

Jihočeská Univerzita v Českých Budějovicích
Fakulta rybářství a ochrany vod
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Bakalářská práce
Budování nor u raka červeného
***Procambarus clarkii* (Girard, 1852)**

Autor: Jiří Přech

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

Konzultant bakalářské práce: Ing. Lukáš Veselý

Studijní program a obor: Ekologie a ochrana prostředí, Ochrana vod

Forma studia: Prezenční

Ročník: 3.

České Budějovice, 2016

JIHOČESKÁ UNIVERZITA V ČESKÝCH BUDĚJOVICÍCH
Fakulta rybářství a ochrany vod
Akademický rok: 2014/2015

ZADÁNÍ BAKALÁŘSKÉ PRÁCE (PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Jiří PŘECH**
Osobní číslo: **V13B024P**
Studijní program: **B1601 Ekologie a ochrana prostředí**
Studijní obor: **Ochrana vod**
Název tématu: **Budování nor u raka červeného *Procambarus clarkii* (Girard, 1852)**
Zadávací katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

Z á s a d y p r o v y p r a c o v á n í :

Introdukce nových druhů je jedním z nejzávažnějších faktorů ohrožující globální biodiverzitu a je velice dobře patrná především v případě vodních ekosystémů. V evropských podmínkách se jako velice nepříznivé jeví zvyšující se zastoupení nepůvodních druhů raků, kterých je co do počtu již nyní dvakrát více než druhů původních. Nepůvodní raci mají často velice nepříznivé dopady nejen na raky původní, ale i celé nově osídlené ekosystémy. Ty obvykle předčí svým růstem, agresivitou, časným dospíváním, vysokou plodností, krátkou dobou inkubace a odolností vůči znečištění životního prostředí. V případě severoamerických druhů se navíc jedná o přenašeče račího moru, onemocnění, které dokáže původní raky plošně likvidovat. Výhledově však do tohoto kontextu musíme zasadit také změny klimatu a s nimi související výraznější fluktuace extrémních situací, kterým jsou v případě vodního prostředí stále častější povodně, ale i období dlouhodobého sucha. Posledně jmenovaný faktor je však veřejností do jisté míry podceňován, neboť pro urbanizovanou společnost není tak zjevný, jako právě povodně. Přesto je však na místě zamyslet se, jaké budou mít takovéto periody sucha dopady na vodní biotu, potažmo raky. Na základě dosavadních výsledků víme, že příslušníci čeledi Astacidae (všichni Evropští raci a severoamerický rod *Pacifastacus*) nebyli schopni v experimentálních podmínkách simulujících dlouhodobé sucho efektivně budovat nory. Pravým opakem pak byl rak červený (*Procambarus clarkii*), který je tak pro další studium zmíněné problematiky vhodným modelovým druhem.

Cílem této práce bakalářské práce bude především vypracování literárního přehledu o raku červeném s důrazem na jeho schopnost budovat nory. Rovněž budou provedeny laboratorní experimenty s individuálně či skupinově drženými jedinci umístěnými v nádobách s identickým, pro budování nor vhodným substrátem. Za daný časový úsek budou raci odebráni a budou vyhotoveny odlitky nory, jež budou zhodnoceny a porovnány.

Práce bude podpořena projektem CENAKVA II.

Rozsah grafických prací: podle potřeby

Rozsah pracovní zprávy: 25 - 50 stran

Forma zpracování bakalářské práce: tištěná

Seznam odborné literatury:

Correia, A. M., Ferreira, Ó., 1995. Burrowing behavior of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae) in Portugal, *Journal of Crustacean Biology* 15 (2), 248-257 s.

Barbaresi, S., Tricarico, E., Gherardi, F., 2004. Factors inducing the intense burrowind activity of the red-swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, an invasive species, *Naturwissenschaften* 91 (7), 342-345 s.

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 s.

Kozák, P. a kol., 2013. Biologie a chov raků, FROV JU.

Souty-Grosset, C., a kol., 2013. Burrowing activity of the invasive red swamp crayfish *Procambarus clarkii*, in fishponds of La Brenne (France), *Ethology Ecology and Evolution* 26 (2-3), 263-276 s.

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


Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Konzultant bakalářské práce: Ing. Lukáš Veselý

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání bakalářské práce: 17. prosince 2014

Termín odevzdání bakalářské práce: 30. dubna 2015


prof. Ing. Otomar Linhart, DrSc.
děkan

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


doc. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
ředitel

dne

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

V Českých Budějovicích dne 29. 4. 2016

Jiří Přech

Děkuji především svému vedoucímu práce Ing. Antonínu Koubovi, Ph.D. a konzultantovi Ing. Lukáši Veselému za metodické vedení, odbornou pomoc, poskytnuté rady a cenné připomínky při vypracování bakalářské práce, ale také dalším členům Laboratoře etologie ryb a raků VÚRH ve Vodňanech, jmenovitě Ing. Milošovi Buřičovi, Ph.D. a Ing. Janu Kubcovi za praktickou výpomoc při provádění experimentu. Dále za umožnění měření nor pomocí 3D scanneru děkuji Ing. Petru Císařovi, Ph.D. a ze Západočeské univerzity v Plzni Ing. Zdeňku Krňoulovi, Ph.D.

Obsah

1. Úvod	7
2. Literární přehled	9
2.1. Raci	9
2.2. Rak červený.....	10
2.3. Norování u raků.....	11
2.4. Norování u raka červeného	13
2.5. Klepeta	16
3. Materiál a metodika	17
3.1. Příprava nádob	17
3.2. Experimentální živočichové.....	18
3.3. Zhotovení a měření odlitků	19
3.4. Analýza dat.....	20
4. Výsledky.....	21
5. Diskuze	26
6. Závěr.....	30
7. Seznam použité literatury	31
8. Přílohy	41
9. Abstrakt	48
10. Abstract.....	49

1. Úvod

Jedním z nejzávažnějších faktorů ohrožující globální biodiverzitu je introdukce nových druhů (Lodge, 1993; Elton, 1958). Tento faktor je velice dobře patrný především v případě sladkovodních ekosystémů, ve kterých druhy vymírají rychleji, než v ekosystémech suchozemských, nebo mořských (Jenkins, 2003; Strayer a Dudgeon, 2010). V evropských podmínkách se pak jako velice nepříznivé jeví zvyšující se zastoupení nepůvodních druhů raků (Richman a kol., 2015), kterých je co do počtu nyní již dvakrát více, než druhů původních. Výskyt nepůvodních raků má často velice nepříznivé dopady nejen na raky původní, ale i na celé nově osídlené ekosystémy. Původní raky obvykle předčí svým růstem, agresivitou, časným dospíváním, vysokou plodností, krátkou dobou inkubace a odolností vůči znečištění životního prostředí. V případě severoamerických druhů, kterých je většina, se navíc jedná o přenašeče račího moru. Jedná se o onemocnění, které dokáže všechny raky nepocházející ze severoamerického kontinentu plošně likvidovat (Souty-Grosset a kol., 2006). Do tohoto kontextu však musíme zasadit také změny klimatu (Climate Change, 2007) a s nimi související zvyšující se frekvenci extrémních projevů počasí, kterými jsou v případě vodního prostředí stále častější povodně, ale i období dlouhodobého sucha. Posledně jmenovaný faktor je však veřejností do jisté míry podceňován, neboť pro urbanizovanou společnost není tak zjevný, jako právě povodně. Agrometeorologické sucho nastupuje mnohem dříve a odeznívá výrazně déle než sucho socioekonomické (Wilhite a Glantz, 1985). Dalším faktorem, který má nepochybně negativní vliv na vodní ekosystémy je využívání krajiny člověkem, v čele s velkoplošným zemědělstvím, které snižuje množství zadržované vody v krajině, čímž se účinky sucha, ale i povodní prohlubují. Proto je na místě zamyslet se, jaké budou mít takovéto periody sucha dopady na raky, potažmo vodní biotu jako takovou. Raci mohou částečně těmto vlivům odolávat tím, že se mohou k hladině podzemní vody, popř. alespoň do dostatečně vlhkého substrátu prohrabat. Na základě dosavadních výsledků (Kouba a kol., nepublikováno) víme, že příslušníci čeledi Astacidae (všichni evropští raci a severoamerický rod *Pacifastacus*) nebyli schopni v experimentálních podmínkách simulujících dlouhodobé sucho efektivně budovat nory. Pravým opakem pak byl rak červený (*Procambarus clarkii*), který je tak pro další studium zmíněné problematiky vhodným modelový druhem. Cílem této bakalářské práce bylo vypracování literárního přehledu o raku červeném s důrazem na jeho schopnost budovat

si nory. Od původního záměru provést porovnání norování mezi individuálně a skupinově držnými jedinci obou pohlaví bylo kvůli špatné dostupnosti velikostně vyrovnaných jedinců upuštěno. Náhradou bylo provedeno porovnání schopnosti budovat si vertikální nory v podmínkách simulovaného sucha v závislosti na ne/přítomnosti klepet, tedy končetin, které mají v životě raků nejen při hrabání zásadní význam.

2. Literární přehled

2.1. Raci

Raci (Crustacea, Decapoda, Astacida) jsou jako rozmanitá skupina desetinožců (Decapoda) fylogeneticky rozděleni do dvou nadčeledí. Na jižní polokouli se vyskytují raci nadčeledi Parastacoidea a na severní polokouli raci nadčeledi Astacoidea. Posledně jmenovaná se pak dělí na čeleď Astacidae (ta zahrnuje evropské raky a severoamerický rod *Pacifastacus*), a čeleď Cambaridae. Ta je představována druhově bohatou skupinou severoamerických zástupců a početně omezenými východoasijskými endemity rodu *Cambaroides*. Celkem již bylo popsáno více než 640 druhů raků. Vyskytují se po celé zeměkouli s výjimkou Antarktidy a Indického subkontinentu. Raci se mohou vyskytovat ve veškerých sladkovodních habitatech od jezer přes řeky a potoky až po jeskyně, dočasné rybníky či pouze sezónně zamořené louky, ale i na některých dostatečně vlhkých suchozemských habitatech (Crandall a Buhay, 2008). Raci bývají také často považováni za ekosystémové inženýry (Momot, 1995; Creed a Reed, 2004; Montemarano a kol., 2007). V prostředí, ve kterém se vyskytují, zastávají raci důležitou roli a jejich přítomnost může mít velký vliv na strukturu a funkci ekosystémů (Momot, 1995). Raci mohou mít mnoho zdrojů potravy (detritus, řasy, makrofyta, bezobratlí, ryby aj.) a zároveň mohou být zdrojem potravy pro široké spektrum dravců (ryby, ptáci, plazi, obojživelníci, savci) a jsou tak významní při přenosu živin a energie mezi trofickými úrovněmi (Whitledge a Rabeni, 1997; DiStefano, 2005). Přítomnost raků může také například zvyšovat rychlost rozkladných procesů listového opadu a snižovat množství sedimentu v horních částech toku (Magoulick, 2014).

2.2. Rak červený

Rak červený (*Procambarus clarkii*) je považován za jednoho z nejvíce invazivních druhů vodních ekosystémů (Arce a Diéguez-Uribeondo, 2015) a je zařazen na seznamu 100 nejinvasivnějších druhů v Evropě (DAISIE, 2011). Jeho původní areál je na severu Mexika a jihu USA (Hobbs a kol., 1989; Hernández a kol., 2008). Díky pomoci člověka se však dnes již vyskytuje i v Evropě, Asii, Africe a Jižní Americe (Hobbs a kol., 1989; Holdich, 1999). V roce 1973 byl za účelem akvakultury introdukovaný ve Španělsku a od té doby se široce rozmohl především po západní a jižní Evropě, kde se rychle přizpůsobil širokému spektru tekoucích i stojatých vod (Arce a Diéguez-Uribeondo, 2015). Populace ve střední Evropě byly v mnoha případech nejspíše založeny díky únikům či vypuštění raků akvaristy (Chucholl, 2013). V současné době je rak červený v Evropě rozšířen na 16 teritoriích (Kouba a kol., 2014; Souty-Grosset a kol., 2016). Jeho největší populace se nacházejí v Itálii, Portugalsku, Španělsku a Francii, ale vyskytuje se také v Anglii, Nizozemí, Belgii, Švýcarsku, Německu a Rakousku (Holdich a kol., 2009; Kouba a kol., 2014). Rak červený prosperuje v permanentně zavodněných, ale i periodicky zaplavovaných územích (Huner a Barr, 1984; Henttonen a Huner, 1999). Obzvláště dobře se mu daří také v uměle vytvořených vodních tělesech (Siesa a kol., 2011). Mezi nejnovější osídlené habitaty v Evropě patří brakické vody a jeskyně (Scalici a kol., 2010; Mazza a kol., 2014). Rak červený je schopný po souši ujít až 1,6 km, čímž může překonat nejrůznější překážky na toku, nebo vzdálenosti mezi jednotlivými vodními tělesy (Banha a Anastácio, 2014). Šíření po souši je pro tento druh běžné (Cruz a Rebelo, 2007). Bernardo a kol. (2000) zdokumentovali rychlost šíření raka červeného na toku 7,7 km po proudu a 4,6 km proti proudu za rok. Na rozšíření raka červeného do nového vodního tělesa se teoreticky může nevědomky podílet také člověk pomocí off-roadových vozidel (Banha a kol., 2014), nebo používáním živých raků jako návnady při rybaření (Banha a Anastácio, 2015). Rak červený sice preferuje dolní toky a vyšší teploty vody obecně (Gil-Sánchez a Alba-Tercedor, 2006; Cruz a Rebelo, 2007), ale je schopný se vyrovnat i s mnohem chladnějšími podmínkami, než které jsou běžné v jeho původním areálu (Chucholl, 2011; Peruzza a kol., 2015). Rak červený se dále vyznačuje několika biologickými charakteristikami, jako jsou rychlý růst a časná dospívání, vysoká plodnost, krátké generační cykly, polytrofie a odolnost vůči račímu moru, onemocnění vyvolanému oomycetem *Aphanomyces astaci*, ale i vůči znečištění životního prostředí. Jedná se tedy

o značně rezistentní a adaptabilní druh (Momot, 1995; Nyström, 1999; Paglianti a Gherardi, 2004). Přítomnost raka červeného může mít rozsáhlý vliv na ekosystém, ve kterém se nachází (Souty-Grosset a kol., 2016). Jedná se například o hromadnou konzumaci vodních rostlin a řas, kdy může rak červený měnit druhové složení makrofyt (Carreira a kol., 2014). Rak červený je schopný rychle přecházet na novou kořist (Ramalho a Anástacio, 2011) a svým predačním tlakem tak může plošně likvidovat populace bezobratlých (Correia a kol., 2005). Predační tlak může být příliš silný také pro larvy obojživelníků (Nunes a kol., 2014) a embrya ryb (Reynolds, 2011). Další způsob, kterým rak červený významně ovlivňuje osídlený ekosystém je jeho zvyk budovat si nory.

2.3. Norování u raků

Budování nor zvířaty za účelem shánění potravy, reprodukce, či obrany může způsobit rozsáhlé fyzikální změny vodních habitatů v procesu zvaném „fyzikální ekosystémové inženýrství“ (Jones a kol., 1997). Kromě využívání přírodních úkrytů (Ilhéu a kol., 2003) buduje hodně druhů raků nory rovněž v měkkých substrátech. V některých případech se může jednat i o celé systémy nor.

Druhy raků žijící v habitatech, které pravidelně vysychají, přežívají tak, že se zahrabají do substrátu. Cílem nemusí být nezbytně jen snaha zůstat v kontaktu s hladinou spodní vody, ale může se jednat i o vodu zadrženu v noře při jejím budování. Hladina spodní vody se totiž někdy může vyskytovat i více než metr pod úrovní a rakům tak stačí, když se prohrabou alespoň do dostatečně vlhkého substrátu. V případě nashromáždění vody v noře raci uzavřou vchod nory bahnitou zátkou, která vodu efektivně zadrží alespoň do doby, než zem na povrchu vlivem sucha popraská. V takových extrémech nora rychle prosychá a záhy je následována úhynem jedince (W. R. McClain, 2015, os. sděl.). Někteří raci dokonce zakončují nory nejrůznějšími komíny. Raci sice dokáží dýchat na vzduchu, ale pokud se nemohou ponořit, hromadí se v jejich tělech zplodiny metabolismu dusíkatých látek a soli, které mohou narušit iontovou a kyselinovou rovnováhu a brání tak správnému fungování tělesných funkcí. Schopnost raka přežít mimo vodní prostředí je dána vlhkostí vzduchu. Při relativní vlhkosti vzduchu 50% umírá rak červený po třech až sedmi dnech (McMahon, 2002). Při relativní vlhkosti vzduchu 30% pak dochází k úhynu do 24 hodin (Banha a Anastácio, 2014).

Hobbs (1942) rozlišil norující druhy raků na primární „norovače“, kteří své nory

téměř nikdy neopouštějí a vytvářejí komplexní nory bez přístupu k povrchové vodě. Dále na sekundární „norovače“, kteří se v období dešťů přesouvají do vodního prostředí, ale jinak zůstávají v norách a terciální „norovače“, kteří norují za sucha nebo při období páření. Zbývající druhy, které se typicky vyskytují v rychlejších vodách a trvalých, méně eutrofních jezerech, v přírodě nenorují. V laboratoři, při poklesu hladiny vody, nicméně hrabaly i tyto druhy. Přitom utěsnily vchod nory bahnitou zátkou, podobně jako terciální „norovači“ (Berril a Chenoweth, 1982). Z experimentu, který provedl Dyer a kol. (2015) vyplynulo, že terciální „norovači“ nemají potřebu norovat, pokud je substrát dostatečně hrubý na to, aby se mohli volně pohybovat a najít tak úkryt v prostoru mezi jednotlivými kameny. Využíváním volného prostoru v substrátu se tak mohou menší druhy dostat do poměrně značných hloubek. Na druhou stranu Dorn a Trexler (2007) našli pozitivní souvislost mezi velikostí raka a hloubkou nory. Všechny předešlé kategorie raků spojuje skutečnost přístupu nor k povrchové, nebo podzemní vodě. Do žádné kategorie Hobbsova a Hartova (1959) rozdělení ale nelze zařadit některé raky rodu *Engaenus*, kteří budují nory na příkrých svazích, kde zachytávají převážně povrchově odtékající srážkovou vodu. Tato ekologická skupina raků se vyskytuje pouze v Austrálii. Jako alternativu Hobbsova rozdělení tak Horwitz a Richardson (1986) pro australské podmínky rozdělili raky do tří skupin podle místa, kde norují a ne podle životního stylu souvisejícího s norováním. Do první kategorie zařadili raky, kteří budují nory přímo ve vodních tělesech, nebo nory, které se na povrchovou vodu napojují. Druhá kategorie raků využívá vodu podzemní a do třetí kategorie patří raci, kteří budují nory nezávisle na vodě povrchové, nebo podzemní (někteří zástupci již zmiňovaného rodu *Engaenus*). Autoři obou dělení nicméně dodávají, že hranice mezi kategoriemi nejsou nijak ostře ohraničené a zřídka kdy lze konkrétní druh raka zařadit pouze do jedné z nich.

2.4. Norování u raka červeného

Schopnost budovat si nory je jedním z možných předpokladů invazivnosti nepůvodních druhů, jako je rak červený (Huner, 1977). Používání nor umožňuje tomuto rakovi přežít extrémní prostředí (vysoké teploty, sucho, vymrzání) a chrání raka před predátory během citlivých období jeho vývoje, např. při inkubaci vajíček (Huner a Barr, 1984). Intenzivní norování raka červeného může působit rozsáhlé škody na zemědělských kulturách (zejména na rýžových polích) a přírodních ekosystémech, kde často způsobuje sesuvy břehů a hrází (Correia a Ferreira, 1995). Tím dochází nejen ke ztrátám vody např. ze zavlažovacích kanálů, ale i k zanášení níže položených míst jemným sedimentem, což má za následek další ovlivnění ekosystémů tekoucích vod jako např. redukce nárůstu řas (Statzner a kol., 2003). Samotným norováním poté rak červený zvyšuje turbiditu (Rodríguez a kol., 2003), množství rozpuštěných nutrientů a suspendovaných látek (Angeler a kol., 2001) a snižuje množství rozpuštěného kyslíku ve vodě (Anastácio a kol., 2005). Společným působením zvýšené turbidity vzniklé norováním a konzumací makrofyt dokáže rak červený úplně zvrátit fungování ekosystému s vysokou průhledností vody a rozvynutými makrofyty na turbidní systém s dominujícím sinicovým fytoplanktonem (Rodríguez a kol., 2003).

Rak červený jako terciální „norovač“ tráví většinu života volně ve vodním prostředí a noruje pouze v případě nutnosti (vysychání lokality) či potřeby (reprodukce, úkryt; Gherardi a kol., 2002). Blakewood a kol. (1993) uvedl, že úspěšná reprodukce raka červeného závisí na schopnosti samic udržet oplodněná vajíčka mokrá tím, že tráví období sucha v noře s vodou. Nory mohou sloužit jako rozmnožovací komory také mimo běžnou rozmnožovací sezónu (Huner, 2002). To, že je pro úspěšnou reprodukci podmínkou volná voda v noře uvádí i Burras a kol. (1995). Na množství volné vody v dokončené noře a tím i množství úspěšně vylíhnutých jedinců má spíše než spodní voda vliv množství vody dešťové (McClain a Romaine, 2004).

Z portugalského terénního výzkumu vyplynulo, že norování u raka červeného je převážně sezónní aktivita, která je nejvíce intenzivní v letních měsících, přesněji od května do října (Correia a Ferreira, 1995). Vzhledem k tomu, že tento výzkum byl prováděn na rýžových polích, která jsou v létě zatopená, usuzují Arce a Diéguez-Uribeondo (2015), že nory v tomto období mohou sloužit spíše jako ochrana před predátory, než před suchem. Rýžová pole sice bývají osídlena ptáky, kteří běžně loví raky

(Huner, 2002), ale při výzkumu, který prováděli Arce a Diéguez-Uribeondo (2015) ve Španělsku byla nejvyšší hustota raků i nor na rýžových polích v září, kdy se počet ptáků v porovnání s ostatními částmi sledovaného období nezměnil. Při tomto výzkumu se na podzim snížila hustota raků, ale zvýšilo se poměrné zastoupení nových nor. Z toho vyplývá, že vyšší počet nor neovlivňuje pouze hustota raků, ale i jiné faktory. Autoři považují za nepravděpodobnější, že za zvýšení intenzity norování může pokles vodní hladiny. Ilhéu a kol. (2003) potvrdili zvýšení norovací aktivity u konstantně velké populace raka červeného za sucha. Podobný jev byl zjištěn ve Francii, kde se za rychlého odtoku vody z nárze zvýšila aktivita budování nových nor (Souty-Grosset a kol., 2014). Při výzkumu ve Španělsku bylo zjištěno, že pokud se hladina vody neměnila, raci v zásadě nové nory nebudovali, naopak pokud se hladina vody měnila, raci budovali nory nové (Arce a Diéguez-Uribeondo, 2015). Někteří autoři nicméně uvádějí, že se nezávisle na vodní hladině rak červený do nor nevrací, ale raději si staví nové (Gherardi a kol., 2000, 2002). Raci jsou schopni najít svou starou noru (Barbaresi a Gherardi, 2006), ale úprava dřívější nory je pravděpodobně více energeticky náročná, než vybudování nory nové (Barbaresi a kol., 2004).

Arce a Diéguez-Uribeondo (2015) referují o počtu dvou až pěti nor na metr břehu. Podobné výsledky (maximum 4 nory na m^2) pozorovala Barbaresi a kol. (2004) v Itálii. V portugalském výzkumu bylo napočítáno maximum 7 nor na m^2 (Correia a Ferreira, 1995). Na druhou stranu nejnižší počet uvádí ve svém výzkumu z Francie Souty-Grosset a kol. (2014), a to 1,16 nor na m^2 .

Nory raka červeného mohou být rozlišeny na dočasné a trvalé (Correia a Ferreira, 1995). Dočasné nory nevydrží celý rok a obecně nejsou hlubší než 0,5 m. Raci červení je norují za náhlého nedostatku vody. Trvalé nory se nacházejí na rozhraní mezi vodou a břehem a vydrží déle než rok obydlené či neobydlené. Trvalé nory mohou být považovány za aktivní, pokud je rak používá a neaktivní, když je tomu naopak.

Nory raka červeného mají většinou jednoduchou morfologii (jeden tunel, jeden vchod), ale byly nalezeny i komplexnější nory s mnoha tunely a vchody (Huner a Barr, 1984). Průměrná hloubka nor se pohybuje v rozmezí 0,28 – 0,58 m (Correia a Ferreira, 1995). Horní část nory bývá uzavřená zátkou z bahna nebo komínem, zatímco spodní část nory je rozšířená do koncové, rozšířenější komory (Hobbs, 1981; Huner a Barr, 1984). Nory s komínem a nory se zátkou se nacházejí dále od břehu než nory jednoduché. Jak bylo dříve předpokládáno u ostatních druhů (Williams a kol., 1974), uzavřené komíny

zabraňují ztrátám vody evaporací (výparem), neboť vody je dál od břehu v půdě méně (Barbaresi a kol., 2004). Samice norující za účelem reprodukce opatřují noru zátkou ve většině případů (McClain a Romaine, 2004).

Raci nejsou schopni budovat nory v půdách s vysokým obsahem velkých částic jako je písek, štěrk a kamení (Grow a Merchant 1980; Grow 1982; Hobbs a Whiteman 1991). Aby rak červený mohl hrabat nory, musí být v substrátu poměr jemných částic ($< 2,5 \mu\text{m}$) nad hrubými vyšší než 0,1–0,2 (Correia a Ferreira, 1995). Hustota nor se zvyšuje s množstvím jemného sedimentu v substrátu (Barbaresi a kol., 2004), ovšem pokud raci hrabají v hyporheické zóně (oblast pod povrchem říčního dna saturovaná vodou), jemný sediment (písek) jim hrabání ztěžuje. Přítomnost volné vody v půdě má i další efekt na schopnost raků norovat. Dle výsledků Barbaresi a kol. (2004) je zřejmé, že i když složení půdy bylo podél břehu jednotné, nory raka červeného se většinou nacházely ve vzdálenosti 0–10 cm od vodní hladiny, kde přítomnost vlhkých sedimentů usnadňovala hrabání. Rakům se také hrabají nory snáze v substrátu s hrubými kameny, než v substrátu s oblázky (Dyer a kol., 2015).

Raci červení většinou norují až v dospělosti (Correia a Ferreira, 1995). Intenzita norování se nemění v závislosti na denní době a nebyl zjištěn ani žádný jiný abiotický parametr prostředí (Barbaresi a kol., 2004). Barbaresi a kol. (2004) zdokumentovali průměrnou dobu hrabání u raka červeného 6 hodin denně. Při experimentu simulujícím sucho, který provedli McClain a Romaine (2014) trvalo rakům vybudovat a uzavřít noru víčkem průměrně 22–34 dní. Poté, co raci noru uzavřeli, se jejich aktivita výrazně snížila a nereagovali ani na další vysychání substrátu.

2.5. Klepeta

Hlavním nástrojem pro budování nor u raků jsou jejich klepeta. Klepeta plní také mnoho dalších funkcí a jsou považovány za jedny z nejdůležitějších račích končetin. Samčí klepeta jsou vybavena senzory, které rakům složí k rozlišování pachů a k hledání samic (Belanger a Moore, 2006, 2009; Belanger a kol., 2008). Samci s velkými klepety mají větší šanci se spářit a i poté používají svá klepeta k zafixování samice při páření (Snedden, 1990). Klepeta rakům dále slouží k obraně před predátory (Roth a Kitchell, 2005), interespecifickým interakcím (Garvey a Stein, 1993; Bergman a Moore, 2003), lovu, manipulaci s kořistí (Keller a Hazlett, 1996), udržování tělesné rovnováhy a kladení vajíček (Holdich, 2002).

Raci, stejně jako ostatní desetinožci, mají schopnost s cílem sebezáchovy (predace, kanibalismus) odvrhovat své končetiny (např. klepeta). Toto obranné chování se nazývá autotomie (Maginnis, 2006; Figiel a Miller, 1995). Chybějící končetiny rakům sice dorůstají do identické, nebo téměř identické velikosti a funkčnosti (Holdich, 2002), ale pro raky představuje ztráta končetiny jednak zdravotní riziko v souvislosti se ztrátou tekutin a možností zanícení (Bely a Nyberg, 2010) a také omezení dostupnosti energie pro somatické nebo reprodukční procesy (Juanes a Smith, 1995; Powell a kol., 1998). Raci s poraněnými klepety proto bývají menší, než raci nepoškození (Figiel a Miller, 1995; Savolainen a kol., 2003).

Na základě vlastností raka červeného (rychlé dospívání a vysoká plodnost) lze očekávat, že část populace bude takto handicapovaná. V porovnání s původními evropskými druhy totiž rak červený vytváří výrazně vyšší populační density. Pozitivní závislost mezi množstvím chybějících končetin a hustotou račí populace či obsádky je dobře známa (např. Savolainen a kol., 2004; González a kol., 2009; Kouba a kol., 2011). Zhodnocení vlivu ne/přítomnosti klepet na schopnost raka červeného budovat si nory je experimentálně posouzeno v této práci.

3. Materiál a metodika

Aby bylo možné určit, jaký vliv má ztráta klepet na schopnost raka červeného (*Procambarus clarkii*) budovat si nory, byli samci i samice tohoto druhu s různou úrovní poranění klepet, ale i kompletní jedinci jednotlivě umístováni do nádob obsahujících pro budování nor vhodný substrát. Simulované sucho dané nepřítomností volné vody mělo nasazené raky stimulovat k norování. Zde byli raci týden ponecháni a denně bylo kontrolováno jejich přežití. Po sedmi dnech byli odebráni a v případě přítomnosti byly zhotoveny sádrové odlitky vytvořených nor, jež byly dále hodnoceny.

3.1. Příprava nádob

Raci byli umístěni do plastových nádob o objemu 40 l (Příloha č. 1). Jako substrát pro norování byla použita ručně smíchaná směs jílu a písku s velikostní strukturou hrubých částic nad 2 mm 17,9 % (Tabulka č. 1). Do každé nádoby bylo namícháno 16,2 kg písku o vlhkosti 6,5% a 25 kg jílu o vlhkosti 10,7%. Následně bylo přidáno 3,7 kg vodovodní vody pro dosažení finální vlhkosti směsi 16,5 %. Proces přípravy substrátu je zachycen na fotografiích v příloze č. 2 a 3. Před každým nasazením raka byl povrch substrátu v nádobě řádně vyrovnán a uhlazen, aby bylo možné pořídit přesné odlitky nor (Příloha č. 4). Po uložení každého raka do nádoby se substrátem byla nádoba volně uzavřena plastovým víkem, takže relativní vlhkost vzduchu dosáhla 99% do hodiny po uzavření. Teploty vzduchu v místnosti, vzduchu v nádobách a substrátu (průměr \pm SD) činily $21,1 \pm 0,6$, $20,4 \pm 0,6$, resp. $20,8 \pm 0,8$ °C. Teplota byla měřena čidly Minikin Tie (Environmental Measuring Systems, Brno) v hodinových intervalech.

Tabulka č. 1. Velikostní distribuce částic písku naměřená laboratoří AGRO-LA, spol. s r.o. (Jindřichův Hradec) a jílu poskytnutá dodavatelem (Keraclay, a.s., Brník).

Písek		Jíl	
Velikost částic (mm)	Zastoupení (%)	Velikost částic (mm)	Zastoupení (%)
< 0,4	0,27	< 2	48,2
0,4 – 0,5	0,25	2 – 4	9,0
0,5 – 0,63	0,55	4 – 10	11,6
0,63 – 0,8	2,23	10 – 20	9,0
0,8 – 1,0	15,4	20 – 40	7,4
1,0 – 1,25	27,0	40 – 63	3,2
1,25 – 1,4	19,7	> 63	11,6
1,4 – 2,0	16,7		
> 2,0	17,9		

3.2. Experimentální živočichové

Při experimentu byli raci podle stupně poškození rozděleni do čtyř skupin na raky s oběma klepety, raky s chybějícím pravým klepetem, raky s chybějícím levým klepetem a raky bez klepet. Počty samců a samic byly vyrovnané. Celkem tak bylo hodnoceno 8 skupin raků, které byly následně porovnávány. Pro zachování přehlednosti následně použitých tabulek a grafů jsem ke každé skupině přiřadil zkratku (Tabulka č. 2). Před nasazením do nádob se substrátem byli jedinci individuálně drženi po dobu tří dnů bez krmení v nádobách s 8 litry vody. Předtím byla u všech raků pomocí posuvného digitálního měřítka zjištěna délka krunýře (s přesností 0,1 mm) a mokrá váha (s přesností 0,1 g). Početnost jednotlivých skupin a jejich biometrie je uvedena v Tabulce č. 3. Použití raci pocházeli z vlastního laboratorního chovu a v naprosté většině případů se jednalo o dospělce soudě podle jejich velikosti a sekundárních pohlavních znaků.

Tabulka č. 2. Přehled skupin raků a jejich zkratk.

Samci nepoškození	M
Samci bez levého klepeta	MLO
Samci bez pravého klepeta	MP0
Samci bez klepet	M0
Samice nepoškozené	F
Samice bez levého klepeta	FLO
Samice bez pravého klepeta	FP0
Samice bez klepet	F0

Tabulka č. 3. Biometrie použitých raků červených (*Procambarus clarkii*) v experimentu. Data jsou prezentována jako průměr \pm SD a rozmezí.

Skupina	n	Délka krunýře (mm)	Hmotnost (g)
M	16	40,1 \pm 5,3 (30,7–46,3)	20,8 \pm 8,1 (7,5–32,4)
MLO	16	41,3 \pm 6,93 (30,4–50,1)	20,2 \pm 9,4 (6,9–32,1)
MP0	16	40,5 \pm 4,5 (33,5–45,8)	19,1 \pm 6,1 (8–26,6)
M0	15	42,1 \pm 4,7 (32,2–47,7)	17,1 \pm 5,6 (6,9–24,4)
F	16	42,6 \pm 3,7 (35,9–50,7)	21,3 \pm 6,1 (12,4–36,6)
FLO	16	37,9 \pm 3,5 (32,4–43,6)	13,4 \pm 4,3 (7,4–21,6)
FP0	16	40,4 \pm 4,1 (32,6–45,9)	16,6 \pm 5,1 (7,9–24,6)
F0	15	38,3 \pm 3,3 (33,2–45,4)	13,2 \pm 3,3 (8,5–20,1)
Celkem	126	40,4 \pm 4,8 (30,4–50,7)	17,8 \pm 6,8 (6,9–36,2)

3.3. Zhotovení a měření odlitků

Po týdenní expozici byli raci z nádob nejčastěji volně sbíráni, popř. byli z nory vytaženi (Příloha č. 5). Pokud byla nora příliš hluboká a raka nebylo možné získat manuálně, byla použita temperovaná voda nasycená oxidem uhličitým, která přiměla dusící se raky vylézt. V noře zbývající voda byla následně vysušena savým papírem. Po každém odebrání raků z nádob byl zaznamenán počet pokusů raka vybudovat noru. Jako pokus o vybudování nory bylo počítáno alespoň vytvoření prohlubně na povrchu substrátu. Poté byl každý pokus za účelem zhotovení odlitku zalit rychle tuhnoucí sádrou (hemihydrát síranu vápenatého) a vrchní část sádry byla zarovnána s povrchem substrátu v nádobě pomocí zednické špachtle (Příloha č. 6). Po zaschnutí byly hotové odlitky nor (Příloha č. 7) očištěny od hrubých nečistot jemným zubním kartáčkem a na milimetrovém

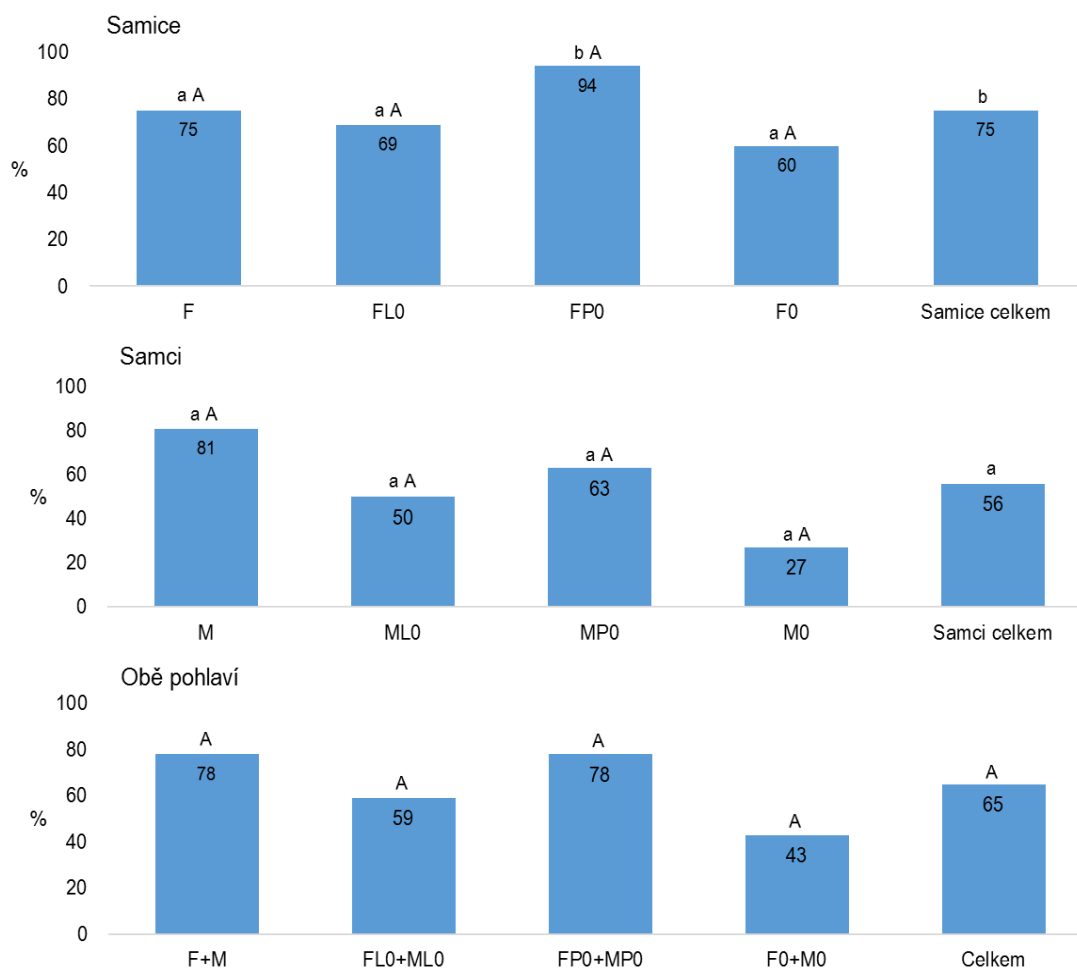
papíru u nich byla s pomocí pravoúhlému trojúhelníku změřena maximální hloubka s přesností na 1 mm. Za účelem změření přesného objemu nor byly odlitky převezeny na Západočeskou univerzitu, Fakultu aplikovaných věd, Katedru kybernetiky sídlící v Plzni, kde byly odlitky nor naskenovány pomocí ručního 3D laserového skeneru Artec Spider™ (Artec Group, Lucembursko) s rozlišením 0,1 mm a přesností až 0,05 mm. Tento skener pracuje na principu strukturovaného světla, kdy je jeho výstupem 3D „sítě“ povrchu objektu. Výsledné STL (STereoLithography) „sítě“ byli importovány do programu Artec Studio, verze 10 (Artec Group, Lucembursko), kde byla odříznuta horní strana nory a nora byla vyplněna. Vznikl tak digitální 3D objekt pro který byl vypočítán příslušný objem.

3.4. Analýza dat

Na začátku analýzy byla data (objem nor a maximální hloubka) relativizována vůči délce krunýře konkrétních norujících jedinců. Nenorujícím jedincům byla přiřčena nulová hodnota. Získané hodnoty byly pro jednotlivé skupiny podrobeny Kolmogorovovu-Smirnovovu testu za účelem ověření normality dat. Za účelem ověření shody rozptylů byl proveden Levenův test. Bylo zjištěno, že se jedná o data nenormální a byla potvrzena heteroskedasticita (nebyla nalezena shoda rozptylů). Pro další analýzu dat byly tudíž použity neparametrické testy. Pro zjištění možných rozdílů mezi norováním samců a samic příslušných skupin byl použit Mann-Whitneyův U test. Byla hodnocena i skutečnost zda jednotliví raci norovali či nenorovali. Pro tyto účely byla norujícím jedincům přiřazena hodnota 1 a nenorujícím hodnota 0. Poté byla v rámci jednotlivých skupin porovnána norovací aktivita samců a samic pomocí znaménkového testu. Pro porovnání norovací aktivity mezi jednotlivými skupinami dle přítomnosti či nepřítomnosti klepet byl užit Kruskal-Wallisův test následovaný vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin. Stejným způsobem byly jednotlivé skupiny porovnávány i podle objemu a maximální hloubky nor. Data byla analyzována pomocí programu Statistica 12.0 (StatSoft, s.r.o.). Ve všech testech bylo vycházeno z hladiny významnosti $\alpha = 0,05$.

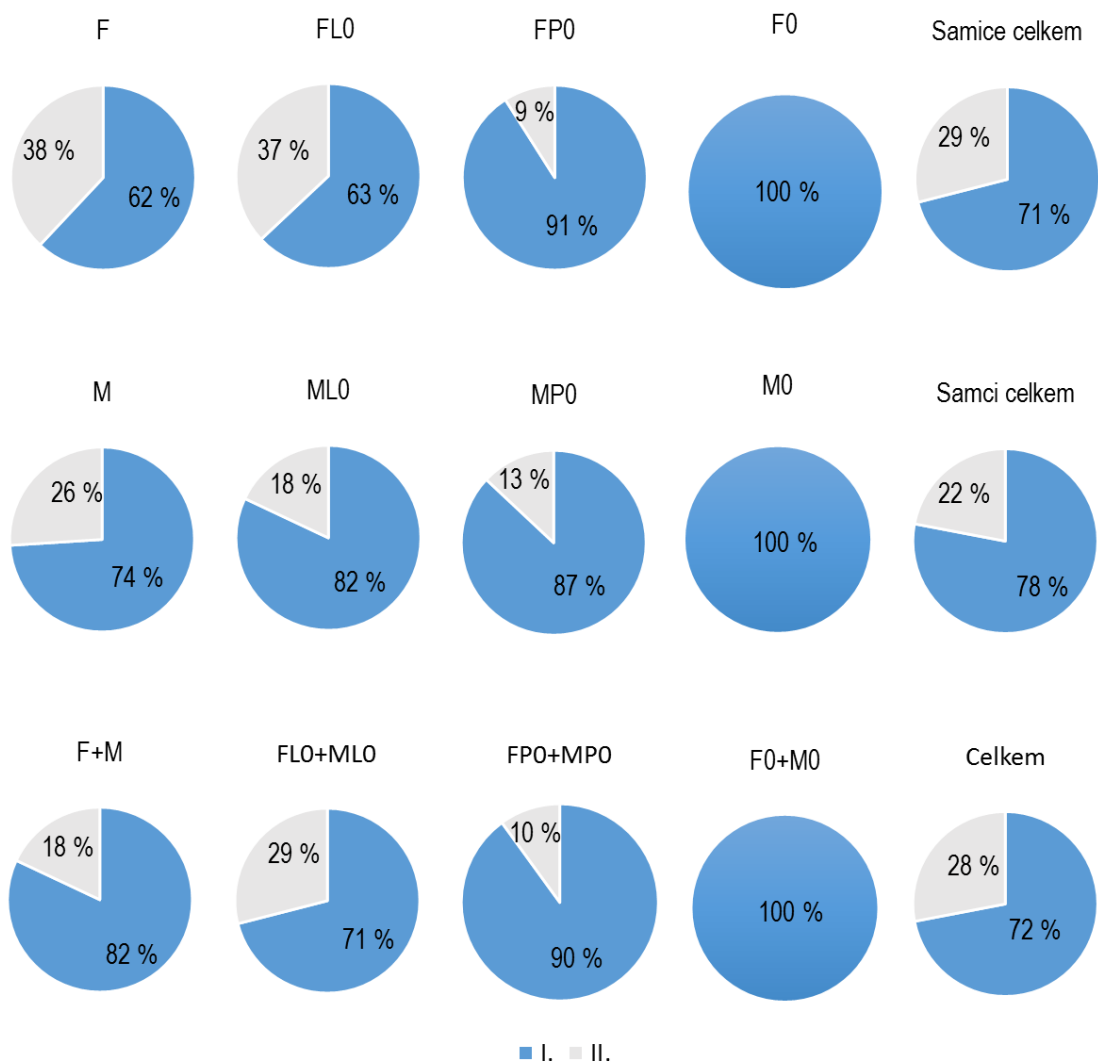
4. Výsledky

V průběhu experimentu nebyla pozorována mortalita pokusných organismů. Alespoň jeden pokus vyhrabat si noru byl zaznamenán u 65 % z nich (Graf č. 1). U samic a u samců s chybějícím pravým klepetem byl nalezen statisticky významný rozdíl mezi pohlavími s tím, že samice byly v norování aktivnější ($Z = 2,94$; $p = 0,003$). Mezi zbývajících skupinami podle poškození klepet nebyl statisticky významný rozdíl mezi pohlavími nalezen. Celkově však bylo zastoupení norujících jedinců u samic vyšší než u samců ($Z = 2,041$; $p = 0,041$). U sloučené skupiny obou pohlaví sice byl indikován rozdíl mezi skupinami ($H_{3;120} = 12,064$; $p = 0,007$), nebylo však detekováno mezi kterými (ve všech případech $p > 0,05$).

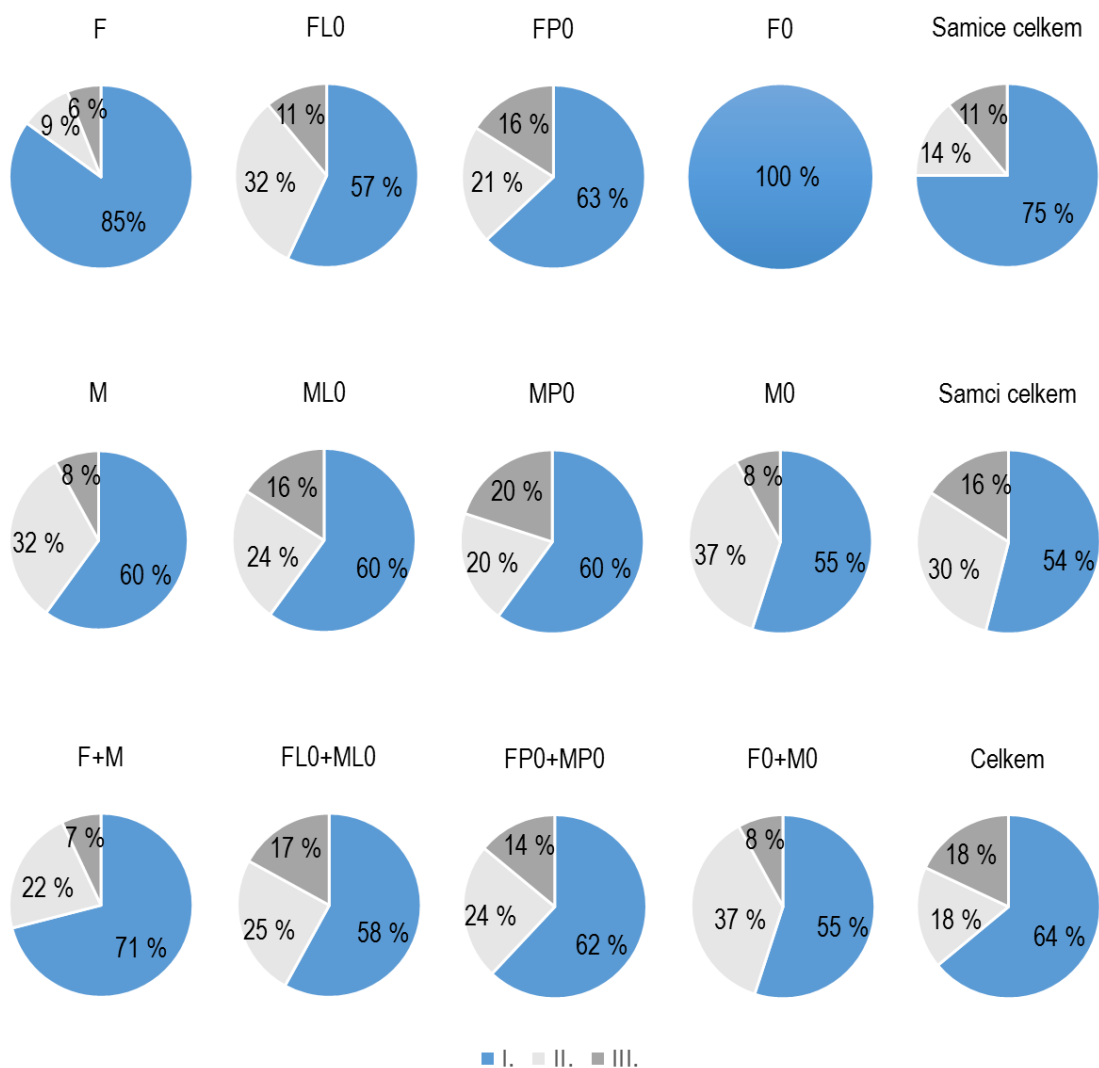


Graf č. 1. Zastoupení norujících jedinců raka červeného (*Procambarus clarkii*) v jednotlivých skupinách v procentech. Rozdílná malá písmena indikují statisticky významné rozdíly mezi pohlavími a rozdílná velká písmena mezi skupinami dle ne/přítomnosti klepet u daného pohlaví. Zaokrouhлено na celá procenta.

Z 82 norujících jedinců jich většina (59 %) vytvořila pouze jednu noru. Dva pokusy o vybudování nory byly zaznamenány u 20 % norujících jedinců a tři pokusy také u 20 % jedinců. Objemové rozložení těchto pokusů o vybudování nory pro jednotlivé skupiny je znázorněné v Grafech č. 2, resp. 3. Pouze jedna samice se pokusila vytvořit noru čtyřikrát a jeden samec dokonce pětkrát. U samice bylo objemové rozložení jednotlivých pokusů následující: 79, 10, 7 a 4 %. U samce s pěti pokusy pak bylo 24, 24, 23, 15 a 14 %.

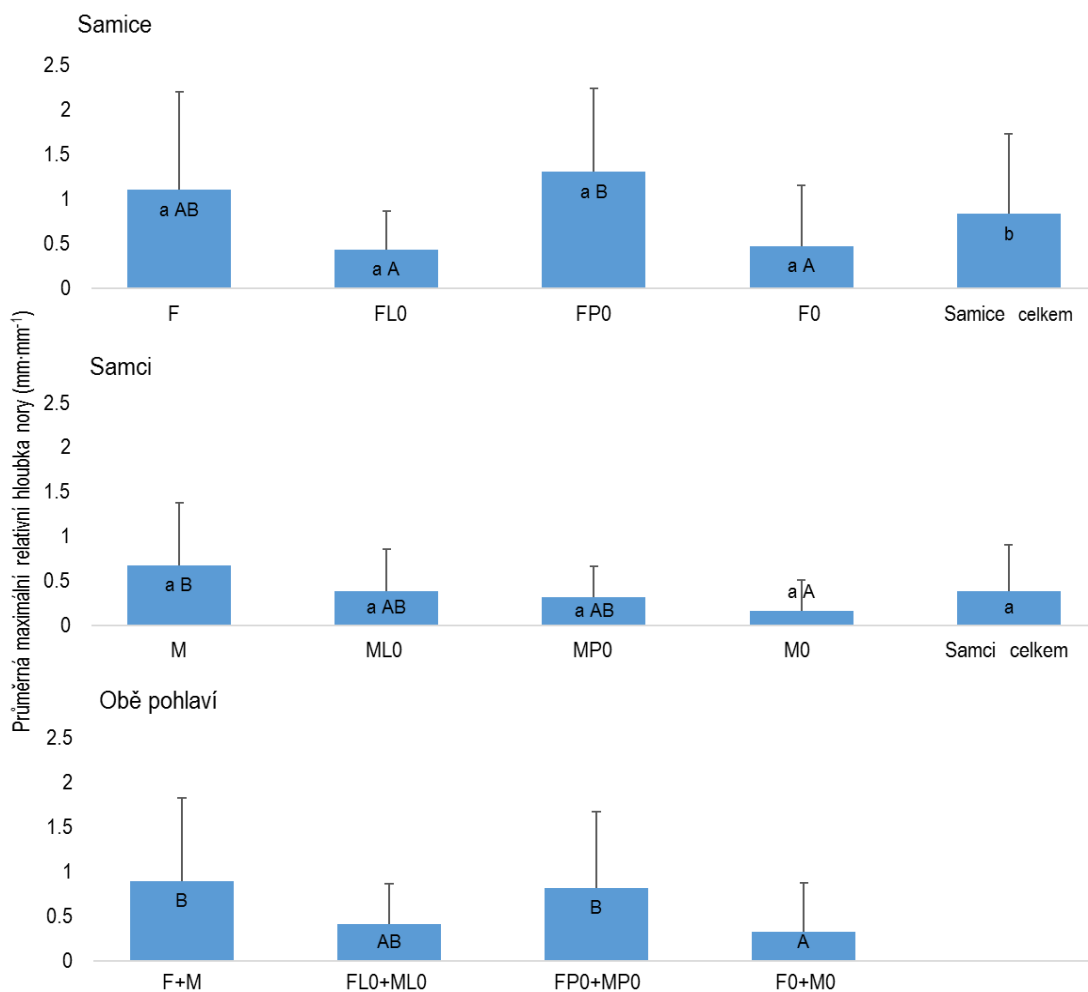


Graf č. 2. Průměrné rozložení objemu prvního a druhého pokusu o vybudování nory pro jednotlivé skupiny raka červeného (*Procambarus clarkii*). Zaokrouhлено na celá procenta.



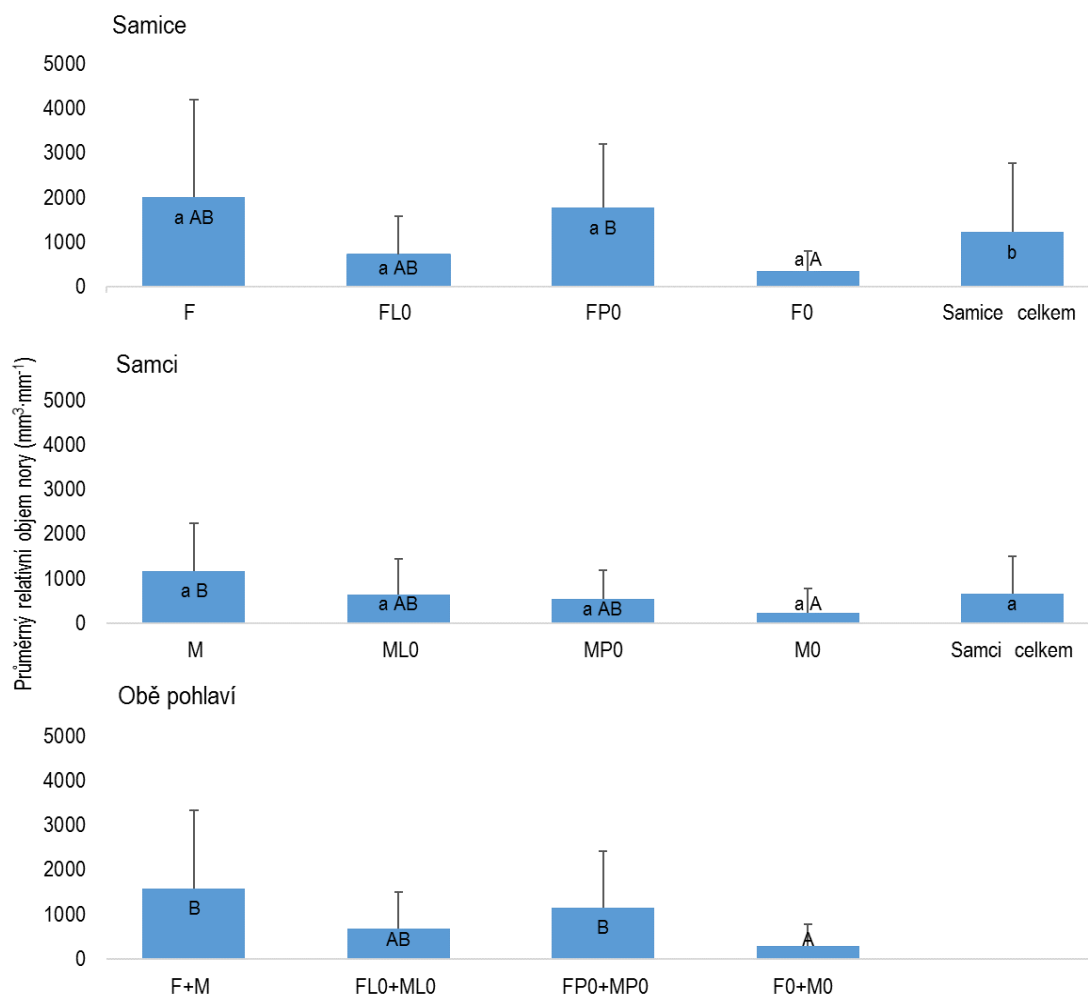
Graf č. 3. Průměrné rozložení objemu prvního, druhého a třetího pokusu o vybudování nor pro jednotlivé skupiny raka červeného (*Procambarus clarkii*). Zaokrouhлено na celá procenta.

Samice budovaly hlubší nory než samci ($Z = 2,859$; $p = 0,004$). V rámci samic byl detekován rozdíl mezi skupinami ($H_{3;63} = 11,816$; $p = 0,008$). Samice bez pravého klepeta budovaly hlubší nory než samice bez levého klepeta ($p = 0,038$) a než samice bez klepet ($p = 0,019$). Rozdíl byl detekován i u samců ($H_{3;63} = 8,205$; $p = 0,042$), kdy samci bez poškození budovali hlubší nory než samci bez klepet ($p = 0,037$). Rozdíly mezi skupinami raků byly detekovány i nezávisle na pohlaví ($H_{3;126} = 13,590$; $p = 0,004$). Nepoškození raci ($p = 0,014$) a raci bez pravého klepeta ($p = 0,018$) budovali hlubší nory než raci bez klepet (Graf č. 4).



Graf č. 4. Porovnání průměrných maximálních relativních hloubek nor pro jednotlivé skupiny raka červeného (*Procambarus clarkii*). Rozdílná malá písmena indikují statisticky významné rozdíly mezi pohlavími a rozdílná velká písmena mezi skupinami dle ne/přítomnosti klepet u daného pohlaví.

Nory samic byly také objemnější ($Z = 2,185$; $p = 0,029$). Podle poškození klepet byly detekovány rozdíly mezi samicemi ($H_{3;63} = 12,889$; $p = 0,005$) i mezi samci ($H_{3;63} = 9,934$; $p = 0,019$). Samice s chybějícím pravým klepetem budovali objemnější nory než samice bez klepet ($p = 0,01$) a nepoškození samci budovali objemnější nory, než samci bez klepet ($p = 0,016$). Byly detekovány i rozdíly mezi skupinami nezávisle na pohlaví ($H_{3;126} = 18,793$; $p < 0,001$). Raci s chybějícím pravým klepetem budovali objemnější nory, než raci bez klepet ($p = 0,006$) a stejně tak i raci bez poškození ($p < 0,001$). Numerická prezentace dat uvedených v Grafech č. 4 a 5 je shrnuta v příloze č. 9 této práce. Příklady 3D modelů nor pro jednotlivé skupiny (vždy 2 nejhlubší nory ve skupině) jsou zobrazeny v přílohách č. 9 a 10.



Graf č. 5. Porovnání průměrných objemů nor pro jednotlivé skupiny raka červeného (*Procambarus clarkii*). Rozdílná malá písmena indikují statisticky významné rozdíly mezi pohlavími a rozdílná velká písmena mezi skupinami dle ne/přítomnosti klepet u daného pohlaví.

5. Diskuze

Raci jsou jakožto taxonomická skupina vysoce ohrožení vyhynutím (Owen a kol., 2015; Richman a kol., 2015). Za největší nebezpečí jsou považováni raci nepůvodní, které své původní protějšky často výrazně negativně ovlivňují (Lodge a kol., 2000; Taylor a kol., 2007). K vysvětlení těchto druhových změn bylo obvykle využito studia jednoho či několika biotických faktorů, jimiž byli kompetice, predace, reprodukční interference (např. hybridizace) a přenos nemocí (především račího moru, vůči němuž jsou druhy nepocházející ze Severní Ameriky vysoce citliví (Lodge a kol., 2000; Kozubíková a kol., 2008). Nepůvodní druhy rovněž dobře těží z nižších nároků na kvalitu životního prostředí (Souty-Grosset a kol., 2006). Spektrum faktorů ohrožujících biologickou diverzitu raků, vodních organismů i vodních ekosystémů jako takových je ale podstatně širší a komplexnější. Jedná se například o změny klimatu doprovázené obdobími dlouhodobého sucha, náhlými povodněmi či silnými bouřemi (Magoulick 2014; Richman a kol., 2015). Ty mohou mít na vodní ekosystémy dalekosáhlé dopady (Bond a kol., 2008; Rolls a kol., 2012). Role abiotických disturbancí na vodní biotu, jakými jsou například právě dlouhodobá sucha, byla dlouho dobu přehlížena (Matthews a Marsh-Matthews, 2003; Bond a kol., 2008; Boulton a Lake, 2008) a naše současné poznání je do značné míry stále omezené (DiStefano a kol., 2009; Dorn a Volin, 2009; Larson a kol., 2009).

V kontextu probíhajících i predikovaných výkyvů počasí (Sutton a Hodson, 2005; Underwood, 2015) se jeví jako zřejmé, že schopnost vodních organismů odolávat vysychání, případně nalézat dostatečně vlhký substrát či zbytkovou vodu na lokalitách bude mít na jejich dlouhodobé přežívání významný vliv. Důkazem toho, že nebezpečí klimatických extrémů může mít i v našich podmínkách konkrétní obrysy, byl průběh loňského (2015) léta. Toto dlouhodobé sucho zasáhlo značnou část především střední a východní Evropy. Například v případě severního Slovenska se jednalo o nejsušší, a u České republiky a Polska o druhé nejsušší léto za posledních 50 let (hned po roce 2003; Van Lanen a kol., 2016).

Řada vůči suchu orientovaných adaptací již byla popsána například u sladkovodních plžů, mlžů (Collas a kol., 2014; Poznańska a kol. 2015) a řady druhů hmyzu (Bond a kol., 2008; Boulton a Lake, 2008). V případě raků je odolnost vůči vysychání nezbytným předpokladem schopnosti budovat si nory a tím si zvýšit i šanci na přežití v podmínkách dlouhodobého sucha. Určitý stupeň schopnosti hrabání je u raků známý – nejčastěji si

tvoří krátké nerozvětvené nory v substrátu pod kameny, kládami nebo v jílovitých březích (Berrill a Chenoweth, 1982; Horwitz a Richardson, 1986; Harvey a kol., 2014). Rozsah této aktivity by však nemusel být v případě dlouhodobého sucha dostatečný a jako stěžejní lze označit vertikální norování, tj. ve směru zapadávající vodní hladiny. Na základě dat získaných v rámci doposud nepublikované bakalářské práce J. Tíkala (FROV JČU) víme, že původní druhy raků (rak říční *Astacus astacus*, rak bahenní *Astacus leptodactylus* a rak kamenáč *Austropotamobius torrentium*) a rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) nebyli schopni vertikálního norování do vhodného substrátu v podmínkách simulovaného sucha a trpěly zvýšenou mortalitou. Lépe si stáli rak pruhovaný (*Orconectes limosus*) a australský rak *Cherax destructor*. Nejlépe si však vedl rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginialis*) a rak červený, u kterého jako jediného bylo zaznamenáno absolutní přežití (Kouba a kol., nepublikováno).

S ohledem na výše uvedené výsledky byl rak červený využit jako modelový druh i v naší studii. Ta byla zaměřená na zhodnocení schopnosti raků červených budovat si nory v závislosti na ne/přítomnosti klepet. Ani při tomto experimentu nebyl pozorovaný žádný úhyn během týdenního simulovaného sucha. Rak červený je schopen oproti původním evropským rakům vytvářet značně vysoké populační hustoty (Souty-Grosset a kol., 2016), což má u raků za následek vyšší výskyt jedinců s poškozenými klepety (Savolainen a kol., 2004; González a kol., 2010; Kouba a kol., 2011). Cílem této práce tudíž bylo zhodnocení tohoto typu handicapu na norování u raků.

Oproti předchozímu experimentu, kde norovali všichni nasazení jedinci raka červeného (Kouba a kol., nepublikováno) však hrabalo jen 65 % jedinců, s tím, že samice byly v tomto ohledu aktivnější (Graf č. 1). Většina nasazených jedinců vytvořila pouze jednu noru (59 %). Dva či tři pokusy o vybudování nory byly zaznamenány vždy u 20 % norujících jedinců, jedna z nor však byla co do objemu vždy dominantní (Graf č. 2 a 3). Průměrná maximální hloubka a objem nor samic dosahovali vyšších hodnot než u samců (Graf č. 4 a 5). V předchozí studii byly nory samic rovněž hlubší, jejich objem však byl porovnatelný (Kouba a kol., nepublikováno).

U raka červeného bývají nory využívány k inkubaci vajíček v době, kdy je samotná lokalita vyschlá. Z důvodu nízkého nasycení spodní vody (popř. v noře zadržené vody z doby jejího vzniku) kyslíkem není snůška v této vodě ponořena. V noře je nicméně vysoká relativní vzdušná vlhkost a kyslík přechází do vajíček přímo difúzí, přičemž samice periodicky pohybuje pleopody (Huner a Barr, 1984). Větší hloubka a objem nor

pozorovaná v této studii nicméně naznačuje jejich význam při reprodukci samic raka červeného, kdy přístup k vodní hladině patrně hraje důležitou roli. I při umělé inkubaci vajíček raka signálního a raka bělonohého (*Austropotamobius pallipes*) pouze v prostředí s vysokou vlhkostí (cílem je omezit značné množství obvykle spotřebované vody) musí být terminální vývojová stadia inkubována konvenčně ve vodním prostředí. Důvodem je patrně zvýšená produkce a hromadění zplodin metabolismu v těle (McMahon, 2002; Pérez a kol., 2003). To naznačuje, že přinejmenším periodické ponoření snůšky do vodního prostředí je při inkubaci vajíček raka červeného nezbytné.

Průměrné hodnoty relativní naměřené maximální hloubky nor, včetně statisticky významných rozdílů ve všech skupinách korespondovali s naměřenými hodnotami objemu. Porovnáním skupin podle ne/přítomnosti klepet bylo zjištěno, že ztráta jednoho klepeta neměla významný vliv na schopnost raka norovat (Graf č. 4 a 5). Ke stejnému závěru dospěl i Stoeckel a kol. (2011). Ten na rozdíl od tohoto experimentu nenašel signifikantní rozdíl ani v hloubkách nor mezi raky nepoškozenými a raky bez obou klepet. V jejich experimentu byl použit americký druh raka *Cambarus striatus*, který je klasifikován jako sekundární „norovač“ a tráví většinu svého života v norách a na daný způsob života je tak dobře adaptovaný. Námí užitý rak červený tráví v noře pouze určitá období a je považován za terciálního „norovače“ (Berrill a Chenoweth, 1982). Huner a Barr (1984) nicméně uvádějí, že jednoznačná klasifikace je u raků v tomto ohledu obtížná. Z výsledků našeho experimentu s rakem červeným je nicméně rozdíl mezi nepoškozenými raky a raky bez obou klepet patrný. U samic je porovnání výsledků složitější. Nejhůře norovaly samice bez klepet a bez levého klepeta. Naopak dokonce lépe, než samice bez poškození, norovali samice bez pravého klepeta (rozdíly mezi posledně jmenovanými skupinami jsou nicméně nesignifikantní). U samců je interpretace výsledků jednodušší, s nejnižšími hodnotami u skupiny raků bez klepet a nejlepšími u jedinců bez poškození. Klepeta tudíž hraní při norování raků význačnou, avšak neexkluzivní roli.

Negativní důsledky přítomnosti raka červeného v Evropě jsou dobře známy (Souty-Grosset a kol., 2016). Jedná o přenašeče račího moru (Diéguez-Uribeondo a Söderhäll, 2008), který může do značné míry měnit druhové složení a abundanci vodních rostlin (Carreira a kol., 2014), jiných bezobratlých (Casale a Busato, 2008), obojživelníků (Nunes a kol., 2014) i ryb (Reynolds, 2011). Svým rozsáhlým norováním může způsobit sesuvy břehů a škody v zemědělství (Correia a Ferreira, 1995) a zvýšením turbidity je

schopen zvrátit celý charakter daného ekosystému (Rodríguez a kol., 2003). Kromě toho je rak červený velmi schopný invazní druh s typickými charakteristikami *r*-stratéga včetně brzké dospělosti při malých rozměrech, rychlého růstu, vysoké plodnosti a krátkých životních cyklů (Lindqvist a Huner, 1999; Paglianti a Gherardi, 2004). Vyznačuje se také plastičností životních cyklů a značnou disperzní schopností (Gherardi, 2006). Rak červený je navíc odolný vůči znečištění vodního prostředí (Gherardi a kol., 2000) a dokáže prosperovat i v podstatně chladnějších podmínkách, než se dříve předpokládalo (Peruzza a kol., 2015). Do celkového kontextu vysoké adaptability a nebezpečnosti tohoto druhu tak zapadají i výsledky této práce, ze kterých vyplývá, že raci červení jsou i bez jednoho či dvou klepet zdatní „norovači“, což dříve nebylo známo. Při provedeném experimentu neměli obzvláště samice bez klepet problém s vybudováním dostatečně hluboké nory pro úkryt (byly pozorovány i příklady, kdy se samice bez klepet zahrabala pod úroveň substrátu během prvních 24 h) a jedna z nich vchod do nory dokonce uzavřela zátkou. Schopnost budovat si vertikální nory umožňuje rakovi červenému přečkávat a rozmnožovat se i v extrémních podmínkách prostředí (Huner a Barr, 1984), což ho značným způsobem zvýhodňuje nejen před původními druhy raků. Díky naší studii nicméně víme, že obdobně úspěšní mohou být i s ohledem na stav klepet handicapovaní jedinci.

Sladkovodní ekosystémy jsou obzvláště ohroženy klimatickou změnou (Woodward a kol., 2010) a dá se předpokládat, že probíhající změna klimatu bude i nadále progresivním způsobem zvýhodňovat některé druhy (Wrona a kol., 2006; Thuiller a kol., 2008; Heino a kol., 2009). Tento proces může značným způsobem ovlivňovat i člověk, který svým managementem krajiny a zejména orné půdy dlouhodobě snižuje množství zadržené vody v krajině (Stoate a kol., 2001; Jongman, 2002). Rak červený je nicméně typickým druhem, který má význačnou schopnost se takovými podmínkami, i na úkor jiných, často původních druhů, přizpůsobit.

6. Závěr

Tato práce vznikla především za účelem hlubšího poznání fenoménu norování u raků obecně, se zaměřením na raka červeného jakožto vhodný modelový druh. Provedený laboratorní experiment měl ohodnotit vliv ztráty klepet, tedy hlavních nástrojů při norování, na schopnost budovat si nory. Zmiňovaný druh často tvoří vysoké populační hustoty a takovýto hendikep se u něj tedy nechá předpokládat. Navzdory očekávání bylo zjištěno, že ztráta jednoho klepetu nemá na schopnost norovat výrazný vliv. Ztráta obou klepet sice norovací aktivitu raků částečně omezí, zcela ji však neeliminuje. Vyšší norovací aktivita, relativní hloubka a objem nor byla zjištěna u samic. Jako pravděpodobný důvod tohoto jevu se jeví důležitost přístupu k vodě u samic během inkubace vajíček v noře. Schopnost raků budovat si nory je základním předpokladem přežití během období dlouhodobého sucha, které se vlivem klimatické změny začíná projevovat i v našich podmínkách. Na rozdíl od raka červeného jsou naše původní druhy raků těmto vlivům jen v podstatně omezenější míře schopné odolávat. Tato práce tak nepřímou poukazuje na významný vliv klimatických změn, ale i lidské činnosti, na sladkovodní ekosystémy a s tím související schopnost organismů těmto faktorům čelit.

7. Seznam použité literatury

- ANASTÁCIO, P. M.; CORREIRA, A. M.; MENINO, J. P.; MARTINS DA SILVA, L. Are rice seedlings affected by changes in water quality caused by crayfish? *Annales de Limnologie-International Journal of Limnology*, 2005, 41.1: 1-6.
- ANASTÁCIO, P. M.; MARQUES, J. C. Crayfish, *Procambarus clarkii*, effects on initial stages of rice growth in the lower Mondego River valley (Portugal). *Freshwater crayfish*, 1997, 11: 608-617.
- ANGELER, D. G.; SÁNCHEZ-CARRILLO, S.; GARCÍA, G.; ALVAREZ-COBELAS, M. The influence of *Procambarus clarkii* (Cambaridae, Decapoda) on water quality and sediment characteristics in a Spanish floodplain wetland. *Hydrobiologia*, 2001, 464.1-3: 89-98.
- ARCE, J. A.; DIÉGUEZ-URIBEONDO, J. Structural damage caused by the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in rice fields of the Iberian Peninsula: a study case. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 2015, 186.3: 259-269.
- BANHA, F.; ANASTÁCIO, P. M. Desiccation survival capacities of two invasive crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2014, 413: 01.
- BANHA, F.; ANASTÁCIO, P. M. Live bait capture and crayfish trapping as potential vectors for freshwater invasive fauna. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 2015, 51: 63-69.
- BANHA, F.; MARQUES, M.; ANASTÁCIO P. M. Dispersal of two freshwater invasive macroinvertebrates, *Procambarus clarkii* and *Physella acuta*, by off road vehicles. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, 2014, 24.5: 582-591.
- BARBARESI, S.; GHERARDI, F. Experimental evidence for homing in the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 2006, 380-381: 1145-1154.
- BARBARESI, S.; TRICARICO, E.; GHERARDI, F. Factors inducing the intense burrowing activity of the red-swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, an invasive species. *Naturwissenschaften*, 2004, 91.7: 342-345.
- BELANGER, R. M.; MOORE, P. A. The role of the major chelae in the localization and sampling of female odours by male crayfish, *Orconectes rusticus* (Girard, 1852). *Crustaceana*, 2009, 82.6: 653-668.
- BELANGER, R. M.; MOORE, P. A. The use of the major chelae by reproductive male crayfish (*Orconectes rusticus*) for discrimination of female odours. *Behaviour*, 2006, 143.6: 713-731.
- BELANGER, R.; REN, X.; MCDOWELL, K.; CHANG, S.; MOORE, P.; ZIELINSKI, B. Sensory setae on the major chelae of male crayfish, *Orconectes rusticus* (Decapoda: Astacidae) – impact

- of reproductive state on function and distribution. *Journal of Crustacean Biology*, 2008, 28.1: 27-36.
- BELY, A. E.; NYBERG, K. G. Evolution of animal regeneration: re-emergence of a field. *Trends in Ecology & Evolution*, 2010, 25.3: 161-170.
- BERGMAN, D. A.; MOORE, P. A. Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *The Biological Bulletin*, 2003, 205.1: 26-35.
- BERNARDO, J. M.; COSTA, A. M.; BRUXELAS, S.; TEIXERIA, A. Dispersal and coexistence of two non-native crayfish species (*Pacifastacus leniusculus* and *Procambarus clarkii*) in NE Portugal over a 10-year period. *Knowledge and Management of aquatic Ecosystems*, 2011, 401: 28.
- BERRILL, M.; CHENOWETH, B. The burrowing ability of nonburrowing crayfish. *American Midland Naturalist*, 1982, 108.1: 199-201.
- BLAKEWOOD, E. G.; BURRAS, C. L.; HUNER, J. V. The effect of hydrological parameters on the burrowing ability of the red swamp crawfish. *Crawfish Research Center, University of Southwestern Louisiana, Lafayette, Louisiana, 1993 Mimeograf: 2.*
- BOND, N. R.; LAKE, P. S.; ARHINGTON, A. H. The impacts of drought on freshwater ecosystems: an Australian perspective. *Hydrobiologia*, 2008, 600.1: 3-16.
- BOULTON, A. J.; LAKE, P. S. Effects of drought on stream insects and its ecological consequences. In: LANCASTER J.; BRIERS, R. A. (Eds.), *Aquatic insects: Challenges to Populations*, 2008, 81-102.
- BURRAS, L.; BLAKEWOOD, G.; RICHARD, T.; HUNER, J. V. Laboratory observations on burrowing in different soils by commercially important procambarid crayfish. *Freshwater Crayfish*, 1995, 10: 427-434.
- CARREIRA, B. M.; DIAS, M. P.; REBELO, R. How consumption and fragmentation of macrophytes by the invasive crayfish *Procambarus clarkii* shape the macrophyte communities of temporary ponds. *Hydrobiologia*, 2014, 721.1: 89-98.
- CASALE, A.; BUSATO, E. A real time extinction: the case of *Carabus clatratus* in Italy (Coleoptera, Carabidae). *Back to the roots and back to the future*. Pensoft, Sofia, 2008, 353-362.
- COLLAS, F. P.; KOOPMAN, K. R.; HENDRIKS, A. J.; VAN DER VELDE, G.; VERBRUGGE, L. N. H.; LEUVEN, R. S. E. W. Effects of desiccation on native and non-native molluscs in rivers. *Freshwater Biology*, 2014, 59.1: 41-55.
- CORREIA, A. M.; ANASTACIO, P. M. Shifts in aquatic macroinvertebrate biodiversity associated with the presence and size of an alien crayfish. *Ecological Research*, 2008, 23.4: 729-734.

- CORREIA, A. M.; FERREIRA, Ó. Burrowing behavior of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae) in Portugal. *Journal of Crustacean Biology*, 1995, 15.2: 248-257.
- CRANDALL, K. A.; BUHAY, J. E. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae-Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia*, 2008, 595.1: 295-301.
- CREED J. R.; REED, J. M. Ecosystem engineering by crayfish in a headwater stream community. *Journal of the North American Benthological Society*, 2004, 23.2: 224-236.
- CRUZ, M. J.; REBELO, R. Colonization of freshwater habitats by an introduced crayfish, *Procambarus clarkii*, in Southwest Iberian Peninsula. *Hydrobiologia*, 2007, 575.1: 191-201.
- DAISIE European Invasive Alien Species Gateway (<http://www.europe-aliens.org/>)
- DIÉGUEZ-URIBEONDO, J.; SÖDERHÄLL, K. *Procambarus clarkii* Girard as a vector for the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci* Schikora. *Aquaculture Research*, 1993, 24.6: 761-765.
- DISTEFANO, R. J. Trophic interactions between Missouri Ozarks stream crayfish communities and sport fish predators: increased abundance and size structure of predators cause little change in crayfish community densities. Missouri Department of Conservation, Dingell–Johnson Project F-1-R-054, Study S-41, Job, 2005, 4.
- DISTEFANO, R. J.; MAGOULICK, D. D.; IMHOFF, E. M.; LARSON, E. R. Imperiled crayfishes use hyporheic zone during seasonal drying of an intermittent stream. *Journal of the North American Benthological Society*, 2009, 28.1: 142-152.
- DORN, N. J.; TREXLER, J. C. Crayfish assemblage shifts in a large drought - prone wetland: the roles of hydrology and competition. *Freshwater Biology*, 2007, 52.12: 2399-2411.
- DORN, N. J.; VOLIN, J. C. Resistance of crayfish (*Procambarus* spp.) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society*, 2009, 28.4: 766-777.
- DYER, J. J.; WORTHINGTON, T. A.; BREWER, S. K. Response of crayfish to hyporheic water availability and excess sedimentation. *Hydrobiologia*, 2015, 747.1: 147-157.
- ELTON, C. S. *The ecology of invasions by plants and animals*. Methuen, London, 1958, 18.
- FIGIEL, C. R.; MILLER, G. L. The frequency of chela autotomy and its influence on the growth and survival of the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana*, 1995, 68.4: 472-483.
- FRINGS, R. M.; VAEßEN, S. C. K.; GROß, H.; ROGERA, S.; SCHÜTTRUMPF, H.; HOLLERT, H. A fish-passable barrier to stop the invasion of non-indigenous crayfish. *Biological Conservation*, 2013, 159: 521-529.
- GARVEY, J. E.; STEIN, R. A. Evaluating how chela size influences the invasion potential of an introduced crayfish (*Orconectes rusticus*). *American Midland Naturalist*, 1993, 129.1: 172-181.

- GHERARDI, F.; TRICARICO, E.; ILHÉU, M. Movement patterns of an invasive crayfish, *Procambarus clarkii*, in a temporary stream of southern Portugal. *Ethology Ecology & Evolution*, 2002, 14.3: 183-197.
- GHERARDI, F.; RADDI, A.; BARBARESI, S.; SALVI, G. Life history patterns of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in an irrigation ditch in Tuscany, Italy. *Crustacean Issues*, 2000, 12: 99-108.
- GHERARDI, F. Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 2006, 39.3: 175-191.
- GIL-SÁNCHEZ, J. M.; ALBA-TERCEDOR, J. The decline of the endangered populations of the native freshwater crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in southern Spain: it is possible to avoid extinction? *Hydrobiologia*, 2006, 559.1: 113-122.
- GONZÁLEZ, R.; CELADA, J. D.; GONZÁLEZ, A.; GARCIA, J. M.; CARRAL, J. M.; SÁEZ-ROYUELA, M. Stocking density for the intensive rearing of juvenile crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Astacidae), using *Artemia nauplii* to supplement a dry diet from the onset of exogenous feeding. *Aquaculture International*, 2010, 18.3: 371-378.
- GROW, L. Burrowing/Soil-Texture Relationships in the Crayfish, *Cambarus diogenes diogenes* Girard (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 1982, 42.1: 150-157.
- GROW, L.; MERCHANT, H. The burrow habitat of the crayfish, *Cambarus diogenes diogenes* (Girard). *American Midland Naturalist*, 1980, 103.2: 231-237.
- HARVEY, G. L.; HENSHAW, A. J.; MOORHOUSE, T. P.; CLIFFORD, N. J.; HOLAH, H.; GREY, J.; MACDONALD, D. Invasive crayfish as drivers of fine sediment dynamics in rivers: field and laboratory evidence. *Earth Surface Processes and Landforms*, 2014, 39.2: 259-271.
- HEINO, J.; VIRKKALA, R.; TOIVONEN, H. Climate change and freshwater biodiversity: detected patterns, future trends and adaptations in northern regions. *Biological Reviews*, 2009, 84.1: 39-54.
- HENTTONEN, P.; HUNER, J. V. The introduction of alien species of crayfish in Europe: a historical introduction. *Crustacean Issues*, 1999, 11: 13-22.
- HERNÁNDEZ, L.; MAEDA-MARTINEZ, A. M.; RUIZ-CAMPOS, G.; RODRÍGUEZ-ALMAZAR, G.; ALONZO-ROJO, F.; SAINZ, J. C. Geographic expansion of the invasive red crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea: Decapoda) in Mexico. *Biological Invasions*, 2008, 10.7: 977-984.
- HOBBS, H. H.; JASS, J. P.; HUNER, J. V. A review of global crayfish introductions with particular emphasis on two North American species (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana*, 1989, 56.3: 299-316.
- HOBBS, H. H. The crayfishes of Georgia. *Smithsonian contributions to zoology*, 1981, 318: 1-549.

- HOBBS, H. H.; WHITEMAN, M. Notes on the burrows, behavior, and color of the crayfish *Fallicambarus (F.) devastator* (Decapoda: Cambaridae). *The Southwestern Naturalist*, 1991, 36.1: 127-135.
- HOBBS, H. H. The crayfishes of Florida. University of Florida Publication, Biological Science Series, 1942, 3.2: 179.
- HOBBS, H. H.; HART, C. W. The freshwater decapod crustaceans of the Apalachicola drainage system in Florida, southern Alabama, and Georgia. *Bulletin of the Florida State Museum*, 1959, 4: 145-191.
- HOLDICH, D. M.; REYNOLDS, J. D.; SOUTY-GROSSET, C.; SIBLEY, P. J. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2009, 394-395: 11.
- HOLDICH, D. M. The negative effects of established crayfish introductions. *Crustacean Issues*, 1999, 11: 31-48.
- HOLDICH, D. M. Background and Functional Morphology. In: HOLDICH, D. M. (Ed.), *Biology of freshwater crayfish*, 2002, 3-27.
- HORWITZ, P. H. J.; RICHARDSON, A. M. M.; An ecological classification of the burrows of Australian freshwater crayfish. *Marine and Freshwater Research*, 1986, 37.2: 237-242.
- HUNER, J. V. Introductions of the Louisiana red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard); An update. *Freshwater Crayfish*, 1977, 3: 193-202.
- HUNER, J. V. *Procambarus*. In: HOLDICH, D. M. (Ed.), *Biology of freshwater crayfish*, 2002, 541-584.
- HUNER, J. V.; BARR, J. E.; Red swamp crawfish: biology and exploitation. 1984.
- CHANGE, Intergovernmental Panel On Climate. *Climate change 2007: the physical science basis. Agenda*, 2007, 6.07: 333.
- CHUCHOLL, C. Population ecology of an alien “warm water” crayfish (*Procambarus clarkii*) in a new cold habitat. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2011, 401: 29.
- CHUCHOLL, C. Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biological Invasions*, 2013, 15.1: 125-141.
- ILHÉU, M.; ACQUISTAPACE, P.; BENVENUTO, C.; GHERARDI, F. Shelter use of the Red-Swamp Crayfish (*Procambarus clarkii*) in dry-season stream pools. *Archiv für Hydrobiologie*, 2003, 157.4: 535-546.
- JENKINS, M. Prospects for biodiversity. *Science*, 2003, 302.5648: 1175-1177.
- JONES, C. G.; LAWTON, J. H.; SHACHAK, M.. Ecosystem engineering by organisms: why semantics matters. *Trends in ecology & evolution*, 1997, 12.7: 275.
- JONGMAN, R. H. G. Homogenisation and fragmentation of the European landscape: ecological consequences and solutions. *Landscape and urban planning*, 2002, 58.2: 211-221.

- JUANES, F.; SMITH, L. D. The ecological consequences of limb damage and loss in decapod crustaceans: a review and prospectus. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 1995, 193.1: 197-223.
- KELLER, T. A.; HAZLETT, B. A. Mechanical use of crayfish chelae. *Marine & Freshwater Behaviour & Physiology*, 1996, 28.3: 149-162.
- KOUBA, A.; BUŘIČ, M.; POLICAR, T.; KOZÁK, P. Evaluation of body appendage injuries to juvenile signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*): relationships and consequences. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2011, 401: 4.
- KOUBA, A.; PETRUSEK, A.; KOZÁK, P. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2014, 413:5.
- KOZUBÍKOVÁ, E.; PETRUSEK, A.; ĎURIŠ, Z.; MARTÍN, M. P.; DIÉGUEZ-URIBEONDO, J.; OIDTMANN, B. The old menace is back: recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic. *Aquaculture*, 2008, 274.2: 208-217.
- LARSON, E. R.; MAGOULICK, D. D.; TURNER, C.; LAYCOCK, K. H. Disturbance and species displacement: different tolerances to stream drying and desiccation in a native and an invasive crayfish. *Freshwater Biology*, 2009, 54.9: 1899-1908.
- LINDQVIST, O. V.; HUNER, J. V. Life history characteristics of crayfish: what makes some of them good colonizers? *Crustacean Issues*, 1999, 11: 23-30.
- LODGE, D. M. Biological invasions: lessons for ecology. *Trends in Ecology & Evolution*, 1993, 8.4: 133-137.
- LODGE, D. M.; TAYLOR, C. A.; HOLDICH, D. M.; SKURDAL, J. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. *Fisheries*, 2000, 25.8: 7-20.
- MAGINNIS, T. L. The costs of autotomy and regeneration in animals: A review and framework for future research. *Behavioral Ecology*, 2006, 17.5: 857-872.
- MAGOULICK, D. D. Impacts of drought and crayfish invasion on stream ecosystem structure and function. *River Research and Applications*, 2014, 30.10: 1309-1317.
- MAZZA, G.; REBOLEIRA, A. S. P. S.; GONCALVES, F.; AQUILONI, L.; INGHILESI, A. F.; SPIGOLI, D.; STOCH, D.; TAITI, S.; GHERARDI, F.; TRICARICO, E. A new threat to groundwater ecosystems: first occurrences of the invasive crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in European caves. *Journal of Cave and Karst Studies*, 2014, 76.1: 62.
- MCCLAIN, W. R.; ROMAIRE, R. P. Effects of simulated drought on crayfish survival and reproduction in experimental burrows: a preliminary study. *Freshwater Crayfish*, 2004, 14: 106-115.
- MCMAHON, B. R. Physiological Adaptation to Environment. In: HOLDICH, D. M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*, 2002, 327-376.

- MOMOT, W. T. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science*, 1995, 3.1: 33-63.
- MONTEMARANO, J. J.; KERSHNER, M. W.; LEFF, L. G. Crayfish effects on fine particulate organic matter quality and quantity. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 2007, 169.3: 223-229.
- NUNES, A. L.; ORIZAOLA, G.; LAURILA, A.; REBELO, R. Morphological and life history responses of anurans to predation by an invasive crayfish: an integrative approach. *Ecology and Evolution*, 2014, 4.8: 1491-1503.
- NYSTRÖM, P. Ecological impact of introduced and native crayfish on freshwater communities: European perspectives. *Crustacean Issues*, 1999, 11: 63-86.
- OWEN, C. L.; BRACKEN-GRISSOM, H.; STERN, D.; CRANDALL, K. A. A synthetic phylogeny of freshwater crayfish: insights for conservation. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2015, 370.1662: 20140009.
- PAGLIANTI, A.; GHERARDI, F. Combined effects of temperature and diet on growth and survival of young-of-year crayfish: a comparison between indigenous and invasive species. *Journal of Crustacean Biology*, 2004, 24.1: 140-148.
- PÉREZ, J. R.; CELADA, J. D.; GONZÁLEZ, J.; CARRAL, J. M.; SÁEZ-ROYUELA, M.; FERNÁNDEZ, R. Duration of egg storage at different temperatures in the astacid crayfish *Pacifastacus leniusculus*: critical embryonic phase. *Aquaculture*, 2003, 219.1: 347-354.
- PERUZZA, L.; PIAZZA, F.; MANFRIN, C.; BONZI, L. C.; BATTISTELLA, S.; GIULIANINI, P. G. Reproductive plasticity of a *Procambarus clarkii* population living 10°C below its thermal optimum. *Aquatic Invasions*, 2015, 10.2: 199-208.
- POWELL, M. L.; HAMMER, H. S.; WATTS, S. A. Observations on the Frequency of Claw Loss in the Crayfish *Procambarus charkii*. *Journal of the World Aquaculture Society*, 1998, 29.4: 485-490.
- POZNAŃSKA, M.; KAKAREKO, T.; GULANICZ, T.; JERMACZ, Ł.; KOBAC, J. Life on the edge: survival and behavioural responses of freshwater gill-breathing snails to declining water level and substratum drying. *Freshwater Biology*, 2015, 60.11: 2379-2391.
- RAMALHO, R. O.; ANASTÁCIO, P. M. Crayfish learning abilities: how does familiarization period affect the capture rate of a new prey item?. *Ecological research*, 2011, 26.1: 53-58.
- REYNOLDS, J. D. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 2011, 401: 10.
- RICHMAN, N. I.; BÖHM, M.; ADAMS, S. B.; ALVAREZ, F.; BERGEY, E. A.; BUNN, J. J. S.; BURNHAM, Q.; CORDEIRO, J.; COUGHRAN, J.; CRANDALL, K. A.; DAWKINS, K. L.; DISTEFANO, R. J.; DORAN, N. E.; EDSMAN, L.; EVERSOLE, G.; FÜREDER, L.; FURSE, J. M.; GHERARDI, F.; HAMR, P.; HOLDICH, D. M.; HORWITZ, P.; JOHNSTON, K.; JONES, P.

- G.; JONES, R. L.; JONES, T. G.; KAWAI, T.; LAWLER, S.; LÓPEZ-MEJÍA, M.; MILLER, R. M.; PEDRAZA-LARA, C.; REYNOLDS, J. D.; RICHARDSON, A. M. M.; SCHULTZ, M. B.; SCHUSTER, G. A.; SIBLEY, P. J.; SOUTY-GROSSET, C.; TAYLOR, C. A.; THOMA, R. F.; WALLS, J.; WALSH, T. S.; COLLEN, B. Multiple drivers of decline in the global status of freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea). *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2015, 370.1662: 20140060.
- RODRÍGUEZ, C. F.; BÉCARES, E.; FERNÁNDEZ-ALÁEZ, M. Shift from clear to turbid phase in Lake Chozas (NW Spain) due to the introduction of American red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*). *Hydrobiologia*, 2003, 506.1-3: 421-426.
- ROLLS, R. J.; LEIGH, C.; SHELDON, F. Mechanistic effects of low-flow hydrology on riverine ecosystems: ecological principles and consequences of alteration. *Freshwater Science*, 2012, 31.4: 1163-1186.
- ROTH, B. M.; KITCHELL, J. F. The role of size-selective predation in the displacement of *Orconectes* crayfishes following rusty crayfish invasion. *Crustaceana*, 2005, 78.3: 297-310.
- SAVOLAINEN, R.; RUOHONEN, K.; TOLONEN, J. Effects of bottom substrate and presence of shelter in experimental tanks on growth and survival of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana) juveniles. *Aquaculture research*, 2003, 34.4: 289-297.
- SAVOLAINEN, R.; RUOHONEN, K.; RAILO, E. Effect of stocking density on growth, survival and cheliped injuries of stage 2 juvenile signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* (Dana). *Aquaculture*, 2004, 231.1: 237-248.
- SCALICI, M.; CHISEA, S.; SCUDERI, S.; CELAURO, D.; GIBERTINI, G. Population structure and dynamics of *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in a Mediterranean brackish wetland (Central Italy). *Biological Invasions*, 2010, 12.5: 1415-1425.
- SIESA, M. E.; MANENTI, R.; PADOA-SCHIOPPA, E.; DE BERNARDI, F.; FICETOLA, G. F. Spatial autocorrelation and the analysis of invasion processes from distribution data: a study with the crayfish *Procambarus clarkii*. *Biological invasions*, 2011, 13.9: 2147-2160.
- SNEDDEN, W. A. Determinants of male mating success in the temperate crayfish *Orconectes rusticus*: chela size and sperm competition. *Behaviour*, 1990, 115.1: 100-113.
- SOUTY-GROSSET, C.; REYNOLDS, J.; GHERARDI, F.; AQUILONI, L.; COIGNET, A.; PINET, F.; DEL MAR MANCHA CISNEROS, M. Burrowing activity of the invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*, in fishponds of La Brenne (France). *Ethology Ecology & Evolution*, 2014, 26.2-3: 263-276.
- SOUTY-GROSSET, C.; HOLDICH, D. M.; NOEL, P. Y.; REYNOLDS, J. D.; HAFFNER, P. Atlas of crayfish in Europe, 2006.
- SOUTY-GROSSET, C.; ANASTÁCIO, P. M.; AQUILONI, L.; BANHA, F.; CHOQUER, J.; CHUCHOLL, C.; TRICARICO, E. The red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Europe:

- Impacts on aquatic ecosystems and human well-being. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*, 2016, 58: 78-93.
- STATZNER, B.; PELTRET, O.; TOMANOVA, S. Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: effect of a biomass gradient on baseflow and flood-induced transport of gravel and sand in experimental streams. *Freshwater Biology*, 2003, 48.1: 147-163.
- STOATE, C.; BOATMAN, N. D.; BORRALHO, R. J.; CARVALHO, C. R.; SNOO, G. R.; EDEN, P. Ecological impacts of arable intensification in Europe. *Journal of Environmental Management*, 2001, 63.4: 337-365.
- STOECKEL, J. A.; HELMS, B. S.; CASH, E. Evaluation of a crayfish burrowing chamber design with simulated groundwater flow. *Journal of Crustacean Biology*, 2011, 31.1: 50-58.
- STRAYER, D. L.; DUDGEON, D. Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, 2010, 29.1: 344-358.
- SUTTON, R. T.; HODSON, D. L. R. Atlantic Ocean forcing of North American and European summer climate. *Science*, 2005, 309.5731: 115-118.
- TAYLOR, C. A.; SCHUSTER, G. A.; COOPER, J. E.; DISTEFANO, R. J.; EVERSOLE, A. G.; HAMR, P.; HOBBS, H., H.; ROBISON, H., W.; SKELTON, C. E.; THOMA, R. F. A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness. *Fisheries*, 2007, 32.8: 372-389.
- THUILLER, W.; RICHARDSON, D. M.; MIDGLEY, G. F. Will climate change promote alien plant invasions? In: NETWIG, W. (Ed), *Biological invasions*, 2008, 197-211.
- UNDERWOOD, E. Models predict longer, deeper US droughts. *Science*, 2015, 347.6223: 707.
- VAN LANEN, H. A. J.; LAAHA, G.; KINGSTON, D. G.; GAUSTER, T.; IONITA, M.; VIDAL, J. P.; VLNAS, R.; TALLAKSEN, L. M.; STAHL, K.; HANNAFORD, J.; DELUS, C.; FENDEKOVA, M.; MEDIERO, L.; PRUDHOMME, C.; RETS, E.; ROMANOWICZ, R. J.; GAILEIZ, S.; WONG, W. K.; ADLER, M. J.; BLAUHUT, V.; CAILLOUET, L.; CHELCEA, S.; FROLOVA, N.; GUDMUNDSSON, L.; HANEL, M.; HASLINGER, K.; KREEVA, M.; OSUCH, M.; SAUQUET, E.; STAGGE, J. H.; VAN LOON, A. F. Hydrology needed to manage droughts: the 2015 European case. *Hydrological Processes*, 2016.
- WHITLEDGE, G. W.; RABENI, C. F. Energy sources and ecological role of crayfishes in an Ozark stream: insights from stable isotopes and gut analysis. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 1997, 54.11: 2555-2563.
- WILHITE, D. A.; GLANTZ, M. H. Understanding: the drought phenomenon: the role of definitions. *Water International*, 1985, 10.3: 111-120.
- WILLIAMS, D. D.; WILLIAMS, N. E.; HYNES, H. B. N. Observations on the life history and burrow construction of the crayfish *Cambarus fodiens* (Cottle) in a temporary stream in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 1974, 52.3: 365-370.

- WOODWARD, G.; PERKINS, D. M.; BROWN, L. E. Climate change and freshwater ecosystems: impacts across multiple levels of organization. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London B: Biological Sciences*, 2010, 365.1549: 2093-2106.
- WRONA, F. J.; PROWSE, T. D.; REIST, J. D.; HOBBIE, J. E.; LÉVESQUE, L. M. J.; VINCENT, W. F. Climate change effects on aquatic biota, ecosystem structure and function. *AMBIO: A Journal of the Human Environment*, 2006, 35.7: 359-369.

8. Přílohy



Příloha č. 1. Plastové nádoby s připraveným substrátem, ve kterých experiment probíhal.



Příloha č. 2. Písek a jíl použitý na přípravu substrátu.



Příloha č. 3. Ruční příprava substrátu.



Příloha č. 4. Nádoba připravená pro nasazením raka.



Příloha č. 5. Rak červený (*Procambarus clarkii*) po 7 dnech simulovaného sucha.



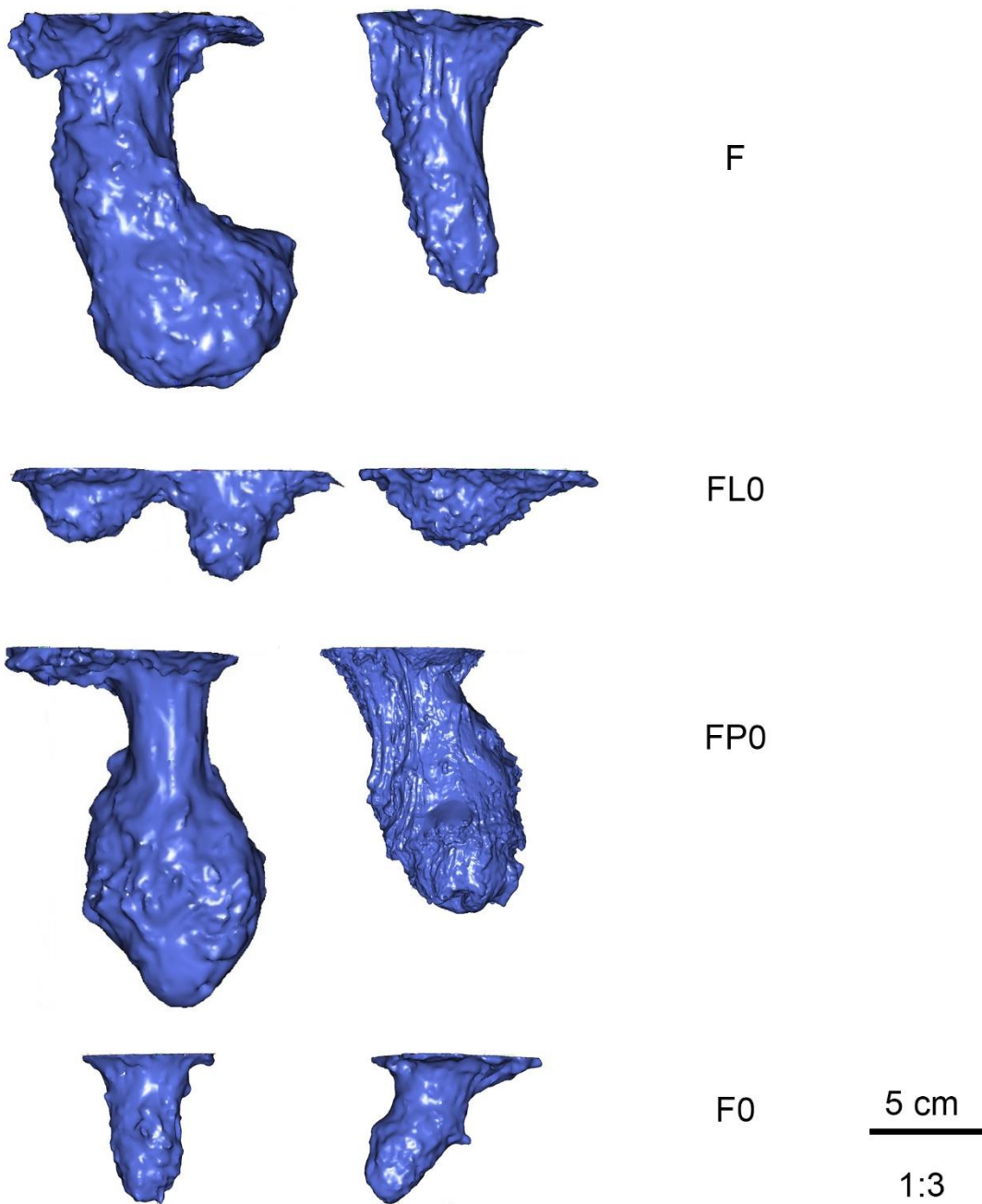
Příloha č. 6. Vyhotovení sádrových odlitků – tuhnutí sádry.



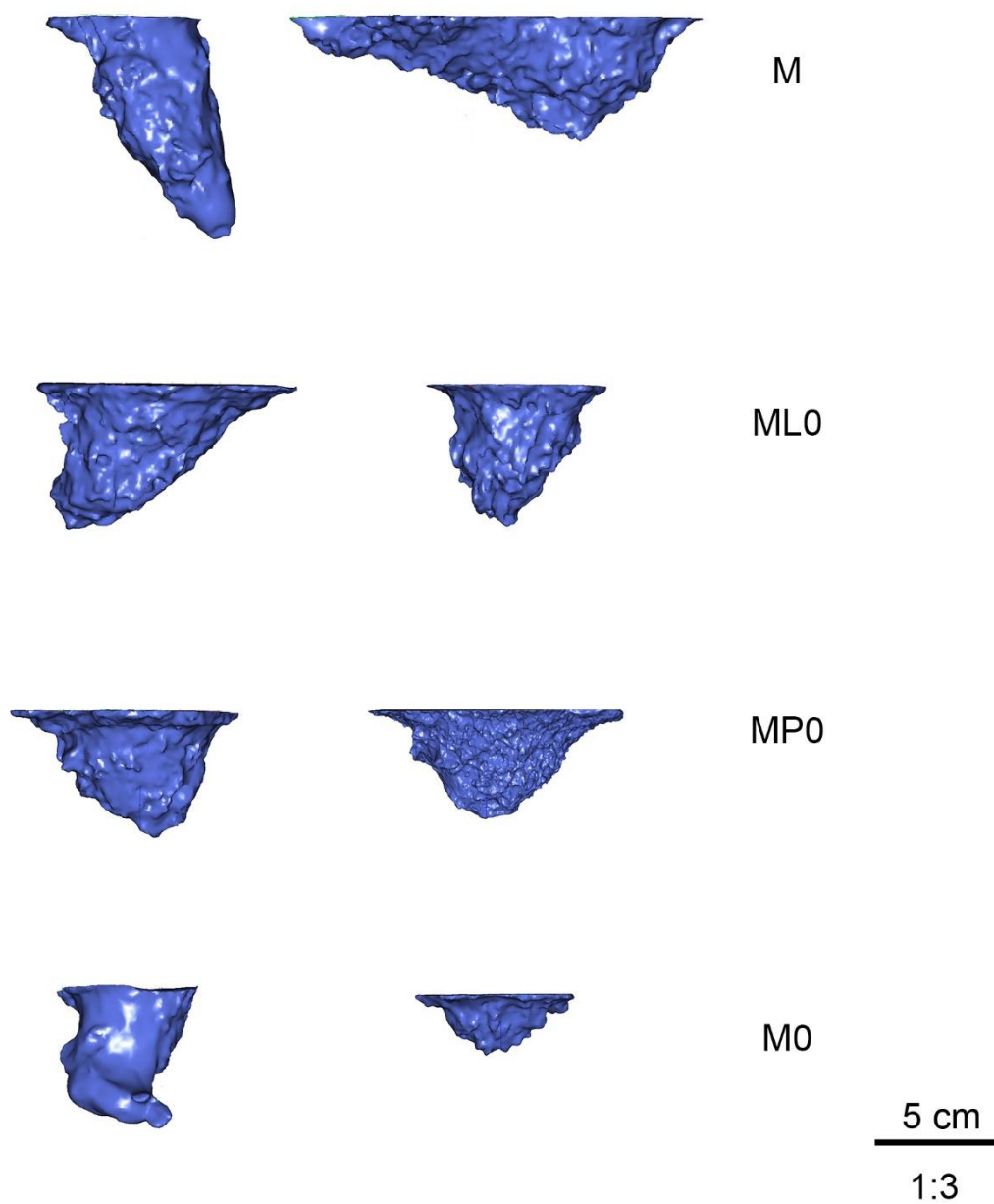
Příloha č. 7. Vyhotovené sádrové odlitky po vyjmutí.

Skupina	Max. hloubka (mm·mm ⁻¹)	Objem (mm ³ ·mm ⁻¹)
F	1,10±1,10	2009±2184
FLO	0,44±0,43	719±874
FP0	1,31±0,94	1773±1431
F0	0,48±0,68	347±458
Samice celkem	0,84±0,90	1226±1076
M	0,68±0,71	1166±1076
MLO	0,39±0,47	647±797
MP0	0,32±0,35	535±642
M0	0,17±0,35	240±542
Samci celkem	0,39±0,52	653±844
F+M	0,89±0,94	1588±1747
FLO+MLO	0,41±0,45	682±824
FP0+MP0	0,81±0,86	1154±1259
F0+M0	0,32±0,55	293±496

Příloha č. 8. Tabulka průměrných relativizovaných hodnot maximálních hloubek a celkového objemu nor pro jednotlivé skupiny raků (\pm SD).



Příloha č. 9. 3D modely nor samic raka červeného (*Procambarus clarkii*).



Příloha č. 10. 3D modely nor samců raka červeného (*Procambarus clarkii*).

9. Abstrakt

Původní druhy raků nejvíce ohrožuje interakce s nepůvodními, introdukovanými druhy. Jedním z faktorů, ve kterém nepůvodní druhy předčí ty původní je jejich schopnost odolávat extrémům prostředí. Těmi mohou být i periody dlouhodobého sucha, jejíž frekvence i intenzita se v současné době vlivem klimatické změny, ale i lidské činnosti, zvyšuje. Raci přecházejí období sucha nimo jiné tím, že norují. Rak červený (*Procambarus clarkii*) je typickým příkladem invazivního druhu raka ohrožujícího původní evropské druhy se schopností budovat si nory, která dalece přesahuje možnosti našich původních druhů. V této práci je zpracován literární přehled o raku červeném s důrazem na jeho schopnost budovat si nory. Dále byla experimentálně zhodnocena schopnost raka červeného budovat si nory v závislosti na jeho poškození ve smyslu ne/přítomnosti klepet u obou pohlaví během období simulovaného sucha. Při experimentu norovalo 65 % raků a 59 % z nich si udělalo pouze jednu noru. U samic bylo zjištěno větší zastoupení norujících jedinců a větší hloubka i objem nor, než u samců. Nepřítomnost jednoho klepeta neměla na schopnost budovat si nory téměř žádný vliv a i jedinci zcela bez klepet nebyli o tuto schopnost připraveni. Výsledky této práce poukazují na celkovou odolnost a nebezpečnost tohoto invazivního druhu a zároveň na význam lidské činnosti v oblasti managementu krajiny, jejíž důsledky jdou naproti probíhající klimatické změně.

10. Abstract

In Europe, interactions with non-indigenous crayfish species (NICS) pose a great threat to those indigenous crayfish species (ICS). Among the factors in which the NICS outcompete the ICS is also their ability to withstand extremes of the environment such as periods of drought. These periods are getting increasingly longer both due to climate change and human activity. Crayfish response how to withstand droughts is via burrowing. Red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) is a typical example of an invasive species that threatens European ICS and has superior ability to construct burrows. This paper contains a review on red swamp crayfish with emphasis on its ability to construct burrows. Also a laboratory experiment evaluating the effects of presence/absence of claws on the burrowing ability in this species had been performed. During the experiment, 65 % of the specimens used actively burrowed. 59 % of them tried to construct only one burrow. Females were more active and they constructed deeper and greater burrows than males. No significant differences were found between burrows constructed by intact crayfish and crayfish with one missing claw. Crayfish with no claws constructed smaller burrows, however they did not lose the burrowing abilities. This study contributes to overall image of red swamp crayfish as a highly resistant and dangerous species and suggests that efforts of conservation of ICS should also consider their burrowing abilities in the context of climate change and landscape management by humans.