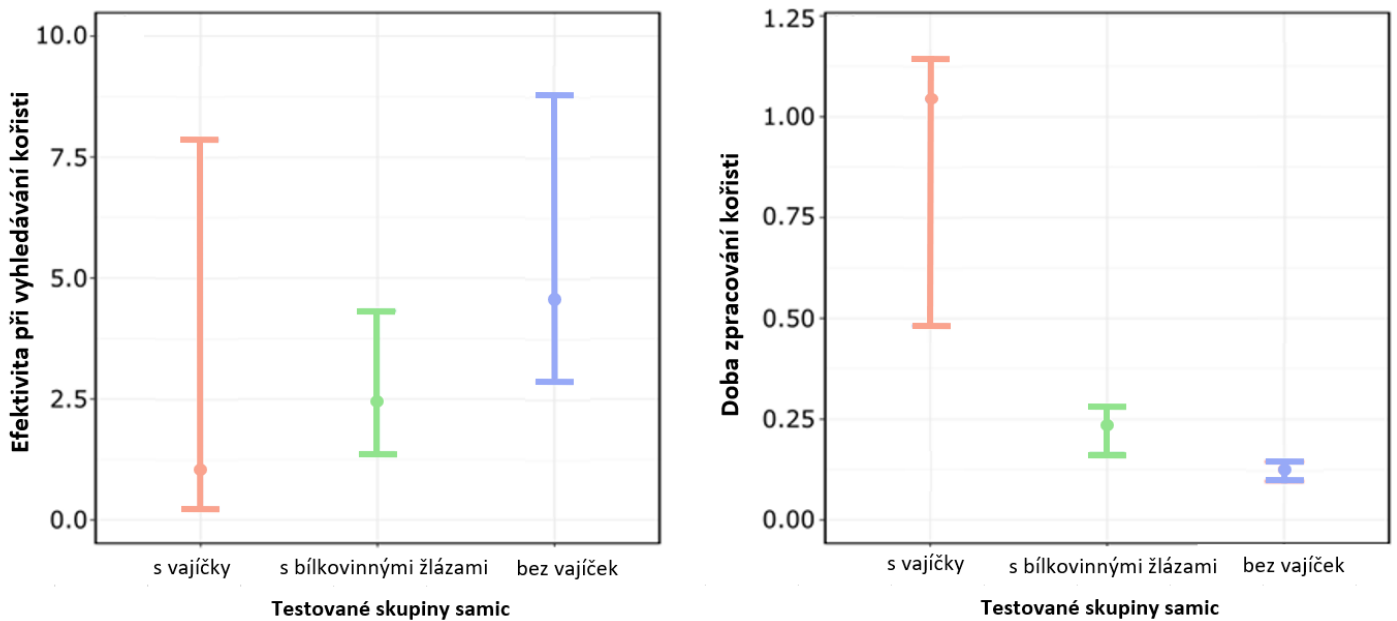
Tabulka 1: Odhad prvního řádu a dosažená úroveň pravděpodobnosti logistické regresní analýzy zabité kořisti jako funkce její hustoty mezi testovanými skupinami a parametry funkční odpovědi z Rogersovy rovnice náhodného predátora za hodinu. a – „efektivita při vyhledávání kořisti“, h – „doba potřebná ke konzumaci kořisti“, $1/hT$ – maximální rychlost příjmu kořisti, FRR – „poměr funkční odpovědi“ vypočítány jako a/h .

Skupina	Odhad prvního řádu	Standardní chyba	P-hodnota	a (P-hodnota)	h	$1/hT$	FRR
S vajíčky	0,0863	0,001	<0,001	1,044 (0,059)	0,764 (<0,001)	1,308	1,366
S bílkovinnými žlázami	0,001	0,001	<0,001	2,447 (<0,001)	0,224 (<0,001)	4,464	10,924
Bez vajíček	0,149	0,149	<0,001	4,600 (<0,001)	0,121 (<0,001)	8,264	38,016



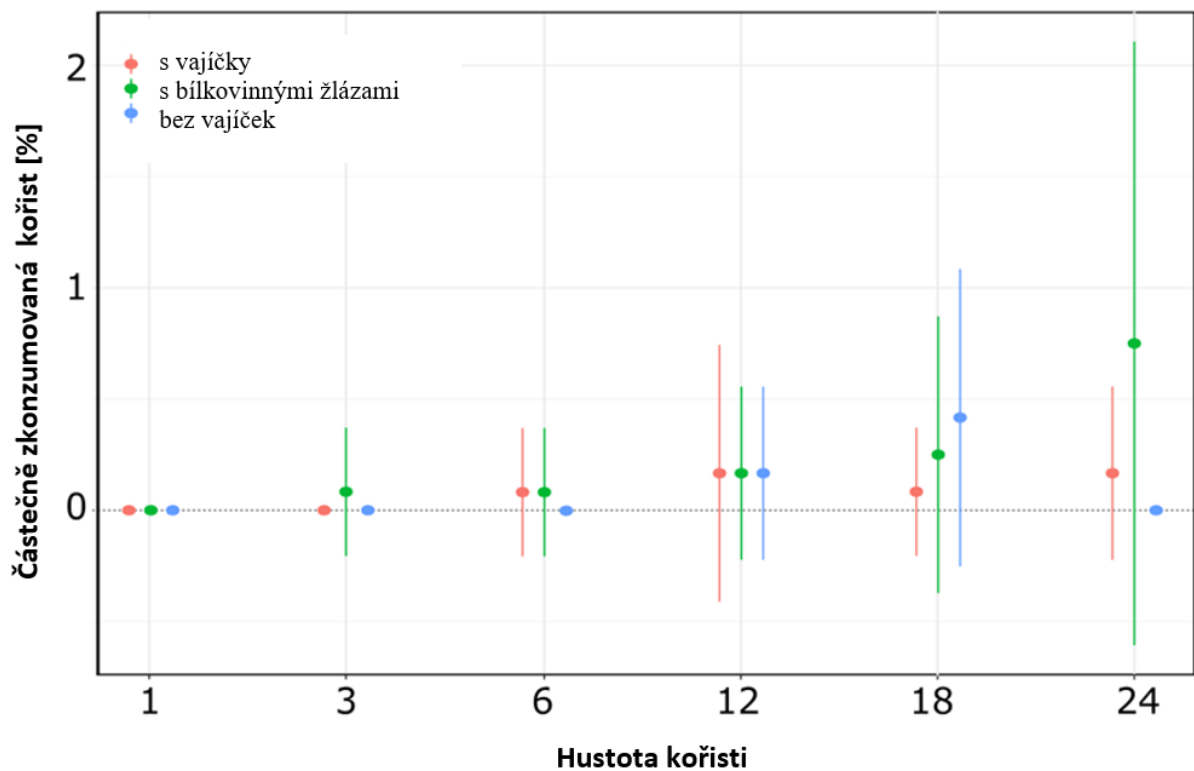
Graf 1: Funkční odpovědi z Rogersovy rovnice náhodného predátora s 95 % neparametrickými intervaly spolehlivosti pro každou testovanou skupinu samic raka mramorovaného. Modrá barva znázorňuje samice raků bez vajíček, zelená samice s vyvinutými bílkovinnými žlázami a světle červená samice nesoucí vajíčka. Nepřekrývající se 95 % konfidenční intervaly značí statisticky významné rozdíly mezi skupinami.

Co je týče hodnot efektivity při vyhledávání kořisti a a doby zpracování kořisti h , byla u všech tří testovaných skupin signifikantní pouze druhá jmenovaná (Graf 2). Maximální příjem potravy ($1/hT$) raků se pohybovaly od 1,30 do 8,26 kořisti za hodinu, zatímco poměr funkční odpovědi (FRR) se pohyboval od 1,36 do 38, 01 (Tabulka 1).



Graf 2: Neparametrické parametry pro efektivitu při vyhledávání kořisti (vlevo) a dobu zpracování kořisti (vpravo) (průměr \pm standardní chyba) byly stanovené z Rogersovy rovnice náhodného predátora metodou „bootstrappingu“ (999krát bootstrapovaný dataset) spolu s 95 % konfidenčními intervaly pro každou testovanou skupinu samic raka mramorovaného. Body představují počáteční odhad z rovnice náhodného predátora. Nepřekrývající se 95 % konfidenční intervaly značí statisticky významné rozdíly mezi skupinami.

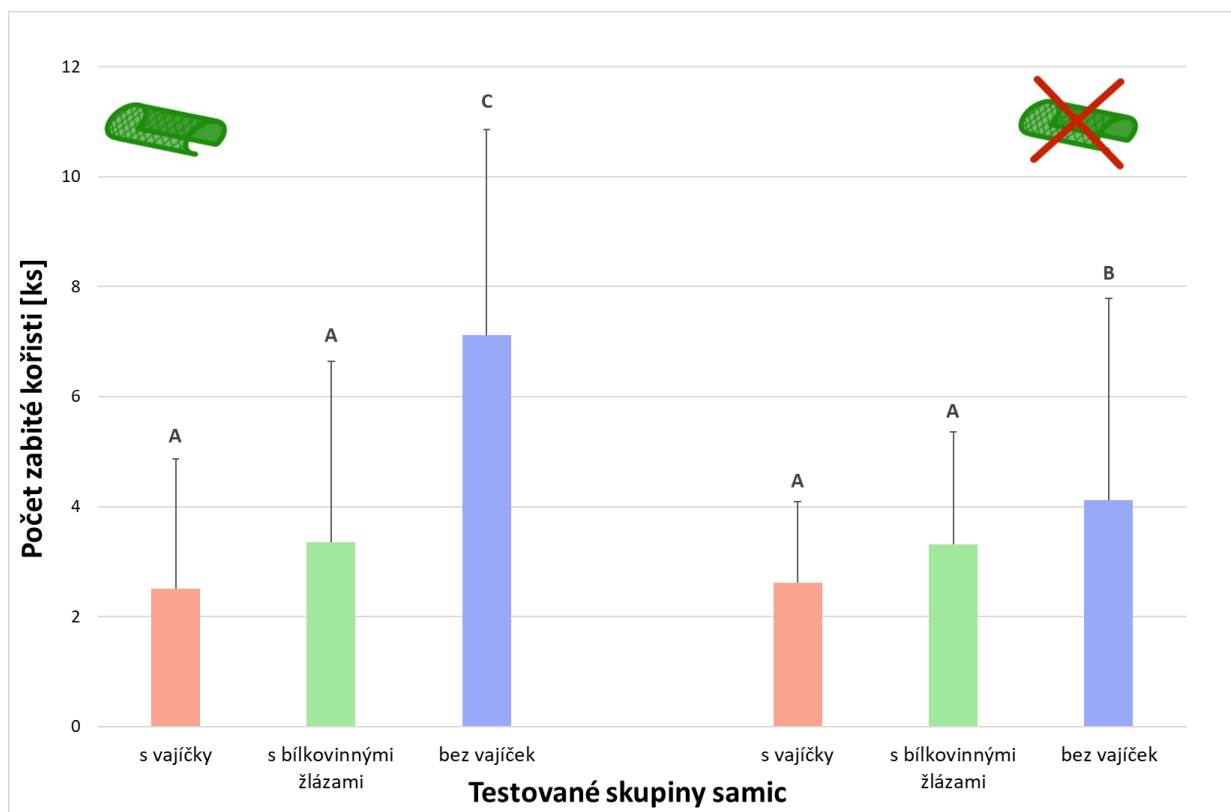
Dále byla zkoumána míra částečně zkonsumované kořisti. Zde bylo zjištěno, že se míra částečného zkonsumování kořisti mezi skupinami výrazně neliší, ale mírně roste společně s hustotou. Míra částečně zkonsumované kořisti byla, ve srovnání s celkovou spotřebou, obecně nízká (<1 %). Například při nejnižších hustotách kořisti (1) nebyla nalezena žádná částečně zkonsumovaná kořist, zatímco u hustoty (3) byla nalezena pouze jedna larva zkonsumovaná z 25 %. Jednotlivé počty zastoupené kořisti v různých hustotách, u testovaných skupin raka mramorovaného jsou shrnuty v Příloze 1.



Graf 3: Míra částečně zkonsumované kořisti (průměr ± směrodatná odchylka) pro každou úroveň hustoty kořisti (1, 3, 6, 12, 18, 24) testovaná u tří skupin samic raka mramorovaného. Světle červeně jsou značené samice nesoucí vajíčka, zeleně samice s vyvinutými bílkovinnými žlázami a modře samice bez vajíček.

Experiment 2:

Míra predace (počet zabité kořisti) byla jak v přítomnosti, tak v nepřítomnosti úkrytu u samic s bílkovinnými žlázami v absolutních hodnotách mírně vyšší než u samic s vajíčky. Tyto rozdíly však nebyly statisticky významné. Oproti jmenovaným skupinám byla průkazně vyšší míra predace zaznamenána u samic bez vajíček. V této skupině byl zaznamenán i pozitivní vliv přítomnosti úkrytu, kdy konzumace kořisti dosahovala vyšších hodnot, než při jeho absenci (Graf 4). Bezsporně největší zastoupení zabité kořisti tvořily patentky zkonsumované ze 100 %. Jednotlivé skupiny částečně zkonsumované kořisti (min. 75, 50 a 25 %) představovaly v průměru jen vzácně větší, než 1 % zastoupení z celkového množství předkládané kořisti (Tabulka 2).



Graf 4: Počet zabité kořisti (v arénách nasazeno 12 larev pakomára kouřového) testovanými skupinami samic raka mramorovaného v přítomnosti (vlevo) a nepřítomnosti úkrytu (vpravo). Každá skupina byla testována ve 26 opakováních. Data jsou prezentována jako průměr \pm směrodatná odchylka. Lišící se písmena indikují statisticky významné rozdíly mezi šesti porovnávanými skupinami (Kruskal-Wallisův test následovaný vícenásobným porovnáním pořadí všech skupin, $p < 0,05$).

Tabulka 2: Kusové a procentuální zastoupení kořisti v přítomnosti a nepřítomnosti úkrytu po čtyřhodinové expozici třem porovnávaným skupinám samic raka mramorovaného. Celkem 26 samic z každé skupiny bylo jednotlivě vystaveno hustotě kořisti (12), tzn. v každé jmenované skupině bylo celkem nasazeno 312 larev.

Skupina	Živé	Zabité				
		Zkonzumované ze 100 %	Zkonzumované ze 75 %	Zkonzumované z 50 %	Zkonzumované z 25 %	Jen mrtvé
S úkrytem						
S vajíčky	247 (79,2 %)	62 (19,9 %)	1 (0,3 %)	2 (0,6 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
S bílkovinnými žlázami	225 (72,1 %)	78 (25 %)	4 (1,3 %)	2 (0,6 %)	3 (1 %)	0 (0 %)
Bez vajíček	127 (40,7 %)	181 (58 %)	3 (1 %)	0 (0 %)	1 (0,3 %)	0 (0 %)
Bez úkrytu						
S vajíčky	244 (78,2 %)	68 (21,8 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
S bílkovinnými žlázami	226 (72,4 %)	82 (26,3 %)	3 (1 %)	1 (0,3 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
Bez vajíček	205 (65,7 %)	102 (32,7 %)	4 (1,3 %)	0 (0 %)	1 (0,3 %)	0 (0 %)

5. DISKUSE

Výsledky porovnání potravního chování tří skupin samic raka mramorovaného: s vajíčky, s vyvinutými bílkovinnými žlázami a bez vajíček ukázaly, že podíl zkonsumované kořisti u všech testovaných skupin s rostoucí hustotou klesal, zatímco při předkládání vyšších hustot kořisti došlo k ustálení na neměnné úrovni. Kromě toho jsme také zjistili že samice s vajíčky byly potravně nejméně aktivní, zatímco samice bez vajíček zkonsumovaly potravu nejvíce. Nejvyšší dobu zpracování kořisti projevily samice s vajíčky, zatímco nejkratší doba zpracování kořisti byla pozorována u samic bez vajíček. Samice s bílkovinnými žlázami se v tomto porovnání pohybovaly v rozmezí mezi zbylými dvěma skupinami. Zajímala nás také míra zcela a částečně zkonsumované kořisti předkládaná testovaným skupinám samic raků v různých hustotách. Nicméně celkový počet částečně zkonsumované kořisti byl v tomto experimentu ve srovnání s počtem zcela zkonsumované kořisti zanedbatelný a ve všech skupinách testovaných samic raků měl nevýznamný podíl. V navazujícím experimentu nás kromě míry predace zajímal také vliv přítomnosti úkrytů. Kdy jsme zjistili průkazně vyšší míru predace pouze u samic bez vajíček s pozitivním vlivem v přítomnosti úkrytu.

V našem prvním experimentu jsme se zaměřili na porovnání potravní aktivity, kde jsme pozorovali významné rozdíly ve funkčních odpovědích testovaných skupin samic raků (Graf 1). Samice s vajíčky byly předvídatelně potravně nejméně aktivní, zatímco samice bez vajíček zkonsumovaly potravu nejvíce. Samice raků s bílkovinnými žlázami vykazovaly, ve vztahu k ostatním skupinám, průměrnou míru predace. Podíl zkonsumované kořisti všech skupin samic klesal s její rostoucí hustotou, zatímco při vyšších hustotách bylo dosaženo ustálení na konstantní úrovni, v našem případě při hustotě 12 larev pakomára kouřového (Graf 1). Jedná se tak o funkční odpověď typu II, která je nejčastěji zaznamenávanou funkční odpovědí u predátorů. Tento typ se vyznačuje tím, že se rychlost spotřeby potravu s rostoucí hustotou zvyšuje. Růst se ale postupně zpomaluje až do úrovně, kdy rychlost spotřeby zůstává konstantní bez ohledu na její hustotu (Begon a kol., 1997). Při dosažení této fáze dosahuje predátor maximálního příjmu potravu a další nárůst již není možný (Holling, 1959). Různá prostředí mohou vést i ke změnám v potravním chování, což může mít za následek modifikaci křivky i celého typu funkční odpovědi (Koski a Johnson, 2002). Například v biotopech s vyšší komplexitou došlo u blešivce *Echinogammarus marinus* (Leach, 1815) ke změně funkční odpovědi z typu II na typ III (Alexander a kol., 2012). Podle Buckela a Stonera (2000) se přeměna na funkční odpověď typu III často vysvětluje změnou kořisti nebo přizpůsobením se

na specifické anti-predační chování kořisti. V našem konkrétním případě jsme však mezi jednotlivými testovanými skupinami samic raků mramorovaných žádné posuny v typech funkční odpovědi nezaznamenali.

Zajímavým pohledem, kterým lze výsledky aktivity příjmu potravy hodnotit je za pomoci kondičních faktorů. Samice raků před kladením vajíček mají totiž podstatně vyšší gonadosomatický index (GSI). Ten je definován jako podíl pohlavních orgánů k živé hmotnosti těla a u raků se různí v závislosti na druhu a na době jeho zjištění (Kozák a kol., 2013). Nejvyšších hodnot nabývá GSI bezprostředně před ovulací (Vogt, 2002, Juchno a Chybowski, 2003, Kozák a kol., 2004), kdy vaječníky dosahují maximální velikosti a zaplňují podstatnou část hlavohrudi. Zmíněná skutečnost má tedy vliv na to, kolik potravy jsou takové samice zároveň schopné přijmout. Na počátku reprodukčního cyklu tvoří gonády méně než 0,1 % živé hmotnosti, zatímco bezprostředně před ovulací dosahují cca 4-6 %. Z tohoto hlediska je hodnocení potravního chování samic s vyvinutými bílkovinnými žlázami velmi zásadní. Zdá se tedy logické, že samice bez vajíček mají spíše možnost pozřít větší množství potravy než samice s bílkovinnými žlázami, které jsou brzy před ovulací, a tedy s velkými vaječníky. Hypotézu, že samice s bílkovinnými žlázami již nedokážou pozřít větší množství předkládané potravy, neboť jsou jejich vaječníky již relativně velké, podporují i naše výsledky, kdy u nich byla zjištěna nižší potravní aktivita než u samic bez vajíček (Graf 1). Nereprodukující se samice bez vajíček mohou být v příjmu a zpracování potravy efektivnější hned z několika důvodů. Mají zvýšenou mobilitu, vyšší úroveň aktivity a z fyziologického hlediska mohou mít i vyšší hepatosomatický index (HSI) a tím i větší schopnost trávení a akumulace zásob v hepatopankreatu (slinivko-jaterní žláza), tedy větší schopnost přijímat potravu. Hepatosomatický index totiž udává podíl hmotnosti hepatopankreatu k celkové hmotnosti těla a je dobrým ukazatelem kvality výživy a potenciálního budoucího růstu. Hepatopankreas je víceúčelový složený orgán, ve kterém dochází k trávení, vstřebávání i ukládání živin, a řada jeho funkcí je neurohumorálně řízena (Kozák a kol., 2013). Z tohoto pohledu se v hodnocení samic s vyvinutými bílkovinnými žlázami, které v našem experimentu žraly méně než samice bez vajíček ale více než samice s vajíčky, opět dostáváme k tomu, že tyto samice již nemají v hlavohrudi prostor pro zvětšování (příjem většího množství potravy) hepatopankreatu, neboť velkou část prostoru hlavohrudi již vyplňují vaječníky. Na druhou stranu, samice s již nakladenými vajíčky by v tomto světle už pravděpodobně mohly přijímat a zpracovávat větší množství potravy, ale jejich primární motivace je jiná, a to v klidu a bezpečí inkubovat svá vajíčka a starat se o nově vylíhnutá ráčata.

Přestože funkční odpovědi testovaných skupin raků nevykazovaly rozdíly v jejich typech, ve sledovaných parametrech vztahujících se k funkční odpovědi efektivity při vyhledávání kořisti (parametr a) a doby zpracování kořisti (parametr h) byly nalezeny signifikantní rozdíly u druhého jmenovaného (Graf 2). Parametr efektivity při vyhledávání kořisti vyjadřuje schopnost najít, detekovat a zaútočit na kořist, tzn. že odráží efektivitu predátora při nízkých hustotách kořisti (Jeschke a kol., 2004). Za dobu zpracování kořisti, se považuje celková doba, kterou predátor potřebuje k útočení a zpracování kořisti (Jeschke a kol., 2004). Čím je tedy doba zpracování kořisti predátorem delší, tím je jeho efektivita příjmu potravy v určitém čase nižší. V hodnocení parametru a u námi testovaných skupin samic raka mramorovaného nebyl zaznamenán staticky průkazný rozdíl z čehož vyplývá, že fáze reprodukčního cyklu, ve kterém se samice nachází nemá průkazný vliv na efektivitu vyhledávání kořisti při nižších hustotách. Při srovnávání parametru h vykázaly významný rozdíl všechny tři testované skupiny samic raků. Nejvyšší dobu zpracování kořisti projevily samice s vajíčky, zatímco nejkratší doba zpracování kořisti byla pozorována u samic bez vajíček. U samic s vajíčky je pomalejší zpracování kořisti očekávatelné. Pomaleji se pohybují, čistí svá vajíčka a nemohou se tak plně věnovat zpracování kořisti. Dalším možným vysvětlením, respektive spolupůsobícím faktorem je, že se samicím v reprodukční fázi mění jejich fyziologie (Atkinson a kol., 2023). To může mít negativní vliv na rychlost zpracování kořisti a například i snížením aktivity trávicích enzymů ovlivňovat rychlost trávení.

Rozdíly v maximálním příjmu potravy, který vyjadřuje maximální množství kořisti, které dokáže predátor pozřít za určitý časový interval při určité hustotě kořisti se napříč skupinami zrcadlily podobně jako v ostatních parametrech funkční odpovědi (Tabulka 1). Nicméně u samic s bílkovinnými žlázami jsme očekávali obecně vyšší příjem potravy, neboť jsme uvažovali, že se budou chtít připravit na budoucí omezený příjem potravy během inkubace vajíček a péči o čerstvě vylíhlá ráčata. Tyto samice se vzhledem k jejich reprodukční fázi chovají podobně jako samice s vajíčky, pomaleji se pohybují a méně riskují.

Zajímala nás také míra zcela a částečně zkonsumované kořisti předkládaná testovaným skupinám samic raků v různých hustotách. Celkový počet částečně zkonsumované kořisti byl v tomto experimentu ve srovnání s počtem zcela zkonsumované kořisti zanedbatelný a ve všech skupinách testovaných samic raků měl nevýznamný podíl. Počet částečně zkonsumované kořisti byl pouhých 58 larev, zatímco počet zcela zkonsumovaných larev byl 624 (Příloha 1). Tato skutečnost by pravděpodobně mohla znamenat, že pokud se již samice rozhodnou ulovit kořist, konzumují ji ve většině případů celou. Žádná část těla larvy pakomára kouřového tedy

není samicemi raka mramorovaného preferovanější natolik, aby kvůli ní znovu vynakládaly energii na ulovení a zpracování kořisti. Tento typ pravé predace je znám např. u medvědů hnědých *Ursus arctos* Linné, 1758 lovcí lososy. Ti ordinérně konzumují celé lososy, ale ve chvíli, kdy mají k dispozici větší množství jedinců během tahu na svá trdliště, zaměřují se na nevytřené samice a vyžírají pouze jejich jikry (Lepš, 2023).

Dále nás zajímalo, zda a případně jak bude potravní aktivita jednotlivých skupin samic ovlivněna přítomností úkrytu. Úkryty jsou pro raky totiž klíčové v jejich přežívání (Hobbs, 1991; Gherardi, 2002). Poskytují jim ochranu před vnějšími vlivy a bezpečí, což platí především pro samice s vajíčky, které se v tomto období zpravidla zdržují na jednom místě a úkryt jim slouží jako útočiště pro své budoucí potomky. Proto byla jednotlivým skupinám samic v rámci druhého experimentu poskytnuta kořist ve formě dvanácti patentek s, nebo bez přítomnosti úkrytu v aréně. Úroveň konzumace kořisti mezi skupinami ukázala identický vzorec jako v prvním pokusu, kdy samice s vajíčky konzumují potravu nejméně, samice bez vajíček nejvíce a samice s vyvinutými bílkovinnými žlázami vykazují hodnoty mezi těmito skupinami. Ačkoli byly hodnoty samic s vajíčky a s bílkovinnými žlázami v obou případech velmi podobné, lze obecně tvrdit, že přítomnost úkrytu má pozitivní vliv na míru predace. Statisticky průkazně se nám toto tvrzení podařilo potvrdit pouze u samic bez vajíček, které v hodnocení průměrné míry predace v přítomnosti úkrytu vykazovaly 7,12 larev, zatímco bez úkrytu 4,12 zkonsumovaných larev pakomára kouřového (Graf 4). Úkryty mohou zvyšovat míru predace tím, že poskytují ochranu a bezpečí, což snižuje stresovou úroveň raků a zvyšuje tak jejich potravní aktivitu. Raci se patrně cítí bezpečněji a jsou ochotnější vyhledávat a konzumovat potravu. Kromě toho mohou úkryty teoreticky sloužit i jako vhodné místo pro hromadění kořisti, byť toto nebylo v rámci pokusu pozorováno, jde však o známé chování, kdy si například při odlovu na proutky raci snaží do svých úkrytů zatáhnout části náročněji zpracovatelné návnady – rybí maso. U samic s vajíčky a s bílkovinnými žlázami byl rozdíl v konzumaci v přítomnosti a nepřítomnosti úkrytu minimální (Tabulka 2), a žádný významný vliv přítomnosti úkrytu který by zásadně ovlivňoval potravní aktivitu se nám potvrdit nepodařilo. Tyto samice jsou obvykle opatrnější, klidnější a pravděpodobně tráví více času v úkrytu (tento aspekt si vyžaduje budoucí experimentální ověření), což může snižovat jejich ochotu kořist vyhledávat.

Rak mramorovaný je také stále častěji využíván jako modelový druh v různých oblastech výzkumu, například v ekotoxikologii, kde jsou mimo jiné sledovány i jeho etologické projevy, které jsou nutně ovlivněny jeho reprodukčním cyklem. V takových výzkumech se ve většině případů využívají nereprodukcující se samice bez vajíček. Nicméně, rak mramorovaný dospívá

poměrně záhy a značná část takových samic v chovech může mít již vyvinuté bílkovinné žlázy, které signalizují brzké rozmnožování (kladení vajíček). To může jejich aktivitu a chování v této fázi reprodukčního cyklu ovlivňovat. V našich experimentech se hodnoty samic s vyvinutými bílkovinnými žlázami pohybovaly mezi hodnotami samic bez vajíček a s vajíčky. Byly opatrnější a méně aktivní než samice bez vajíček, ale přesto dynamičtější než samice s vajíčky. Například v porovnání aktivity v přítomnosti a nepřítomnosti úkrytu se více podobaly samicím s vajíčky a ve většině námi provedených experimentů se chovaly jako „poloviční matky“. Při využívání raka mramorovaného jako modelového druhu je proto důležité mít na paměti, že životní cyklus tohoto druhu je poměrně rychlý a pro přesnější výstupy není vhodné kombinovat samice s vyvíjejícími se žlázami s těmi bez znaků reprodukce, neboť se ve svém chování projevují odlišně.

Určité rozdíly v prezentovaných výsledcích by mohly být dány původem experimentálních zvířat. Až na naprosté výjimky (Linzmaier a kol., 2018; Veselý a kol., 2021) byly doposud prováděné komparativní experimenty s rakem mramorovaným realizovány s využitím laboratorních jedinců, což je dáno jednak původem tohoto druhu, ale i relativním nedostatkem doposud etablovaných a dostatečně početných populací ve volné přírodě. Je nutné vzít v úvahu, že řada podmínek prostředí, které se sezónně mění, byla v laboratoři udržována konstantní a absence běžných sezónních změn mohla ovlivnit individuální chování testovaných samic. V přirozených podmínkách jsou jedinci také vystaveni dalším faktorům jako jsou kompetice s dalšími druhy a velikostními skupinami (Kozák a kol., 2015) či predací ze strany různých druhů bezobratlých, ryb, plazů, ptáků či savců (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019), která by měla posilovat afinitu k úkrytu, a naopak tlumit pohybovou a potravní aktivitu (nebezpečí soubojů a predace; Kozák a kol., 2013).

6. ZÁVĚR

Rak mramorovaný je z hlediska vědeckého využití poměrně dostupný biologický modelový druh. Za pomoci analýzy funkční odpovědi byla u všech samic raka mramorovaného ve třech reprodukčních fázích (s vajíčky, s bílkovinnými žlázami, bez vajíček) zaznamenána funkční odpověď typu II, typická pro predátory.

Nereprodukuje se samice bez vajíček jsou v potravním chování efektivnější a aktivnější než obě dvě výše jmenované skupiny, a to jak v přítomnosti, tak nepřítomnosti úkrytů. Průkazné pozitivní výsledky na přítomnost úkrytu vykazovaly pouze samice bez vajíček. Takové samice mají zvýšenou mobilitu, vyšší úroveň aktivity a z fyziologického hlediska mohou mít i vyšší hepatosomatický index, díky kterému jejich tělo dokáže pojmout větší množství potravy, a na rozdíl od samic s vajíčky či s bílkovinnými žlázami mají nízký gonadosomatický index, který udává podíl reprodukční soustavy k živé hmotnosti těla. Vyhledávání a zpracování kořisti bylo předvídatelně nejpomalejší u reprodukčně aktivních samic s vajíčky, neboť tyto samice preferují především bezpečnost a v souvislosti s jejich fyziologickým a hormonálním stavem je rychlost trávení pravděpodobně ovlivněna například sníženou intenzitou trávicích enzymů. Samice s bílkovinnými žlázami se ve všech našich experimentech pohybovaly na úrovni mezi těmito dvěma skupinami.

Při využívání raka mramorovaného jako modelového druhu je důležité dbát na jeho rychlý reprodukční cyklus, a při biologických experimentech využívat nereprodukuje se samice bez vajíček, jen takovou dobu, aby nedocházelo k tvorbě primárních znaků pohlavní zralosti, tedy tvorbě bílkovinných žláz, či takové samice z experimentu vyřadit, popřípadě je hodnotit samostatně. Neboť samice se v této fázi reprodukčního cyklu chovají podobně jako samice s vajíčky, jsou opatrnější, méně aktivní a výsledky takových experimentů by mohly deformovat. Zároveň je důležité mít na paměti, že v přírodě jsou raci vystaveni i dalším biotickým a abiotickým faktorům, které mohou ovlivňovat potravní aktivitu. Může se jednat například o výskyt různých druhů ryb či savců vyvíjejících predanční tlak. Předpokládáme ale, že zde pozorované vzory budou obecně platné i pro račí samice žijící ve volnosti.

7. SEZNAM POUŽITÉ LITERATURY

- Alexander, M. E., Dick, J. T. A., O'Connor, N. E., Haddaway, N. R. & Farnsworth, K. D., 2012. Functional responses of the intertidal amphipod *Echinogammarus marinus*: effects of prey supply, model selection and habitat complexity. *Marine Ecology Progress Series*, 468, 191-202.
- Alexander, M. E., Dick, J. T. A., Weyl, O. L. F., Robinson, T. B. & Richardson, D. M., 2014. Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives. *Biology Letters*, 10.
- Alwes, R. & Scholtz, G., 2006. Stages and other aspects of the embryology of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Petantia, Astacida). *Development Genes and Evolution*, 216, 169-184.
- 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, 1-10.
- Andriantsoa, R., Jones, J. P., Achimescu, V., Randrianarison, H., Raselimanana, M., Andriatsitohaina, M. & Lyko, F., 2020. Perceived socio-economic impacts of the marbled crayfish invasion in Madagascar. *PLoS One*, 15.
- Atkinson, S., Bryan, E., Kruse, J., Sarachick, N. & Mathews, L., 2023. Sex and reproductive status affect sheltering and exploratory behaviours with high intra-individual variability in crayfish. *Behaviour*, 160, 299-321.
- Barrios-O'Neill, D., Dick, J. T., Emmerson, M. C., Ricciardi, A. & MacIsaac, H. J., 2015. Predator-free space, functional responses and biological invasions. *Functional Ecology*, 29, 377-384.
- Begon, M., Harper J. L. & Townsend, C. R., 1997. *Jedinci, populace a společenstva*, Vydavatelství Univerzity Palackého, Olomouc, 1. vydání. *Ekologie*, 949.
- Berrill, M. & Chenoweth, B., 1982. The burrowing ability of nonburrowing crayfish. *American Midland Naturalist*, 108, 199-201.
- Brodin, T., Fick, J., Jonsson, M. & Klaminder, J., 2013. Dilute concentrations of a psychiatric drug alter behavior of fish from natural populations. *Science*, 339, 814-815.

- Bubb, D. H., Thom, T. J. & Lucas, M. C., 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology*, 49, 357-368.
- Bubb, D. H., Thom, T. J. & Lucas, M.C., 2006. Movement patterns of the invasive signal crayfish determined by PIT telemetry, *Canadian Journal of Zoology*, 84, 1202-1209.
- Buckel, J. A. & Stoner, A. W., 2000. Functional response and switching behavior of young of the year piscivorous bluefish. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 245, 25-41.
- Buřič, M., 2006. Studium reprodukce invazního raka pruhovaného *Orconectes limosus*. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, Katedra rybářství, 88.
- Buřič, M., Grabicová, K., Kubec, J., Kouba, A., Kuklina, I., Kozák, P. & Randák, T., 2018. Environmentally relevant concentrations of tramadol and citalopram alter behaviour of an aquatic invertebrate. *Aquatic Toxicology*, 200, 226-232.
- Buřič, M., 2020. Chování raků jako nástroj pro výzkum invazních druhů a měnících se podmínek prostředí. Habilitační práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích Fakulta rybářství a ochrany vod Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický, 166.
- Capelli, G. M. & Hamilton, P. A., 1984. Effects of food and shelter on aggressive activity in the crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). *Journal of Crustacean Biology*, 4, 252-260.
- Culley, D. D. & Duobinis-Gray, L., 1987. 24-Hour molting pattern of the red swamp crawfish (*Procambarus clarkii*). *Aquaculture*, 64, 343-346.
- Carneiro, V. C., Galil, B. & Lyko, F., 2023. A voyage into the Levant: the first record of a marbled crayfish *Procambarus virginalis* (Lyko, 2017) population in Israel. *BioInvasions Record*, 12.
- Cavigelli, S. A. & Pereira, M. E., 2000. Mating season aggression and fecal testosterone levels in male ring-tailed lemurs (*Lemur catta*). *Hormones and Behavior*, 37, 246-255.
- Cote, J., Fogarty, S., Weinersmith, K., Brodin, T. & Sih, A., 2010. Personality traits and dispersal tendency in the invasive mosquitofish (*Gambusia affinis*). *Proceedings of the Royal Society. Biological Sciences*, 277, 1571-1579.

- Cuthbert, R. N., Dickey, J. W., Coughlan, N. E., Joyce, P. W. & Dick, J. T., 2019. The functional response ratio (FRR): advancing comparative metrics for predicting the ecological impacts of invasive alien species. *Biological Invasions*, 21, 2543-2547.
- D'Abramo, L. R. & Robinson, E. H., 1989. Nutrition of crayfish. *Reviews in Aquatic Sciences*, 1, 711-728.
- Davis, K. & Huber, R., 2007. Activity patterns, behavioural repertoires, and agonistic interactions of crayfish: a non-manipulative field study. *Behaviour*, 144, 229-247.
- Denny, M., 2014. Buzz holling and the functional response. *Bulletin of the Ecological Society of America*, 95, 200-203.
- Einum, S., Sundt-Hansen, L. & H. Nislow, K., 2006. The partitioning of density-dependent dispersal, growth and survival throughout ontogeny in a highly fecund organism. *Oikos*, 113, 489-496.
- Faulkes, Z., 2010. The spread of the parthenogenetic marbled crayfish, Marmorkrebs (*Procambarus sp.*) in the North American pet trade. *Aquatic Invasions*, 5, 447.
- Faulkes, Z., Fera, T. P. & Muñoz, J., 2012. Do Marmorkrebs, *Procambarus fallax f. virginalis*, threaten freshwater Japanese ecosystems?. *Aquatic biosystems*, 8, 1-12.
- Faulkes, Z., 2021. Map of Marmokrebs introductions.
Dostupné na:
<https://www.google.com/maps/d/u/0/viewer?ie=UTF8&hl=en&msa=0&t=h&ll=20.93098194608998%2C73.02141700000001&spn=71.584384%2C136.665918&source=embed&mid=1KZ4o4kKP1bYYP1xIb3nBRAXvbtPY&z=3>. Navštíveno 27.3. 2023
- Faulkes, Z., 2024. Marmokrebs are cloning crayfish.
Dostupné na:
<https://sites.google.com/view/marmokrebs/home?authuser=0>. Navštíveno 10.2.2024
- Fero, K. C. & Moore, P. A., 2014. Shelter availability influences social behavior and habitat choice in crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour*, 151, 103-123.

- Franke, R., Wessels, S. & Hörstgen-Schwark, G., 2013. Enhancement of survival and growth in crowded groups: the road towards an intensive production of the noble crayfish *Astacus astacus* L. in indoor recirculation systems. *Aquaculture Research*, 44, 451-461.
- Flint, R. W., 1977. Seasonal activity, migration and distribution of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Tahoe. *The American Midland Naturalist*, 97, 280-292.
- Gherardi, E., Barbaresi, S. & Salvi, G., 2000a. Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish in the Italian water bodies. *Aquatic Sciences*, 62, 179-193.
- Gherardi, E., Acquistapace, P. & Barbaresi, S., 2000c. The significance of chelae in the agonistic behaviour of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 33, 187-200.
- Gherardi, F., 2002. Behavior. Podle: D. M. Holdich (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Oxford: Blackwell Science, 22, 258-290.
- Gherardi, F., 2007. Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. *Springer Science & Business Media*, 504-542.
- Goddard, J. S., 1988. Food and feeding. Podle: D. M. Holdich & R. S. Lowery (Eds.), *Freshwater Crayfish Biology*, 145-166.
- Görner, T., 2019. Občanská věda v oblasti mapování invazních druhů v Evropě. *Ochrana přírody* 3/2019.
- GOV. UK., 2020 Invasive non-native (alien) animal species: rules in England and Wales.
Dostupné na:
<https://www.gov.uk/guidance/invasive-non-native-alien-animal-species-rules-in-england-and-wales>. Navštíveno 10.2.2024
- Groza, M. I., Pop-Vancia, V. & Mireşan, V., 2016. Diel activity and use of multiple artificially constructed shelters in *Astacus leptodactylus* (Decapoda: Astacidae). *Biologia*, 71, 1369-1379.
- Guan, R. Z. & Wiles, P. R., 1998. Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture*, 169, 177-193.

- Guo, W., Kubec, J., Veselý, L., Hossain, M. S., Buřič, M., McClain, R. & Kouba, A., 2019. High air humidity is sufficient for successful egg incubation and early post-embryonic development in the marbled crayfish (*Procambarus virginalis*). *Freshwater Biology*, 64, 1603-1612.
- Gutekunst, J., Andriantsoa, R., Falckenhayn, C., Hanna, K., Stein, W., Rasamy, J. & Lyko, F., 2018. Clonal genome evolution and rapid invasive spread of the marbled crayfish. *National Ecology*, 2, 567-573.
- Gutekunst, J., Maiakovska, O., Hanna, K., Provataris, P., Horn, H., Wolf, S. & Lyko, F., 2021. Phylogeographic reconstruction of the marbled crayfish origin. *Communications Biology*, 4, 1096.
- Hasiotis, S. T. & Honey, J. G., 1995. Crayfish burrows and their paleohydrologic significance in paleocene continental deposits, Washakie, great Divide, and Hanna basins, Wyoming, USA. *Freshwater Crayfish*, 10, 105-117.
- Hasiotis, S. T., Bown, T. M., Kay, P. T., Dubiel, R. F. & Demko, T. M., 1996. The ichnofossil record of hymenopteran nesting behavior from mesozoic and cenozoic pedogenic and xylic substrates: example of relative stasis. *The Paleontological Society Special Publications*, 8, 165-165.
- Hasiotis, S. T., Miller, M. E., Isbell, J., Babcock, L. E. & Collinson, J. W., 1999. Triassic trace fossils from Antarctica: burrow evidence of crayfish or mammal-like reptiles? Resolving crayfish from tetrapod burrows. *Freshwater Crayfish*, 12, 71-81.
- Hazlett, B. A., Rittschof, D. & Ameyaw-Akumfi, C., 1979. Factors affecting the daily movement of the crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana*, Supplement, 5, 121-130.
- 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.
- Hobbs, H. H., 1942. The crayfishes of Florida. Gainesville, FL: University of Florida under the auspices of the Committee on University Publication, 3.
- Hobbs, H. Jr., 1991. Adaptations and convergence in North American crayfishes. *Freshwater Crayfish*, 2, 541-549.

- Holling, C. S., 1959. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist*, 91, 385-398.
- Holling, C. S., 1965. The functional response of predators to prey density and its role in mimicry and population regulation. *The Memoirs of the Entomological Society of Canada*, 97, 5-60.
- Holdich, D. M., 2002. Background and functional morphology. *Biology of Freshwater Crayfish*, 3-29.
- Holdich, D. M., 2002. Distribution of crayfish in Europe and some adjoining countries. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 367, 611-650.
- Holdich, D. M., Haffer, P., Noël, P., Carral, J., Füderer, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madac, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbøl T. & Vigneux, E., 2006. Specie files. Podle: Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noel, P., Reynolds, J. D. & Haffner, P., 2006. Atlas of crayfish in Europe. *Muséum national d'Histoire naturelle*, 188.
- Holdich, D. M., 2009. Identifying crayfish in British waters. *Crayfish Conservation in the British Isles*, 147.
- 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., Patoka, J., Kouba, A. & Buřič, M., 2018. Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. *Biologia*, 73, 841-855.
- Hossain, M. S., Kubec, J., Kouba, A., Kozák, P. & Buřič, M., 2019. Still waters run deep: marbled crayfish dominates over red swamp crayfish in agonistic interactions. *Aquatic Ecology*, 53, 97-107.
- Hossain, M. S., Kouba, A. & Buřič, M. 2019. Morphometry, size at maturity, and fecundity of marbled crayfish (*Procambarus virginalis*). *Zoologischer Anzeiger*, 281, 68-75.
- Hossain, M. S., Buřič, M. & Moore, P. A., 2020. Exposure paradigm of fluoxetine impacted the *Faxonius virilis* agonistic behavior differently. *Science of The Total Environment*, 699, 134300.
- Hunter, P. 2008. The paradox of model organisms: the use of model organisms in research will continue despite their shortcomings. *EMBO reports*, 9, 717-720.

- Chucholl, C. & Pfeiffer, M., 2010. First evidence for an established Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) population in Southwestern Germany, in syntopic occurrence with *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817). *Aquatic Invasions*, 5, 405-412.
- Chucholl, C., Morawetz, K. & Groß, H., 2012. The clones are coming--strong increase in Marmorkrebs *Procambarus fallax* (Hagen, 1870)*f. virginalis* records from Europe. *Aquatic Invasions*, 7.
- Jackson, M. C., Jones T., Milligan M., Sheath D., Taylor J., Ellis, A., England, J. & Grey, J., 2014. Niche differentiation among invasive crayfish and their impacts on ecosystem structure and functioning. *Freshwater Biology*, 59, 1123-1135.
- Janský, V. & Mutkovič, A., 2010. Rak *Procambarus sp.* (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) Prvý nález na Slovensku. *Acta Rer. Natur. Mus. Nat. Slov*, 56, 64-67.
- Jeschke, J. M., Kopp, M. & Tollrian, R., 2004. Consumer-food systems: why type I functional responses are exclusive to filter feeders. *Biological Reviews*, 79, 337-349.
- Ji, C. & Shi, X., 2021. It can be seen in streams, canals, and ditches! The army of the alien species of freshwater crayfish that invaded Taiwan. *Science Monthly* 52, 44-47.
- Jimenez, S. A. & Faulkes, Z., 2010. Establishment and care of a colony of parthenogenetic marbled crayfish, Marmorkrebs. *Invertebrate Rearing*, 1, 10-18.
- Jimenez, S. A. & Faulkes, Z., 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorkrebs compete with other crayfish species in fights?. *Journal of Ethology*, 29, 115-120.
- Jones, J. P., Rasamy, J. R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M. H., Raminosoa, N. & Ravoahangimalala, O. R., 2009. The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions*, 11, 1475-1482.
- Juchno, D. & Chybowski L., 2003. Histological analyses of gonad development in female spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*. *Fisheries & Aquatic Life*, 69-78.
- Juliano, S.A., 2001. Non-linear curve fitting: predation and functional response curve. Podle: Scheiner, S. M., Gurevitch, J. (Eds.), *Design and analysis of ecological experiment*. Oxford University Press Inc. New York, 178-196.

- Jurcak, A. M. & Moore, P. A., 2014. Behavioral decisions in sensory landscapes: Crayfish use chemical signals to make habitat use choices. *Journal of Crustacean Biology*, 34, 559-564.
- Kawai, T., Scholtz, G., Morioka, S., Ramanamandimby, F., Lukhaup, C. & Hanamura, Y., 2009. Parthenogenetic alien crayfish (Decapoda: Cambaridae) spreading in Madagascar. *Journal of Crustacean Biology*, 29, 562-567.
- Kawai, T. & Kouba, A., 2022. Postembryonic development in freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea) in an evolutionary context. *Nauplius*, 30.
- Kouba, A., 2007. Porovnání embryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta katedra rybářství, 82.
- Kouba, A., Petrušek, A. & Kozák, P., 2014. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 05, 413.
- Kouba, A., Tíkal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Příborský, J. & Buřič, M., 2016. The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Scientific Reports*, 6, 1-7.
- Kouba, A., Lipták, B., Kubec, J., Bláha, M., Veselý, L., Haubrock, P. J. & Buřič, M., 2021. Survival, growth, and reproduction: comparison of marbled crayfish with four prominent crayfish invaders. *Biology*, 10, 422.
- Koski, M. L. & Johnson, B. M., 2002. Functional response of kokanee salmon (*Oncorhynchus nerka*) to *Daphnia* at different light levels. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 59, 707-716.
- Kozák, P., Buřič, M. & Polícar, T., 2004. Studium plodnosti raka pruhovaného (*Orconectes limosus*). Podle: Spurný, P. (Eds.), 55 let výuky rybářské specializace na MZLU v Brně, Sborník referátů z konference, Brno, 301-308.
- Kozák, P., Buřič, M., Kouba, A. & Polícar, T., 2008. Metodika chovu raka říčního. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický ve Vodňanech, 83, 36.

- Kozák, P., Polícar, T., Kouba, A., Buřič, M. & Ďuriš, Z., 2009. Problematika reintrodukcí a hospodářského využití původních druhů raků v Evropě, realita a perspektivy v ČR. Ochrana raků v kontextu s rybářským hospodařením, 45, 25.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrušek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková, E. & Polícar, T., 2013. Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, 418.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrušek, A., Buřič, M., Horká, I., Kouba, A., Kozubíková-Balcarová, E. & Polícar, T., 2015. Biologie a chov raků. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod, 429.
- Kubec, J., Kouba, A. & Buřič, M., 2019. Communication, behaviour, and decision making in crayfish: A review. Zoologischer Anzeiger, 278, 28-37.
- Lenth, R. V., 2016. Least-squares means: the R package lsmeans. Journal of statistical software, 69, 1-33.
- Lepš, J., 2023. Mezidruhové vztahy III.- predace. Ppt. Katedra botaniky-Přírodovědecká Fakulta Jihočeské univerzity. Datum aktualizace 16.10.2023.
Dostupné na:
<https://botanika.prf.jcu.cz/suspa/vyuka/>. Navštíveno 12.2.2024
- 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.
- Linzmaier, S. M., Musseau, C., Matern, S. & Jeschke, J. M., 2020. Trophic ecology of invasive marbled and spiny-cheek crayfish populations. Biological Invasions, 22, 3339-3356.
- Lipták, B., Mrugała, A., Pekarík, L., Mutkovič, A., Gruľa, D., Petrušek, A. & Kouba, A., 2016. Expansion of the marbled crayfish in Slovakia: beginning of an invasion in the Danube catchment? Journal of Limnology, 75.
- Lipták, B., Mojžišová, M., Gruľa, D., Christophoryová, J., Jablonski, D., Bláha, M. & Kouba, A., 2017. Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax f. virginalis*. Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems, 418, 40.

- Lipták, B., Veselý, L., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Ruokonen, T. & Kouba, A., 2019. Trophic role of marbled crayfish in a lentic freshwater ecosystem. *Aquatic Invasions*, 14.
- Lókkös, 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. The marbled crayfish. *Aquaristik Aktuell*, 7, 48-51.
- Lyko, F., 2017. The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species. *Zootaxa*, 4363, 544-552.
- Marten, M., Werth, C. & Marten, D., 2004. Der Marmorkrebs (Cambaridae, Decapoda) in Deutschland—ein weiteres Neozoon im Einzugsgebiet des Rheins. *Lauterbornia*, 50, 17-23.
- Martin, A. L. & Moore, P. A., 2007. Field observations of agonism in the crayfish, *Orconectes rusticus*: Shelter use in a natural environment. *Ethology*, 113, 1192-1201.
- Martin, P., Dorn, N. J., Kawai, T., van der Heiden, C. & Scholtz, G., 2010. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contributions to Zoology*, 79, 107-118.
- Martin, P., Thonagel, S. & Scholtz, G., 2016. The parthenogenetic Marmorkrebs (Malacostraca: Decapoda: Cambaridae) is a triploid organism. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research*, 54, 13-21.
- 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.
- Magnusson, A., Skaug, H., Nielsen, A., Berg, C., Kristensen, K., Maechler, M. & Brooks, M. M., 2017. Package 'glmmtmb'. R Package Version 0.2. 0, 25.
- Maiakovska, O., Andriantsoa, R., Tönges, S., Legrand, C., Gutekunst, J., Hanna, K. & Lyko, F., 2021. Genome analysis of the monoclonal marbled crayfish reveals genetic separation over a short evolutionary timescale. *Communications Biology*, 4, 74.

- Mundahl, N. D., 1989. Seasonal and diel changes in thermal tolerance of the crayfish *Orconectes rusticus*, with evidence for behavioral thermoregulation. *Journal of the North American Benthological Society*, 8, 173-179.
- Murdoch, W.W. & Oaten, A., 1975. Predation and population stability. *Advances in Ecological Research*, 9, 1-131.
- Musil, M., 2007. Sledování aktivity raka říčního (*Astacus astacus*) a raka pruhovaného (*Orconectes limosus*) v laboratorních podmínkách. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 114.
- Musil, M., Buřič, M., Polícar, T., Kouba, A. & Kozák, P., 2010. Comparison of diurnal and nocturnal activity between noble crayfish (*Astacus astacus*) and spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Freshwater Crayfish*, 17, 189-193.
- Novitsky, R. A. & Son, M. O., 2016. The first records of Marmorokrebs *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) *f. virginialis* (Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegrina*, 5, 44-46.
- Patoka, J., 2008. Chováme sladkovodní raky. Grada Publishing as, 127.
- Patoka, J., Petrtyl, M. & Kalous, L., 2014. Garden ponds as potential introduction pathway of ornamental crayfish. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 414, 13.
- Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtyl, M., Franta, P. & Kouba, A., 2016. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: evidences from the Czech Republic. *Biologia*, 71, 1380-1385.
- Patoka, J. & Kouba, A., 2017. Počátek invaze raka mramorovaného v ČR? *Časopis Fórum ochrany přírody* 3, 41-43
- Patoka, J., 2019. Raci v České republice, Jiří Patoka-Raci v České republice (Café Nobel Bez kofeinu Ústí nad Labem, 8.10.2019),
Dostupné na:
<https://www.youtube.com/watch?v=EbdaQO0nfA4>. Navštíveno 24.3.2023

- Patoka, J., 2020. Nedaleko Bíliny se objevil druh raka, který může přenášet račí mor. Ekolist.cz, Dostupné na:
<https://ekolist.cz/cz/zpravodajstvi/zpravy/nedaleko-biliny-se-objevil-druh-raka-ktery-muze-prenaset-raci-mor>. Navštíveno 27.3.2023.
- Pârvulescu, L., Zaharia, C., Groza, M. I., Csillik, O., Satmari, A. & Drăguț, L., 2016. Flash-flood potential: a proxy for crayfish habitat stability. *Ecohydrology*, 9, 1507-1516.
- Pritchard, D. W., Paterson, R. A., Bovy, H. C. & Barrios-O' Neill, D., 2017. Frair: an R package for fitting and comparing consumer functional responses. *Open Research Exeter*, 25.
- Reynolds, J. D., 2002. Growth and reproduction. *Biology of Freshwater Crayfish*, 152-191.
- Rogers, D., 1972. Random search and insect population models. *The Journal of Animal Ecology*, 369-383.
- Ruokonen, T. J., Karjalainen, J. & Hämäläinen, H., 2014. Effects of an invasive crayfish on the littoral macroinvertebrates of large boreal lakes are habitat specific. *Freshwater Biology*, 59, 12-25.
- Seitz, R., 2001. Lebensdaten und Reproduktionsbiologie des Marmorkrebses (Crustacea: Decapoda). Doctoral dissertation. Verlag nicht ermittelbar.
- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S. & Maier, G., 2005. Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 303, 393-405.
- Shih H.T., 2021. *Procambarus virginalis*. Taiwan invasive species database. Dostupné na:
https://gisd.biodiv.tw/tw/details_eng.php?id=9064. Navštíveno 10.2.2024
- Scholtz, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F. & Vogt, G., 2003. Ecology: Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature*, 421, 806.
- Soes, D. M. & van Eekelen, R., 2006. Rivierkreeften, een oprukkend probleem?. *De Levende Natuur*, 107, 56-59.

- Solomon, M. E., 1949. The natural control of animal populations. *The Journal of Animal Ecology*, 1-35.
- Son, M. O., Morhun, H., Novitskyi, R. O., Sidorovskiy, S., Kulyk, M. & Utevsky, S., 2020. Occurrence of two exotic decapods, *Macrobrachium nipponense* (de Haan, 1849) and *Procambarus virginalis* Lyko, 2017, in Ukrainian waters. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 421, 40.
- Sokal, A., 1988. The Australian Yabby. Podle: Holdich, D. M., Lowery, R. D., *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. 401-425.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noel, P., Reynolds, J. D. & Haffner, P., 2006. *Atlas of Crayfish in Europe*. 188.
- Stein, R. A. & Magnuson, J. J., 1976. Behavioral response of crayfish to a fish predator. *Ecology*, 57, 751-761.
- Stoeckel, J. A., Helms, B. S. & Cash, E., 2011. Evaluation of a crayfish burrowing chamber design with simulated groundwater flow. *Journal of Crustacean Biology*, 31, 50-58.
- Štambergová, M., Svobodová, J. & Kozubíková, E., 2009. *Raci v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR. Praha, 255.
- Turner, B. N., & Iverson, S. L., 1973. The annual cycle of aggression in male *Microtus pennsylvanicus*, and its relation to population parameters. *Ecology*, 54, 967-981.
- Underwood, E., 2015. Models predict longer. *Deeper US droughts*, 347.
- U.S. Geological Survey., 2023. Marbled crayfish (*Procambarus virginalis*) – collection record. Gainesville, Florida: U.S. Geological Survey, Nonindigenous Aquatic Species Database. Dostupné na: <https://nas.er.usgs.gov/queries/SpecimenViewer.aspx?SpecimenID=1710679>. Navštíveno 10.2.2024
- Veselý, L., Buřič, M. & Kouba, A., 2015. Hardy exotics species in temperate zone: can “warm water” crayfish invaders establish regardless of low temperatures? *Scientific Reports*, 5, 16340.

- Veselý, L., Ercoli, F., Ruokonen, T. J., Bláha, M., Kubec, J., Buřič, M. & Kouba, A., 2020. The crayfish distribution, feeding plasticity, seasonal isotopic variation and trophic role across ontogeny and habitat in a canyon-shaped reservoir. *Aquatic Ecology*, 54, 1169-1183.
- Veselý, L., Ruokonen, T. J., Weiperth, A., Kubec, J., Szajbert, B., Guo, W. & Kouba, A., 2021. Trophic niches of three sympatric invasive crayfish of EU concern. *Hydrobiologia*, 848, 727-737.
- Vogt, G., 2002. Functional anatomy. *Biology of freshwater crayfish*, 53-151.
- Vogt, G., Tolley, L. & Scholtz, G., 2004. Life stages and reproductive components of the Marmorkrebs (marbled crayfish), the first parthenogenetic decapod crustacean. *Journal of Morphology*, 261, 286-311.
- Vogt, G. & Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *Journal of Morphology*, 262, 566-582.
- Vogt, G., 2007. Exposure of the eggs to 17 α -methyl testosterone reduced hatching success and growth and elicited teratogenic effects in postembryonic life stages of crayfish. *Aquatic toxicology*, 85, 291-296.
- Vogt, G., 2008. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology*, 276, 1-13.
- Vogt, G., 2010. Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans. *Biogerontology*, 11, 643-669.
- Vogt, G., 2015. Bimodal annual reproductive pattern in laboratory-reared marbled crayfish. *Invertebrate Reproduction & Development*, 59, 218-223.
- Vogt, G., Falckenhayn, C., Schrimpf, A., Schmid, K., Hanna, K., Panteleit, J. & Lyko, F., 2015. The marbled crayfish as a paradigm for saltational speciation by autopolyploidy and parthenogenesis in animals. *Biology open*, 4, 1583-1594.
- Vojtkovská, R., Horká, I. & Ďuriš, Z., 2014. The diet of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* in the Czech Republic. *Central European Journal of Biology*, 9, 58-69.

8. PŘÍLOHA

Příloha 1: Experiment 1: Kusové a procentuální zastoupení kořisti v různých hustotách na konci expozice (4 h) třem porovnávaným skupinám samic raka mramorovaného. Každá kombinace hustoty kořisti (1, 3, 6, 12, 18, 24) byla testována ve dvanácti opakováních, tj. celkem bylo nasazeno 12, 36, 72, 144, 216 a 288 larev v daných skupinách.

Skupina	Hustoty kořisti	Živé	Zabité				
			Zkonzumované ze 100 %	Zkonzumované ze 75 %	Zkonzumované z 50 %	Zkonzumované z 25 %	Jen mrtvé
S vajíčky	1	5 (41,6 %)	7 (58,4 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	3	29 (80,6 %)	7 (19,4 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	6	56 (77,7 %)	14 (19,5 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (1,4 %)	1 (1,4 %)
	12	132 (91,7 %)	10 (6,9 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	2 (1,4 %)	0 (0 %)
	18	199 (92,1 %)	13 (6 %)	1 (0,5 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	3 (1,4 %)
	24	266 (92,36 %)	16 (5,56 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	2 (0,69 %)	4 (1,39 %)
S bílkovinnými žlázy	1	3 (25 %)	9 (75 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	3	8 (22,2 %)	26 (72,2 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (2,8 %)	1 (2,8 %)
	6	25 (34,7 %)	44 (61,1 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (1,4 %)	2 (2,8 %)
	12	113 (78,5 %)	28 (19,4 %)	2 (1,4 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	1 (0,7 %)
	18	162 (75 %)	46 (21,3 %)	1 (0,5 %)	0 (0 %)	2 (1 %)	5 (2,2 %)
	24	225 (78,1 %)	47 (16,4 %)	3 (1 %)	4 (1,4 %)	2 (0,7 %)	7 (2,4 %)
Bez vajíček	1	1 (8,3 %)	11 (91,7 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	3	1 (2,8 %)	35 (97,2 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	6	13 (18,1 %)	59 (81,9 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	12	51 (35,4 %)	89 (61,8 %)	2 (1,4 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	2 (1,4 %)
	18	120 (55,6 %)	88 (40,7 %)	2 (0,9 %)	3 (1,4 %)	0 (0 %)	3 (1,4 %)
	24	213 (74 %)	75 (26 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)	0 (0 %)
	celkem	1 622 (70,4 %)	624 (27,1 %)	58 (2,5 %)			

9. ABSTRAKT

Cílem této diplomové práce bylo vypracování literárního přehledu na téma aktivity raků, především jejich potravní aktivity a využívání úkrytů, včetně důrazu na roli pohlaví a reprodukčního cyklu. Zaměřila jsme se také na charakteristiku raka mramorovaného *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 a jeho využitelnosti jako modelového druhu. Experimentální část práce byla zaměřena na porovnávání tří skupin samic raka mramorovaného (s vajíčky, s bílkovinnými žlázami a bez vajíček). Pokusy byly provedeny za pomoci metody pro ekologické hodnocení potravního chování a vztahu predátora ke kořisti v různých hustotách kořisti v podobě larev pakomára kouřového *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) pomocí analýzy funkční odpovědi a následně testovány na vliv přítomnosti úkrytu při jednotné úrovni hustoty kořisti. V našem experimentu vykazovaly všechny tři testované skupiny samic funkční odpověď typu II, typickou pro predátory. Z výsledků je patrné že potravně nejaktivnější jsou ve všech případech samice bez vajíček, s obecně pozitivním vlivem přítomnosti úkrytu. Samice s nasazenými vajíčky jsou v konzumaci, zpracování a celkové aktivitě díky hormonálním, fyziologickým a následně i behaviorálním změnám obecně méně aktivní. Samice s bílkovinnými žlázami se v našich pokusech chovaly podobně jako samice s vajíčky, byly opatrnější a méně aktivní než samice bez vajíček. Tato skutečnost byla pravděpodobně způsobena jejich zvýšeným gonadosomatickým indexem (GSI) a naopak sníženým poměrem hepatopankreatu na celkovou hmotnost těla, díky kterému nejsou tyto samice schopny přijmout větší množství předkládané potravy. Samicím po ovulaci hodnota GSI opět klesá, nicméně ani samice s již nasazenými vajíčky nezkonzumovaly více potravy, neboť samice v této fázi reprodukčního cyklu preferují především bezpečnost. Jsou méně aktivní, pomaleji se pohybují, tráví více času v úkrytu, opatrují svá vajíčka a nemohou se tak plně věnovat lovu a zpracování kořisti. Svou životní strategií je rak mramorovaný obecně vhodným modelovým druhem k využívání v různých oblastech výzkumu, nicméně je důležité myslet na jeho rychlý životní a reprodukční cyklus a podmínky daných experimentů této skutečnosti přizpůsobit, neboť paralelní využívání samic raka mramorovaného v různých fázích reprodukčního cyklu může výsledky z pohledu jejich aktivity modulovat. Určité rozdíly v prezentovaných výsledcích mohou být dány také původem experimentálních zvířat, neboť až na naprosté výjimky byly doposud všechny prováděné experimenty s rakem mramorovaným realizovány s využitím laboratorních jedinců. Řada podmínek, které se v přírodě sezónně mění byla v laboratoři udržována na konstantní úrovni. Proto je důležité mít na paměti, že v přírodě jsou raci vystaveni

i dalším jak biotickým (predační tlak různých druhů ryb, ptáků či savců), tak abiotickým (změny teploty a chemismu vody) faktorům, které mohou potravní aktivitu ovlivňovat. Předpokládáme ale, že zde pozorované vzorce budou platné i pro rači samice žijící ve volné přírodě. Nicméně, nedostatek podobných experimentů vedoucí k objasnění samičí aktivity v závislosti na fázi reprodukčního cyklu dává prostor ke zkoumání i dalších, nejen račích druhů.

Klíčová slova: Rak mramorovaný, modelový druh, bílkovinné žlázy, funkční odpověď, aktivita, potravní chování, využívání úkrytů

10. ABSTRACT

The aim of this thesis was to elaborate a literature review on the topic of crayfish activity, in particular their feeding activity and the use of shelters, including an emphasis on the role of sex and the reproductive cycle. I also focused on the characteristics of the marbled crayfish, *Procambarus virginalis* Lyko, 2017 and its usability as a model organism. The experimental part of the thesis focused on comparing three groups of female marbled crayfish (with ovulum, with glair glands and without ovulum). Experiments have been carried out using a method for ecological assessment of feeding behavior and predator-prey relationship in various prey densities in the form of larvae of buzzer midge *Chironomus plumosus* (Linnaeus, 1758) by functional response analysis and subsequently tested for the effect of shelter presence at uniform prey densities levels. In our experiment, all three groups of tested females showed a type II functional response typical of predators. The results indicate that females without ovulum have been the most active in terms of food collection in all cases, with a generally positive effect of the presence of shelter. Females with employed ovulum are generally less active in terms of consumption, processing and overall activity due to hormonal, physiological and consequently behavioural changes. Females with glair glands behaved similarly to females with ovulum in our experiments, being more cautious and less active than females without ovulum. This was probably due to their increased gonadosomatic index (GSI) and, conversely, their decreased hepatopankreas to total body weight ratio, which renders these females unable to physiologically ingest large amounts of submitted food. Female GSI decreases again after ovulation, nevertheless, even females with already employed ovulum did not consume more food, as females prefer safety at this stage of the reproductive cycle. They are less active, move more slowly, spend more time in a shelter, tend to their eggs, and thus cannot devote themselves fully to hunting and prey processing. Regarding its life strategy, the marbled crayfish is a generally suitable model organism for use in various areas of research, however, it is important to take into account its rapid life and reproductive cycle and adapt the conditions of the given experiments to this fact, as the parallel use of female marbled crayfish at various stages of the reproductive cycle can modulate results in terms of their activity. Certain differences in the presented results may also be due to the origin of the experimental animals, as with very few exceptions all performed experiments with marbled crayfish have been carried out using laboratory individuals. A number of conditions that change seasonally in nature have been kept constant in the laboratory. Therefore, it is important to keep in mind that in wild, crayfish are

also exposed to both biotic (predation pressure of various species of fish, birds or mammals) and abiotic (changes in temperature and water chemistry) factors that can influence food activity. Nevertheless, we assume that the patterns observed here will also be valid for female crayfish living in the wild nature. However, the lack of similar experiments leading to the elucidation of female activity depending on the stage of the reproductive cycle provides a room to investigate other, not just crayfish species.

Keywords: Marbled crayfish, model organism, glair glands, functional response, activity, feeding behavior, shelter use