

**Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích**

**Fakulta rybářství a ochrany vod**

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

**Diplomová práce**

**Porovnání raka mramorovaného a raka pruhovaného: přímá  
interakce a kompetice o zdroje**

**Autor:** Bc. Milan Man

**Vedoucí diplomové práce:** Ing. Antonín Kouba, Ph.D.

**Konzultant diplomové práce:** MSc. Shakhawate Hossain

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

**Forma studia:** Prezenční

**Ročník:** 2.

České Budějovice, 2019

Prohlašuji, že svoji diplomovou 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 diplomové práce, a to v nezkrácené podobě FROV JU. Zveřejnění probíhá elektronickou cestou ve veřejně přístupné části databáze STAG provozované Jihočeskou univerzitou v Českých Budějovicích na jejích internetových stránkách, a to se zachováním mého autorského práva k odevzdanému textu této kvalifikační práce. Souhlasím dále s tím, aby toutéž elektronickou cestou byly v souladu s uvedeným ustanovením zákona č. 111/1998 Sb. zveřejněny posudky školitele a oponentů práce i záznam o průběhu a výsledku obhajoby kvalifikační práce. Rovněž souhlasím s porovnáním textu mé kvalifikační práce s databází kvalifikačních prací Theses.cz provozovanou Národním registrem vysokoškolských kvalifikačních prací a systémem na odhalování plagiátů.

Datum:

Podpis:

.....

Milan Man

## Poděkování

V první řadě bych chtěl poděkovat vedoucímu diplomové práce Ing. Antonínu Koubovi, Ph.D. za jeho odborné vedení, poskytnuté rady, a hlavně velkou trpělivost při vypracování této diplomové práce. Dále bych chtěl poděkovat MSc. Wei Guovi a MSc. Shakhawate Hossainovi za poskytnuté informace. Také děkuji rodině, která mě vždy podporovala v těžkých chvílích a vytvořila mi tak vynikající podmínky pro studium.

## ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Milan MAN**  
Osobní číslo: **V17N005P**  
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**  
Studijní obor: **Rybářství a ochrana vod**  
Název tématu: **Porovnání raka mramorovaného a raka pruhovaného: přímá interakce a kompetice o zdroje**  
Zadávající 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 nyní co do počtu již dvakrát více než druhů původních. Nepůvodní raci mají často velice nepříznivé dopady nejen na raky původní, ale i nově osídlené ekosystémy. Nepůvodní druhy raků obvykle předčí své evropské protějšky 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. Přímé interakce a kompetice o zdroje (např. potravu a úkryty) jsou důležitými faktory do značné míry určujícími (ne)úspěšnost jednotlivých druhů. Jestliže je obecně vyšší dominance nepůvodních druhů raků poměrně dobře a dlouho známá, vztahy mezi jednotlivými nepůvodními druhy jsou významně méně studované. Přitom jejich rozšíření je stále významnější a je zjevné, že právě nepůvodní druhy raků budou evropským vodám dominovat. Prozatím však není zřejmé, který z těchto raků bude mít "navrch".

Cílem této práce diplomové práce bude vypracování literárního přehledu na téma mezidruhových interakcí u raků s důrazem na původní a nepůvodní druhy raků vyskytující se v Evropě. Experimentální část práce bude zaměřena na porovnání v Evropě široce rozšířeného raka pruhovaného *Faxonius limosus* a nově stále častěji se vyskytujícího raka mramorovaného *Procambarus virginialis*. Tyto druhy se ve volné přírodě setkávají stále častěji, porovnání jejich přímých interakcí a kompetice však nebylo doposud provedeno.

Práce bude podpořena projektem CENAKVA II.

Rozsah grafických prací: **dle potřeby (do 20 stran)**  
Rozsah pracovní zprávy: **50-70 stran**  
Forma zpracování diplomové práce: **tištěná**  
Seznam odborné literatury: **viz příloha**

Vedoucí diplomové práce: **Ing. Antonín Kouba, Ph.D.**  
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický  
Konzultant diplomové práce: **MSc. Shakhawate Hossain**  
Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický  
Datum zadání diplomové práce: **5. ledna 2018**  
Termín odevzdání diplomové práce: **3. května 2019**

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

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

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

V Českých Budějovicích dne 10. ledna 2018

## Příloha zadání diplomové práce

### Seznam odborné literatury:

- AHVENHARJU, T., RUOHONEN, K. (2007). Agonistic behaviour of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) in different social environments: Effect of size heterogeneity on growth and food intake. *Aquaculture*, 271: 307-318.
- GHERARDI, F., CIONI, A. (2004). Agonism and interference competition in freshwater decapods. *Behaviour*, 141: 1297-1324.
- GHERARDI, F., DANIELS, W. H. (2004). Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. *Canadian Journal of Zoology*, 82: 1923-1932.
- 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.
- HUDINA, S., HOCK, K., RADOVIĆ, A., KLOBUČAR, G., PETKOVIĆ, J., JELIĆ, M., MAGUIRE, I. (2016). Species-specific differences in dynamics of agonistic interactions may contribute to the competitive advantage of the invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) over the native narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 49: 147-157.
- JIMENEZ, S. A., FAULKES, Z., 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish Marmorokrebs compete with other crayfish species in fights? *Journal of Ethology*, 29: 115-120.
- KOUBA, A., PETRUSEK, A., KOZÁK, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 413: 5.
- LYNAS, J., STOREY, A. W., KNOTT, B. (2007). Aggressive interactions between three species of freshwater crayfish of the genus *Cherax* (Decapoda: Parastacidae). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 40: 105-116.
- VORBURGER, C., RIBI, G. (1999). Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshwater Biology*, 42: 11-119.

# Obsah

1. Úvod.....	8
2. Literární přehled.....	10
2.1. Biologické invaze.....	10
2.2. Nepůvodní druhy raků v Evropě.....	14
2.2.1. Rak pruhovaný .....	18
2.2.2. Rak mramorovaný.....	20
2.3. Problematika původních a nepůvodních druhů raků.....	22
2.3.1. Evropa .....	22
2.3.2. Severní Amerika.....	29
3. Materiál a metodika.....	38
3.1. Experimentální raci .....	38
3.2. Experimentální design.....	38
3.3. Analýza dat .....	40
4. Výsledky .....	41
5. Diskuze.....	45
6. Závěr .....	49
7. Seznam použité literatury.....	50
8. Abstrakt.....	69
9. Abstract.....	70

# 1. Úvod

Sladkovodní ekosystémy zauímají méně než 1 % povrchu Země, přesto v nich žije přibližně jedna desetina známých druhů a jedna třetina všech obratlovců. Zvláště biodiverzita sladkovodních ekosystémů je celosvětově ohrožena různými biotickými a abiotickými faktory (Strayer a Dudgeon, 2010). Raci obývají sladkovodní prostředí většiny kontinentů po mnoho miliónů let, pravděpodobně už od počátku druhohor (Holdich, 2002). Sladkovodní raci jsou velmi různorodá skupina korýšů, která v současné době čítá téměř 700 druhů, přičemž každý rok je popsáno několik nových zástupců (Crandall a De Grave, 2017). Jejich původní distribuce je celosvětová s výjimkou kontinentální Afriky a Antarktidy (Hobbs, 1988). Raci většinou obývají tekoucí i stojaté vodní útvary (Hobbs a kol., 1977), a někteří hloubí nory i v suchozemských stanovištích, uvnitř kterých se rozmnožují, přezimují nebo se vyhýbají vysychání (Welch a Eversole, 2006; Stoeckel a kol., 2011). Raci patří mezi největší a nejdéle žijící sladkovodní bezobratlé (Gherardi a Acquistapace, 2007), přičemž obývají širokou škálu stanovišť a svou biomasou často dominují mezi ostatními bentickými bezobratlými (Holdich, 2002). Vzhledem k jejich velikosti a hojnosti mohou být považováni za významné živočichy jak z hlediska vlivu, který mají na sladkovodní prostředí, tak i ze skutečnosti, že zastávají důležité role v potravních sítích. Tyto účinky mohou být ještě výraznější, pokud se jedná o druhy vysazené a etablované mimo jejich původní areál. V nově obývaném prostředí mohou mít např. jejich odlišné potravní návyky a rychlý růst nepříznivý dopad nejen na původní druhy raků (Holdich, 2002; Gherardi a Acquistapace, 2007; Ercoli a kol., 2015; Šidagytė a kol., 2017).

Biologické invaze, na nichž se někteří račí zástupci významnou měrou podílejí, se ukázaly být zvláště škodlivé pro fungování nově osídlených ekosystémů (Strayer, 2010; Catford a kol., 2012; Richman a kol., 2015). Pro evropské původní druhy raků, které jsou ve svém prostředí klíčovými druhy, jsou tyto invaze zvláště nebezpečné. Nespočetné množství populací těchto raků bylo ztraceno a v mnoha dalších populacích byl počet jedinců podstatně snížen kvůli přímým a nepřímým účinkům nepůvodních, nezřídka invazivních druhů raků. Kromě celé řady onemocnění, z nichž mezi nejznámější a zároveň nejnebezpečnější patří račí mor (Lodge a kol., 2000; Edgerton a kol., 2002), jsou považovány za důležitý mechanismus druhových změn také přímé agresivní interakce mezi jednotlivými druhy raků (Klopper a Strayer, 2004). Nepůvodní



druhy raků vyvíjejí silné konkurenční tlaky na původní druhy, což v evropském kontextu dokládají především práce zabývající se rakem pruhovaným *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817), rakem signálním *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) a rakem červeným *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Holdich a kol., 2009). Tyto druhy se vyskytují v Evropě již desítky let a jsou již rozšířeny na značné části kontinentu. Agresivnější nepůvodní druh raka může například vytlačit původní druh z úkrytu, a ten se stává zranitelným vůči útoku predátora. Rychlost růstu a dospívání jsou dalším klíčovým prvkem, který definuje úspěch jednotlivých druhů (Garvey, Stein a Thomas, 1994; Hill a Lodge, 1994; Söderbäck, 1994). Devastující účinky těchto nepůvodních druhů raků na původní byly dobře zdokumentovány a budoucnost původních protějšků je velmi nejistá (Holdich a kol., 2009; Kouba a kol., 2014). Nicméně další druhy nepůvodních raků se stále častěji vyskytují ve volných vodách Evropy a populace původních druhů raků se již pravděpodobně nikdy neobnoví. Proto je na místě ptát se, který, popřípadě které, druhy nepůvodních raků a za jakých podmínek budou v evropských vodách v budoucnu dominovat. Počet studií porovnávajících různé nepůvodní druhy raků mezi sebou je totiž prozatím nízký a doposud získané informace jsou tak velmi útržkovité (Chucholl a kol., 2008; James a kol., 2016; Fořt a kol., 2019).

Novým „horkým“ kandidátem na úspěšné rozšíření nejen v Evropě, je rak mramorovaný *Procambarus virginalis* Lyko, 2017. Jedná se o jediný známý druh raka (ale i desetinožce), který se rozmnožuje apomiktickou parthenogenezí (Martin a kol., 2010b). I jeden jediný uniklý či nezodpovědně vysazený jedinec může dát vzniknout nové populaci.

## 2. Literární přehled

### 2.1. Biologické invaze

Biologická invaze spočívá v získávání konkurenční výhody určitého druhu v důsledku vymizení přirozených překážek jeho šíření, což mu umožňuje rychle se šířit a obsadit nová stanoviště v nových ekosystémech, ve kterých se obvykle stává dominantním (Valery a kol., 2008). Blackburn a kol. (2011) uvádějí 4 hlavní fáze procesu invaze: transport, vlastní introdukci, založení populace a šíření. Každá etapa je charakterizována řadou překážek souvisejících s životním prostředím, reprodukcí a rozptylem. Toto je prezentováno jako tzv. „pravidlo deseti“, což znamená, že pouze deset procent přepravovaných druhů se objeví ve volné přírodě, deset procent z nich založí populaci a opět jen deset procent z nich se stane invazivními (Williamson a Brown, 1986). Jedná se samozřejmě o značně zjednodušený koncept, jenž se mezi jednotlivými taxony a ekosystémy liší (Jeschke a kol., 2012; Jeschke a Pyšek, 2018). Jedná se ale o snadno představitelný koncept, jenž lze pro prezentaci základního rámce problematiky užít. Stručně řečeno, z počátečního počtu druhů, které se pohybují mimo jejich přirozený areál, většina nepředstavuje pro ekosystém žádnou hrozbu (Williamson a Fitter, 1996; Zaiko a kol., 2014). Nedávné důkazy z genetických studií v kombinaci s historickými záznamy o introdukcích ukázaly, že většina biologických invazí je výsledkem vícenásobných introdukcí z většího množství zdrojů do více míst, na rozdíl od šíření přirozenými procesy (Wilson a kol., 2009). Neblahá role člověka je v tomto ohledu tedy bohužel neoddiskutovatelná. Biologický invazivní druh je druh rostlin, živočichů nebo mikroorganismů, který je zanášen na nové lokality neúmyslně nebo úmyslně člověkem, kolonizuje a šíří se do nových území v určité vzdálenosti od svého domovského území (Di Castri, 1990). Patří mezi ně viry, houby, řasy, mechy, kapradiny, vyšší rostliny, bezobratlí, ryby, obojživelníci, plazi, ptáci a savci (Kaur a kol., 2014). Často se tyto druhy šíří z jedné biogeografické oblasti do druhé. Invazivní druhy mají rozmanité soubory ekologických, fyziologických, genetických a morfologických vlastností, které je činí vhodnými pro kolonizaci a kompetici. Invazivní druh není v žádném případě synonymem kosmopolitních druhů. Většina invazivních druhů není kosmopolitní a několik kosmopolitních druhů nevykazuje invazivní chování (Di Castri, 1990). Invazivní druhy organismů mají devastující důsledky pro nově

osídlené ekosystémy (Hill a Lodge, 1999; Sala a kol. 2000; Richman a kol., 2015). Z hlediska jejich škodlivých dopadů a obtíží při jejich likvidaci jsou zvláště významné studie na problematiku etablování populací, rozšiřování jejich nepůvodního areálu a působení na nově osidlované ekosystémy (Sala a kol., 2000). Invazivní druhy jsou jedním z nejdůležitějších problémů v ekologii, jelikož hrají významnou roli v téměř 40 % vyhynutí druhů v globálním měřítku, což vede k nízké biodiverzitě v ekosystémech (Abramovitz, 1996). Tyto dopady se mohou lišit podle druhu a regionu v závislosti na abiotických a biotických faktorech (Hulme a kol., 2006; Kestrup a Ricciardi, 2009). Například u endemického druhu žijícího v jeskyních může dojít k zániku vlivem invazivního druhu téměř bez povšimnutí (Mazza a kol., 2014). Mezi invazivní druhy, které budou mít největší dopady, patří ty, které přímo modifikují ekosystémy a mají tak kaskádový efekt na ostatní, především původní biotu. Nepůvodní druhy mohou ovlivnit ekosystémy tím, že mění toky na úrovni systému, mají vliv na dostupnost nebo kvalitu živin a jejich nároky na potravu a fyzické zdroje (např. životní prostor, voda, teplo nebo světlo) se odlišují od druhů původních (Crooks, 2002). Nepůvodní druhy mohou také na sebe vzájemně působit a usnadňovat si navzájem založení populace a/nebo další existenci, což vede k urychlení dopadů na osídlené ekosystémy (Simberloff a Von Holle, 1999).

Lidé po staletí obchodovali a přepravovali živočišné a rostlinné druhy. Mezi největší milníky nárůstu těchto aktivit řadíme období konce středověku, spojené s evropským znovuobjevením Ameriky, globálním průzkumem, zrozením kolonialismu a začátkem radikálních změn v zemědělství, obchodu a průmyslu. K druhému nárůstu přepravy a obchodu došlo s příchodem průmyslové revoluce, kdy se obchod vylepšil výstavbou vodních cest, dálnic a železnic (Hulme, 2009). V posledních desetiletích se výskyt a rychlá expanze nepůvodních druhů napříč různými systémy a taxony velmi zrychlily (Seebens a kol., 2017). V případě vodních systémů lze tento trend vysvětlit zvyšující se intenzitou lodní dopravy v důsledku globalizace mezinárodního obchodu, zvyšováním rekreačních aktivit a úpravou přírodních vodních systémů, která je spojena s degradací původní bioty a stanovišť (Cohen a Carlton, 1998; Everett, 2000). Vodní systémy jsou obvykle ze své podstaty propojeným kontinuem, tudíž eliminace invazivních druhů je velmi složitá (ne-li nemožná), přičemž na invazivní chování druhu se nezdá příjde až ve chvíli, kdy je zcela zjevný. Jeho nástup je však mnohdy vodou skryt a pozdější snahy o nápravu situace jsou téměř vždy odsouzeny k nezdaru (Zaiko a

kol., 2014). Navíc stále více invazivních druhů soupeří s již zavedenými, funkčně podobnými invazivními druhy (Kuhlmann a Hazelton, 2007; Lieb a kol., 2011).

Celkový počet nepůvodních druhů v Evropě se mezi lety 1970 a 2007 zvýšil o 76 % (Butchart a kol., 2010). Většina invazivních druhů v Evropě je suchozemská, s menší frakcí v mořském a sladkovodním prostředí (Vilà a kol., 2009). Ačkoli je vodních invazivních druhů méně než suchozemských, způsobují velké škody zejména ve sladkovodních ekosystémech (Ricciardi a Rasmussen, 1999; Sala a kol., 2000). Podle Olenina a kol. (2010) může být šíření nepůvodního druhu ve vodních ekosystémech rozděleno na primární zavlečení – zavlečení do nové oblasti přímo z jeho původního areálu a sekundární šíření – následné rozšíření z kolonizovaného území. Nicméně ne všechny zavlečené nepůvodní druhy se stávají invazivními. Sladkovodní ekosystémy zažívají pokles biologické rozmanitosti mnohem větší, než je pozorováno v nejvíce postižených suchozemských ekosystémech (Ricciardi a Rasmussen, 1999). Nejméně 20 % všech sladkovodních druhů je vyhynulých nebo jim hrozí vyhynutí (Abramovitz, 1996). Tato situace je způsobena ztrátou nebo úpravou stanovišť, znečištěním vody, suchem a povodněmi, nadměrným lovem a invazí nepůvodních druhů (Reynolds, 1998; Souty-Grosset a kol., 2006; Strayer, 2010). Kombinace a interakce těchto vlivů vedou celosvětově k poklesu populací a snížení biodiverzity ve sladkovodních ekosystémech, a to nejen v případě raků (Dudgeon a kol., 2006).

Rostoucí zájem vládních institucí o nepůvodní invazivní druhy není jen kvůli ekologickým dopadům, ale také z ekonomických důvodů, jako jsou vysoké náklady na jejich řízení a kontrolu. Proto bylo nutné zavést a prosazovat legislativní opatření k zmapování a prevenci výskytu invazivních druhů při současném řízení rizik. Strategický plán EU pro biodiverzitu na období 2011–2020 klade důraz na nepůvodní invazivní druhy, což je podporováno Evropskou komisí a zúčastněnými členskými státy při zavádění opatření pro prevenci, monitorování, eradikaci a řízení rizik invazivních rostlin a zvířat. Zatímco všechna opatření jsou v globalizovaném světě stejně důležitá, prevence invazí byla uznána jako nákladově nejefektivnější a environmentálně žádoucí opatření (European Commission, 2014). Zejména nedávné nařízení EU č. 1143/2014 o nepůvodních invazivních druzích je prvním nařízením EU, které je zcela věnováno nepůvodním invazivním druhům a souvisejícímu řízení rizik. Nařízení zdůrazňuje důležitost přispění „odpovídajícími znalostmi k řešení problémů vyvolaných

invazivními druhy“ a mimo jiné k provádění posouzení rizik (posouzení možných transportních cest, vlastní introdukce, uchycení a šíření invazivních druhů v příslušných biogeografických regionech). Zabývat se tímto problémem je to hlavní, aby se zabránilo ztrátě biodiverzity a ekonomickým dopadům (Pimentel a kol., 2001; Kettunen a kol., 2009). Ekonomická škoda způsobená invazivními druhy v Evropě (včetně nákladů na regulační opatření) činí více než 12 miliard euro ročně (Kettunen a kol. 2009). V Evropě je většina výdajů plynoucích z invazivních druhů způsobena náklady na řízení rizik, včetně eradikačních, regulačních a environmentálních vzdělávacích programů zaměřených na určité přírodní oblasti (Vilà a kol. 2009).

Invazím nepůvodních druhů lze předcházet, ale úmyslné a neúmyslné introdukce mohou vyžadovat zcela odlišné reakce. Pokud už má k nějakému úmyslnému introdukčnímu záměru vůbec dojít, je nejprve nezbytné posouzení dopadů, zatímco neúmyslné invaze vyžadují účinné monitorování. Není překvapením, že mnoho zemí vynaložilo značné prostředky na zabránění importu lidských patogenů a různých druhů škůdců v zemědělství a lesnictví, což je základní minimum jakéhokoli programu invazivních druhů (McNeely, 2001). Možnostmi řízení rizik populací invazivních druhů jsou eradikace, regulace a omezení vlivu. Fakticky proveditelné a ekonomicky nejvýhodnější jsou podniknuté kroky na počátcích invaze, kdy mají populace nízkou hustotu nebo jsou stále omezeny na malou plochu. Zatímco eradikace zahrnuje odstranění celé populace z určité oblasti, regulace má za cíl vést k dlouhodobému snížení velikosti populace invazivních druhů směrem k přijatelné úrovni, zatímco omezování vlivu zahrnuje omezení rozsahu populace invazivních druhů a mělo by omezit šíření z napadené oblasti. Pokud se žádná z těchto možností nepodaří aplikovat, je důležité zvládat alespoň zmírnění škodlivých dopadů způsobených invazí (Genovesi a Shine, 2004; Essl a kol., 2011). V počátečních stádiích invaze, kdy jsou populace invazivních druhů malé a lokalizované, by měla být dána přednost eradikaci před jinými opatřeními. Náklady na řízení rizik se později exponenciálně zvyšují (Williams a kol., 2010). V evropských zemích se zdá, že eradikace je zvažována jen příležitostně, s mnoha limity bránícími její širší aplikaci, jako možnosti řízení v regionu. Genovesi (2005) uvádí seznam celkem 37 programů eradikace zaznamenaných pro Evropu s téměř 90 % eradikací prováděných na ostrovech. Existují pouze vzácné nedávné pokusy o eradikaci rostlin, nepůvodních bezobratlých nebo mořských živočichů. Nepřiměřená právní úprava (několik invazivních druhů je chráněno národními zákony v některých

zemích EU), nedostatek prostředků, nedostatek zájmu a veřejné podpory, či dokonce veřejná opozice jsou jen některé z důvodů, proč některé minulé invaze nebyly zastaveny včas (Genovesi, 2005). Dnes existuje široká škála dostupných technik pro odstranění cílových organismů: pasti, chemické spreje, návnady, odstranění hostitele atd., jejichž úspěšnost je různorodá. Tudíž existuje naléhavá potřeba vývoje a přijetí inovativních regulačních technik, zejména pro vodní prostředí (Caffrey a kol., 2014). Vysoký význam má také prioritizace nejproblematictějších druhů, jelikož finanční prostředky i kapacita na řízení všech takových druhů jsou nepoměrně limitované (Kumschick a kol., 2012).

## 2.2. Nepůvodní druhy raků v Evropě

Ve srovnání s ostatními původními druhy raků v Evropě se nepůvodní zástupci ukázali jako mnohem úspěšnější v zakládání populací (Holdich a kol., 2009). V podstatě můžeme obecně mluvit o pěti hlavních důvodech, proč k tak masivnímu šíření nepůvodních raků došlo. Za prvé se jednalo o záměrné vysazování původních druhů raků mimo jejich původní areál (v Evropě především rak bahenní *Pontastacus leptodactylus* (Eschscholtz, 1823)). Dále se jednalo o reintrodukce v oblastech, kde byly původní druhy již na pokraji vyhynutí, přičemž noví raci byli nejčastěji dováženi z jiné části téhož kontinentu. Třetím typem byl dovoz raků z jiných kontinentů (např. ze Severní Ameriky do Evropy) buď jako podpora společenstva původních druhů raků, které bylo zdecimováno račím morem, anebo pro využití v akvakultuře (Holdich a kol., 1999). Bohužel až po vysazení řady druhů se zjistilo, že právě tito severoameričtí raci jsou přenašeči račího moru (Holdich a kol., 2009). Čtvrtým typem byly úniky z různých chovných zařízení – například se jednalo o úniky způsobené povodněmi, nevhodnou technologií chovu nebo nekompetentností obsluhy (Patoka a kol., 2018b). Poslední typ představují jedinci, kteří byli vypuštěni do volné přírody akvaristy (Holdich a kol., 1999; Faulkes, 2015).

Raci byli zajímaví pro lidi v celé historii, a to jako potravinový zdroj pro komerční lov (Gherardi, 2011) a nástraha pro dravé ryby (Reynolds, 2011). Jelikož raci představují jeden z významných článků trofických řetězců ve sladkovodních ekosystémech (Lipták a kol., 2019), přináší invaze nepůvodních druhů raků a s tím často spojené vymírání populací původních druhů většinou velké změny v jejich

fungování (Ercoli a kol., 2015). Stále více případů mizení celých populací původních evropských druhů raků a jejich nahrazování nepůvodními invazivními druhy nás nutí přemýšlet o příčinách tohoto stavu. Tyto případy poukazují na mnohem lepší biologickou vybavenost většiny nepůvodních druhů raků (viz Tab. 2). Schopnost šíření raků závisí jednak na druhu raka, klimatických podmínkách, ale také na fyzikálních a chemických parametrech prostředí. Směr a rychlost dalšího šíření se dá často jen těžko odhadovat (Kozák a kol., 2015). Nepůvodní raci jsou navíc schopni upravit své chování v reakci na původní druhy raků a společenstva nově osídlených vodních útvarů (Pintor a kol., 2008, Hanshew a Garcia, 2012). Proto jsou nepůvodní raci často používáni jako modelové organismy ve výzkumu biologických invazí, a jsou také často používáni v behaviorálních studiích (Gherardi a kol., 2012, Lodge a kol., 2012). Invaze druhů již značně změnilly vodní společenstva a celosvětově stále expandují (Gallardo a kol. 2016, Seebens a kol. 2017). V Evropě se již vyskytuje 12 nepůvodních druhů raků (viz Tab. 1), z nichž dva pocházejí z Austrálie a ostatní ze Severní Ameriky (Kouba a kol., 2014; Weiperth a kol., 2017).

Tab. 1: Seznam nepůvodních druhů raků etablovaných v Evropě (Kouba a kol., 2014; Weiperth a kol., 2017)

Český název	Latinský název	Český název	Latinský název
Rak červenoklepetý	<i>Cherax quadricarinatus</i> (von Martens, 1868)	Rak mladistvý	<i>Faxonius juvenilis</i> (Hagen, 1870)
Rak červený	<i>Procambarus clarkii</i> (Girard, 1852)	Rak mramorovaný	<i>Procambarus virginalis</i> Lyko, 2017
Rak floridský	<i>Procambarus alleni</i> (Faxon, 1884)	Rak ničivý	<i>Cherax destructor</i> Clark, 1936
Rak kalikový	<i>Faxonius immunis</i> (Hagen, 1870)	Rak pruhovaný	<i>Faxonius limosus</i> (Rafinesque, 1817)
Rak klínový	<i>Procambarus acutus</i> (Girard, 1852)	Rak signální	<i>Pacifastacus leniusculus</i> (Dana, 1852)
Rak mexický	<i>Cambarellus patzcuarensis</i> Villalobos, 1943	Rak statný	<i>Faxonius virilis</i> (Hagen, 1870)

V závislosti na životní strategii se můžeme u organismů (především živočichů) principiálně setkat s dvěma modely reprodukce a růstu (tzv. r/K teorie výběru). Nepůvodní druhy v Evropě zpravidla řadíme k tzv. r-stratégům s rychlým růstem a

pohlavním dospíváním, vysokou plodností, ale ve většině případů kratší délkou života. Do této skupiny často patří raci z čeledi Cambaridae (např. rak pruhovaný, rak mramorovaný a rak červený). Druhou skupinou jsou tzv. K-stratégové s obvykle pomalejším růstem, mezi které řadíme naše původní druhy – raka říčního *Astacus astacus* (Linnaeus, 1758) a raka kamenáče *Austropotamobius torrentium* (von Paula Schrank, 1803) (Füreder a Pöckl, 2007; Kozák a kol., 2015). Nepůvodní druhy tudíž dosahují dříve pohlavní dospělosti, mají vyšší plodnost a kratší dobu inkubace (Abrahamsson, 1971). Samice raka pruhovaného a raka mramorovaného jsou navíc schopny nepohlavního rozmnožování (Scholtz a kol., 2003; Buřič a kol., 2011). Podle Reynoldse a kol. (2013) mohou ve vodách, které nejsou příliš zatíženy znečištěním, dominovat K-stratégové, zatímco r-stratégové mají vyšší toleranci k znečištění vody, a mohou tak dominovat ve vodách s nižší kvalitou.

Nepůvodní druhy raků vykazují v porovnání s těmi původními také mnohem větší aktivitu ve dne i v noci (Kozák a kol., 2015) a jsou značně agresivnější (Hale a kol., 2016), což jim dává výhodu jak v kompetici o potravní zdroje, tak o úkryty (Garvey a kol., 1994). Původní populace mohou být vytlačeny na méně bezpečná místa, kde jim hrozí větší nebezpečí ze strany predátorů (Mather a Stein, 1993; Garvey a kol., 1994), přičemž boje o úkryty mohou být dokonce podstatně intenzivnější a déletrvající, než ty o potravní zdroje (Bergman a Moore, 2003). Invazivní raci jsou většinou také značně odolní vůči extrémním výkyvům teplot, nedostatku rozpuštěného kyslíku i salinitě vody (Reynolds a kol., 2013). Guan a Wiles (1997) při výzkumu ekologického vlivu nepůvodních raků signálních na malé bentické ryby zjistili, že raci jsou schopni těmto rybám potravně konkurovat, vytlačovat je z úkrytů, a dokonce je i požírat. Nepožírají je však celé najednou, ale pomocí klepet a kusadel si je nejdříve roztrhají na malé kousky.

Dalším aspektem úspěchu invazivních raků je račí mor, který je způsobován oomycetem *Aphanomyces astaci* Schikora původem ze Severní Ameriky (Gherardi, 2006). Jen severoamerické druhy raků jsou proti němu obvykle odolní a fungují jako jeho přenašeči, což je jejich obrovská výhoda oproti ostatním druhům raků (Unestam, 1969; Cerenius a kol., 2003). K úhynům severoamerických raků na račí mor může většinou docházet jen při oslabení jejich imunitního systému jinou nemocí, během období svlékání krunýře nebo za nepříznivých podmínek životního prostředí (Cerenius a kol., 2003). Pro raky nepocházející ze Severní Ameriky je toto onemocnění obvykle



devastující, přesto jsou popisovány některé populace různých druhů raků, jenž zdá se dokáží s račím morem dlouhodobě koexistovat (Svoboda a kol., 2017). Jedná se o nejničivější onemocnění raků, které figuruje dokonce i na seznamu 100 nejhorších invazivních organismů světa. Račí mor můžeme tedy označit za jeden z hlavních důvodů snižování počtu populací původních druhů v Evropě a jejich nahrazování druhy severoamerickými (Lowe a kol., 2004). Raci byli poměrně dlouhou dobu považováni za výhradní hostitele tohoto onemocnění. Zdá se však, že nakaženy mohou být i nepříbuzné druhy minimálně některých sladkovodních krevet a krabů (Svoboda a kol., 2014a,b; Putra a kol., 2018). Krabi pak jsou potvrzenými chronickými přenašeči onemocnění se schopností přenosu parazita zpět na raky (Schrimpf a kol., 2014).

K šíření raků také významně přispívá lidský faktor, jenž je hlavním důvodem, proč příčné překážky v tocích (např. jezy a přehrady) nejsou dostatečné pro zamezení jejich expanze (Beran a Petrusek, 2006). Lidská činnost představuje pravděpodobně vůbec největší nebezpečí pro původní druhy raků. Stála už za prvotním zavlečením severoamerických druhů raků, potažmo račího moru do Evropy, s cílem raky cíleně chovat (rak červený) či lovit (jako náhrada původních populací zdevastovaných račím morem – rak signální a rak pruhovaný). I rozšíření raka mramorovaného v Evropě je důsledkem činnosti člověka. Tento rak se dostal do volné přírody vypuštěním nebo útekem od akvaristů (Marten a kol., 2004). V řadě případů dochází k přenášení raků neinformovanými lidmi na nová vzdálená stanoviště, kam by se raci přirozenou cestou jen s obtížemi dostávali (Beran a Petrusek, 2006). Nemusí se jednat jen o nepůvodní druhy, ale i o druhy původní (např. v rámci neodborných „záchranných“ transferů, které však mohou být račím morem už nakaženi a jejich přenesením dochází k rozšíření onemocnění na novou lokalitu a potencionálnímu úhynu dalších, do té doby nenakažených raků (Kozák a kol., 2015). Dalším negativním vlivem, kterým člověk škodí nejen rakům, je znečišťování tekoucích a stojatých vod, úpravy toků a s tím spojená degradace přirozených biotopů. V tomto ohledu mají opět navrch severoameričtí raci, jelikož jsou ve většině případů mnohem tolerantnější vůči těmto aspektům (Kozák a kol., 2009, 2015).

Vzhledem k rychlému životnímu cyklu, vysoké produkci potomstva, vysoké agresivitě a schopnosti se přizpůsobit nepříznivým podmínkám představují invazivní raci velké nebezpečí pro volné vody Evropy (Kozák a kol., 2009). Bohužel se zdá

nepravděpodobné, že by trend nacházení nových etablovaných populací, a dokonce dalších druhů měl být u konce (Weiperth a kol., 2017, 2019; Deidun a kol., 2018). Další rozšíření již existujících populací v již kolonizovaných oblastech se rovněž zdá nevyhnutelné (Kouba a kol., 2014).

Tab. 2: Porovnání hlavních parametrů vybraných původních (P) a nepůvodních (N) druhů raků s výskytem v Evropě

Druh	Plodnost (vajíček)	Pohlavní dospělost (rok)	Odolnost proti račimu moru	Agresivita, aktivita	Doba inkubace (měsíc)	Reference
Rak bahenní (P)	200 – 400	3 – 5	Náchylný	Nízká	7 – 8	Holdich a kol. 2006, Pöckl a kol. 2006
Rak bělonohý (P)	50 – 200	3 – 4	Náchylný	Nízká	7 – 8	Brewis a Bowler 1985, Woodlock a Reynolds 1988, Reynolds a kol. 1992, Reynolds 1998, Grandjean a kol. 2000, Holdich a kol. 2006
Rak kamenáč (P)	50 – 100	3 – 5	Náchylný	Nízká	7 – 8	Holdich a kol. 2006, Pöckl a kol. 2006
Rak říční (P)	40 – 280	3 – 5	Náchylný	Nízká	7 – 8	Skurdal a Taugbøl 2002, Stucki 2002, Holdich a kol. 2006
Rak silnoklepý (P)	70 – 240	3	Náchylný	Nízká	4 – 5	Cherkashina 1999, Holdich a kol. 2006
Rak červený (N)	200 – 700	<1	Odolný	Vysoká	0,75	Oluoch 1990, Huner a Barr 1991, Huner 2002, Holdich a kol. 2006, Pöckl a kol. 2006, McClain a Romaire 2007
Rak mramorovaný (N)	50 – 700	<1	Odolný	Vysoká	0,75	Seitz a kol. 2005, Holdich a kol. 2006, Lipták a kol. 2016
Rak pruhovaný (N)	100 – 500	1 – 2	Odolný	Vysoká	1 – 2	Henttonen a Huner 1999, Hamr 2002, Stucki 2002, Holdich a kol. 2006, Kozák a kol. 2006, Pöckl a kol. 2006
Rak signální (N)	200 – 500	2 – 3	Odolný	Vysoká	7 – 8	Holdich a kol. 2006, Pöckl a kol. 2006

### 2.2.1. Rak pruhovaný

Rak pruhovaný je prvním v Evropě nepůvodním druhem raka, jenž byl v této diplomové práci porovnáván s rakem mramorovaným. Rak pruhovaný, patřící do čeledi Cambaridae, byl do Evropy zavlečen v roce 1890, jako náhrada za původní druhy,

jejichž populace byly devastovány račím morem. Přibližně sto jedinců pocházejících pravděpodobně z oblasti řeky Delaware v Pensylvánii bylo introdukováno do rybníka v dnešním západním Polsku (Henttonen a Huner, 1999; Filipová a kol., 2011). Zásluhou přirozeného šíření a záměrného vysazování byl rozšířen ve Francii, Německu a Polsku. Dnes se jedná o jeden z nejhojnějších račích druhů v Evropě (Souty-Grosset a kol., 2006). Do České republiky se rak pruhovaný dostal přirozenou migrací proti proudu řeky Labe z Německa (Štambergová a kol., 2009). Výskyt tohoto druhu byl nedávno hlášen již z 24 evropských zemí (Kouba a kol., 2014; Trichkova a kol., 2015; Govedič, 2017), přičemž počet známých populací v již osídlených regionech neustále roste. Tento nárůst je způsoben jednak šířením druhu, ale také častějšími a detailnějšími astakologickými průzkumy (Kouba a kol., 2014). Poměrně rychlé šíření bylo zaznamenáno po proudu řeky Dunaj, prostřednictvím níž se raci pruhovaní dostali do Rumunska (Parvulescu a kol., 2009) a Bulharska (Trichkova a kol., 2015). V nejbližší době lze očekávat jejich výskyt i na Ukrajině (Kouba a kol., 2014). Významný nárůst populací těchto raků a související ztráty původních druhů raků byly hlášeny v Bělorusku (Aklehnovich a kol., 2013), Litvě (Arbačiauskas a kol., 2011), Lotyšsku (Briede, 2011), Německu, Maďarsku (Ferincz a kol., 2014) a také Itálii (Aquiloni a kol., 2010). Dále se očekává další šíření v povodí řeky Visly (Kouba a kol., 2014). Jedinci raka pruhovaného jsou schopni urazit i více než 100 m za jeden den (Buřič a kol., 2009).

Samice raka pruhovaného jsou vedle pohlavního rozmnožování schopné rozmnožovat se i nepohlavně. K fakultativní partenogenezi ovšem dochází patrně pouze tehdy, když jsou samci fyzicky nedostupní. Pohlavní rozmnožování je pro samice výhodnější, jelikož při něm dosahují vyšší plodnosti. Záleží však i na aktuálních podmínkách prostředí, především na světelném a teplotním režimu, které odpovídají období páření (Buřič a kol., 2011, 2013). Páří se ve dvou obdobích, na podzim a na jaře. Ke kladení dochází až po jarním páření nejčastěji v dubnu. K páření sice může docházet i v průběhu zimy, celková aktivita raků je však v tomto období výrazně utlumena (Kozák a kol., 2006). Doba inkubace je tedy oproti původním druhům zkrácena o celé zimní období, což představuje jednu z mnoha konkurenčních výhod, jelikož dochází k menším ztrátám na inkubovaných vajíčkách (Kozák a kol., 2009). Podle velikosti samice se plodnost pohybuje mezi 100 – 500 vajíčky, k líhnutí dochází v červnu až červenci (Kozák a kol., 2006). Růst raka pruhovaného je velice rychlý, přičemž již na konci

první vegetační sezóny může dosáhnout pohlavní dospělosti. Může se dožít i více než čtyř let (Kozák a kol., 2009). Byl potvrzen jako druh, který je přenašečem račího moru, ale zároveň je proti němu velmi odolný (Kozubíková a kol., 2011). V porovnání s původními druhy raků lépe snáší nízké koncentrace kyslíku ve vodě i její znečištění (Štambergová a kol., 2009). Vysoká schopnost kolonizace nových lokalit a rychlé šíření jsou pro tohoto raka charakteristické (Kozák a kol., 2009). Na některých lokalitách je můžeme najít společně s původními druhy raků, ale většinou je v důsledku větší aktivity, agresivity a možnosti přenosu račího moru dříve nebo později vytlačí (Štambergová a kol., 2009).

### **2.2.2. Rak mramorovaný**

Rak mramorovaný byl před pozorováním první volně žijící populace v Evropě znám pouze z akvárií, kde se velmi rychle a ochotně rozmnožoval (Souty-Grosset a kol., 2006). Na základě morfologických znaků a molekulárních markerů se jeví jako jeho nejbližší příbuzný rak klamavý *Procambarus fallax* (Hagen, 1870), což je původní druh v amerických státech Florida a Georgia. Dnes je rak mramorovaný již považován za samostatný druh (Lyko, 2017), jeho původní areál však stále není znám (Martin a kol., 2010a). Tento druh se od poloviny 90. let rozšířil do německých a rakouských akvaristik a rychle se stal mezi chovateli velmi rozšířeným druhem (Lukhaup, 2001). Vedle atraktivního mramorovaného zbarvení a nenáročnosti na životní podmínky se stal oblíbeným domácím mazlíčkem i díky svému unikátnímu způsobu rozmnožování (Martin a kol., 2007).

Reprodukční režim raků mramorovaných, později identifikovaných jako apomiktická partenogeneze, umožňuje samotné samici založit životaschopnou populaci (Martin a kol., 2007). Podle Gutekunst a kol. (2018) je celosvětová populace raků mramorovaných geneticky identická. Samci se u tohoto druhu vůbec nevyskytují. Pohlavní dospělosti dosahují již během 141 – 255 dne života (Seitz a kol. 2005). Podle Liptáka a kol. (2016) může k prvnímu páření docházet již v 6 měsíci života a k prvnímu kladení ve stáří 25 až 35 týdnů (Holdich a kol., 2006), přičemž při příznivých podmínkách se rozmnožují během celého roku v intervalech zhruba 8 – 9 týdnů. Důležitá je také inkubační doba, která je u tohoto druhu při pokojové teplotě ca 3 týdny (Holdich a kol., 2006). Plodnost může dosahovat 300 až 700 vajíček (Seitz a kol., 2005; Lipták a kol., 2016). Průměrně se dožívají 2-3 let, ale existují i případy, kdy se jedinci

dožili 4 let (Vogt, 2010). Jedná se o vysoce tolerantní a přizpůsobivý račí druh. Mnoho týdnů až měsíců je schopen snášet teploty pod 8 °C a nad 30 °C (Seitz a kol., 2005; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2009). I když při těchto teplotách dochází k nárůstu mortality a reprodukce neprobíhá, dokáží někteří jedinci dokonce přežít zimní období v zamrzajících nádržích (Kaldre a kol., 2012). Veselý a kol. (2015) pozorovali úspěšné přezimování i při teplotě 2,5 °C po dobu tří měsíců.

Jeho rychlý růst, vysoká plodnost, časté páření, krátká embryogeneze a brzké pohlavní dospívání často vedou k rychlému přeplnění akvárií při chovu (Štambergová a kol., 2009). Nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 1143/2014 o prevenci a regulaci zavlékání či vysazování a šíření invazních nepůvodních druhů, které vstoupilo v platnost 1.1. 2015, sice mělo zamezit obchodům a manipulaci nejen s tímto druhem, avšak zatím se zdá jako nedostatečné. Tato zvířata jsou stále běžně dostupná minimálně na internetu a mezi chovateli. Chovatelé navíc často neznají důvody, proč je vlastnictví některých druhů zakázáno a nejsou si vědomi rizik a důsledků biologických invazí. Chovatelé také mohou mít tendenci vypouštět zakázaná zvířata do přirozeného prostředí, aby se vyhnuli možným postihům (Patoka a kol., 2018a).

První rak mramorovaný v Evropě byl chycen ve volné přírodě v Německu v roce 2003 (Marten a kol., 2004). Několik jedinců bylo nalezeno po čištění kanálu v Nizozemsku v roce 2004 (Soes a van Eekelen, 2006) a jediný exemplář raka mramorovaného byl hlášen v dobře etablované populaci raků červených v pomalu tekoucím kanálu v Toskánsku, v centrální Itálii (Marzano a kol., 2009). Rak mramorovaný se dostal dokonce i na Madagaskar (Jones a kol., 2009; Kawai a kol., 2009). Další nálezy izolovaných jedinců byly mezitím hlášeny z Německa. Situace se výrazně změnila v roce 2010, kdy byly zjištěny prosperující populace nejen v Německu (Martin a kol., 2010b), ale i na Slovensku (Janský a Mutkovič, 2010) a také v Japonsku (Kawai a Takahata, 2010). Od té doby se objevovaly další nálezy v Německu (Kouba a kol., 2014). Raci mramorovaní byli nalezeni i v řece ve Švédsku (Bohman a kol., 2013) a také v Chorvatsku (Samardžić a kol., 2014). Lökkös a kol. (2016) objevili početnou populaci v největším termálním jezeře na světě – Hévíz, jenž se nachází v Maďarsku. Teprve nedávno Patoka a kol. (2016) objevili dvě populace mramorovaných raků vyskytujících se v systému nádrží v pražském Parku přátelství a v jedné tůni na Radovesické výsypce v severních Čechách. První ze jmenovaných již byla

pravděpodobně eradikována. S velkou pravděpodobností se jedná o případy vypuštění jedinců raků mramorovaných akvaristy. Čtyři nově zavedené populace byly nalezeny i na Slovensku (Lipták a kol., 2016; Lipták a kol., 2017). Další také v Ukrajině (Novitsky a Son, 2016), Rumunsku (Pârvulescu a kol., 2017), Rakousku (Latzner a Pekny, 2018), Estonsku (Estonian Research Council, 2018) a Maltě (Deidun a kol., 2018).

## **2.3. Problematika původních a nepůvodních druhů raků**

### **2.3.1. Evropa**

Hlavním problémem úbytku původních druhů raků v Evropě je zavlečení račího moru, jehož jsou severoameričtí zástupci raků častými přenašeči. Významným problémem je pak i kompetice mezi úspěšnějšími nepůvodními a méně kompetitivními původními raky (Lodge a kol., 2000, Holdich a kol., 2009). Příklady některých interakcí původních evropských a nepůvodních, často invazivních, druhů raků jsou shrnuty v Tab. 3. Introdukovaných nepůvodních raků, původem především ze Severní Ameriky, je dnes v Evropě již dvakrát více, než původních raků (v úvahu jsou brány astakologickou komunitou obvykle akceptované dobře odlišitelné druhy raků *sensu* Holdich a kol., 2009). Tato situace je dále komplikována malým přirozeným rozšířením mnoha původních druhů raků, což je činí obzvláště citlivými na změny životního prostředí (Jones a Bergey, 2007). V Evropě jsou již některé severoamerické druhy poměrně dobře etablované. Jedná se například o raka pruhovaného, raka signálního nebo raka červeného. Poslední dobou se zde ale stále častěji objevují i nové invazivní druhy, které představují potenciální riziko nejen pro původní, ale také dříve prosperující nepůvodní druhy raků (např. Chucholl a kol., 2008; Hossain a kol., 2019). Jeden z potenciálně nejnebezpečnějších je již zmiňovaný partenogeneticky reprodukcující a stále častěji se vyskytující rak mramorovaný (Hossain a kol., 2018).

Studie Linzmaiera a kol. (2018) naznačuje, že raci mramorovaní jsou v agonistických střetnutích v průměru agresivnější než raci pruhovaní, a to dokonce i proti větším soupeřům s většími klepety. Probíhající úspěšné šíření raků mramorovaných (Hossain a kol., 2018), může být ovlivněno i jejich flexibilitou v chování a jejich potenciálem v kompetici s etablovanými invazivními raky. V agonistických střetnutích ve skupině menších jedinců (s délkou karapaxu  $< 4 \pm 2$  mm) se úspěšnost raka mramorovaného výrazně lišila od obou pohlaví raka pruhovaného, jelikož vyhrál ve

všech střetnutích. Ve skupině větších jedinců (s délkou karapaxu  $> 4 \pm 2$  mm) rak mramorovaný vyhrál 64 % střetnutí a rak pruhovaný pouze 31 %, ale tento rozdíl nebyl statisticky významný. Raci mramorovaní z akvárií byli aktivnější než všechny ostatní skupiny. Samci i samice raků pruhovaných a raci mramorovaní z volných populací strávili více času uvnitř než vně úkrytu. Využívání úkrytů se tedy výrazně nelišilo mezi pohlavími i druhy, ale původ (jedinci z akvária vs. volně žijící populace) a velikost hráli významnou roli v aktivitě. Skupiny raků se také výrazně lišily v reakci na hrozbu. Pozoruhodně často rak mramorovaný „zamrzl“ nebo uhýbal v reakci na blížící se hrozbu, v podobě prudce se přibližující ruky experimentátora, zatímco raci pruhovaní nevykazovali takové chování. Samci raků pruhovaných reagovali především agresivně (93 % ze všech pokusů), zatímco samice většinou vykazovaly únikové chování (93 %). Pokud nedošlo k zamrznutí v reakci na hrozbu, nejčastěji raci mramorovaní uprchli od hrozby (62 % u jedinců z akvárií nebo 37 % u naturalizovaných raků mramorovaných). Raci mramorovaní z akvárií nebojovali, zatímco naturalizovaní raci mramorovaní vykazovali bojovné chování v asi 15 % případů (Linzmaier a kol., 2018). Při takovéto dominanci raků mramorovaných je tedy možné, že preferované zdroje raků pruhovaných, jako jsou úkryty, mohou být v místě společného výskytu často obsazeny raky mramorovanými. Na druhou stranu, raci mramorovaní mohou trpět vyšší mírou predace navzdory podobným úrovním aktivity, neboť jejich reakce na hrozbu se nezdá být příliš vhodná. Jeho mramorování však může být vhodnou kamufláží. Podle Linzmaiera a kol. (2018) se raci mramorovaní zdají být velmi adaptivní a mají potenciál kompetičně vyloučit nebo koexistovat s nejběžnějšími invazními raky v Evropě. Navzdory původu v akvariijním obchodu se navíc zjevně dokáží přizpůsobovat novému prostředí.

Rak červený je známý vysoce agresivní a široce rozšířený invazivní rak, který je schopný tolerovat i extrémní životní podmínky. Tento druh vykazuje také širokou škálu chování při kompetici s celou řadou predátorů (Gherardi, 2006). Jimenez a Faulkes (2011) staví tohoto raka na stejnou úroveň s rakem mramorovaným. Pravděpodobnost vítězství raka mramorovaného v přímé interakci byla totiž v tomto experimentu stejná, jako u raka červeného. Nicméně autoři velmi pravděpodobně zkoumali interakci s téměř dospělými raky mramorovanými a pouze s juvenilními raky červenými. Použité páry navíc měly pouze zhruba srovnatelné rozměry (rozdíl asi 10 – 20 % v délkách karapaxu). Přesto tyto výsledky naznačují, že rak mramorovaný má potenciál soupeřit s

jinými druhy na stejné úrovni jako rak červený, který je sám o sobě vysoce úspěšným druhem po celém světě. Podle Hossaina a kol. (2019) je rak mramorovaný dokonce schopen vyhrát výrazně více bojů a ve více případech získat dominanci v přímých interakcích, jak v experimentálních pokusech s juvenilními, tak s dospělými jedinci raka červeného. U dospělých párů byla dominance raků mramorovaných nad samicemi raků červených 100 %, u samců dosahovala 60 %. Juvenilní rak mramorovaný dominoval ve více než 75 % dvojic. Juvenilní raci červení byli více aktivní při kontaktu a zahájení boje než dospělí jedinci téhož druhu, i než rak mramorovaný. Na druhou stranu, útoky raka červeného byly ve většině případů neúspěšné. Agonistické chování a intenzita bojů výrazně klesly po prokázání dominantního postavení. Dominantní postavení však zůstalo nedefinováno u asi 50 % párů v dospělé skupině, zatímco v juvenilní to bylo jen 10 %. Vypadá to, že dospělí raci vyžadují více času k získání dominantního postavení. Rak mramorovaný je schopen dominovat nad podobně velkými juvenilny, dospělými samicemi i dospělými samci raka červeného, a to i přes menší aktivitu při zahajování bojů v případě juvenilních jedinců. Zdá se tedy, že rak mramorovaný má schopnost šetřit energii, a je tak schopen účinně reagovat na výzvy. Po ustavení dominance, ztrácejí oba druhy raků zájem o další boj (Hossain a kol., 2019).

Společně se zjištěnými schopnostmi přímo kompetičně vyloučit i takový agresivní druh, jako je rak červený, raci mramorovaní představují podstatnou hrozbu pro přirozené ekosystémy a biodiverzitu vodního prostředí, kteří mohou obsadit nejen stanoviště bez raků, ale mohou konkurovat i zavedeným račím druhům (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). Na druhou stranu, v případě raka mramorovaného, jelikož se jedná výhradně o samice, které mají středně velká klepeta i u větších exemplářů, by toto mohlo omezit úspěch raků mramorovaných v přírodních podmínkách. Rak mramorovaný může být tudíž silným vyzývatelem v mezidruhové kompetici, dokonce i s vysoce agresivními a široce rozšířenými nepůvodními raky. V případě porovnání s rakem červeným však lze očekávat, že situace v potenciálním střetu obou druhů nebude tak jasná, jak bylo zjištěno v experimentálních podmínkách. V přírodních podmínkách se totiž jedinci musí vypořádávat s různě velkými protivníky (rak červený navíc dosahuje v dospělosti větších absolutních velikostí; Kozák a kol., 2015) a rizikem predace, za různých dalších podmínek prostředí (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). Kromě toho mají raci červení rychlejší růst než raci



mramorování (Kouba a kol., 2018) a v případě velkých dospělých samců podstatně větší klepeta (Gherardi, 2006).

V porovnání s rakem signálním a rakem ničivým *Cherax destructor* Clark, 1936 si rak mramorovaný pravděpodobně už tak dobře nevede. Fořt a kol. (2019) zkoumali agonistická střetnutí mezi těmito nepůvodními druhy v Evropě, k posouzení vlivu agrese na jejich úspěch. V mezidruhových interakcích raci signální iniciovali významně vyšší procento agresivních střetnutí a vyhráli výrazně více bojů proti soupeřům obou dalších druhů podobné velikosti. Rak mramorovaný byl naopak nejméně agresivní a nejméně úspěšný v těchto interakcích. Raci signální tudíž vykazují větší potenciál pro vytvoření dominantního postavení s vyšší pravděpodobností využití dostupných zdrojů, i když se situace v přírodních podmínkách může lišit.

Alonso a Martínez (2006) ve Španělsku zase prokázali, že raci červení si v kompetici bez problémů poradí s rakem signálním. Rak červený se stával nejčastěji jak prvním vítězem (70,8 %), tak i dlouhodobým vítězem (62,5 %) ve vzájemných interakcích (první vítěz obvykle dlouhodobým vítězem zůstal). Kdykoli byl úkryt obsazen, bylo pasivní chování neukrytých jedinců častější u raků signálních, než u raků červených. Musíme si však uvědomit, že dominance raka červeného nad rakem signálním ve volné přírodě nemusí být tak jednoznačná, jelikož dostupnost úkrytů nebo různé růstové modely (raci signální obvykle dosahují větší velikosti), by mohli změnit intenzitu a výsledek střetnutí. Raci červení využívají úkryty častěji, než podobně velcí raci signální, a zdá se, že se chovají aktivněji, když jsou mimo něj (Alonso a Martínez, 2006). James a kol. (2016) však zjistili, že rak signální se nemá šanci prosadit ani proti raku statnému *Faxonius virilis* (Hagen, 1870). Raci statní jsou mnohem agresivnější a v kompetici o úkryt s přehledem vítězí. Jakákoli výhoda raků signálních se jeví jako nedostatečná v kompetici s tímto rakem. S ohledem na vyšší plodnost raků statných (Souty-Grosset a kol. 2006) tato dominance naznačuje, že jakmile je dosaženo kapacity prostředí a zdroje jsou omezené, raci statní mohou vytlačit raka signálního. Raci statní však prozatím mají v Evropě podstatně menší rozšíření, než raci signální (James a kol., 2016).

Rak signální zase může při odpovídající velikosti dominovat v přímé interakci nad původními evropskými druhy, ať už rakem bahenním (Hudina a kol., 2016) nebo rakem říčním (Söderbäck, 1991). Raci signální se sice ve vnitrodruhové kompetici zapojují do

méně bojů, ale jejich trvání je podstatně delší, než při střetnutí dvou raků bahenních. To naznačuje, že úspěch raka signálního v agonistických střetnutích s původním rakiem bahenním může vyplývat z jeho připravenosti pokračovat v boji po delší dobu, a mohl by vést k ekologickým výhodám během kompetice, i když čelí úspěšnému původnímu druhu raka (Hudina a kol., 2016). Rak signální silně dominuje i při agresivních interakcích s podobně velkým rakiem říčním jak v případě juvenilů, tak i dospělců (Söderbäck, 1991; Westman a kol., 2002). Jedním z mechanismů, který může přispět k nahrazení původního druhu raka nepůvodním může být i mezidruhové páření. Mezidruhové páření vede k tomu, že samice produkují sterilní vajíčka. Ačkoli oba druhy trpí následnou ztrátou možného potomstva, tyto jsou méně závažné pro raka signálního, který má vyšší kapacitu pro zvýšení populace než rak říční, přičemž čím menší je podíl raka říčního, tím větší roli hraje narušení reprodukce jako nahrazujícího mechanismu (Westman a kol., 2002).

Vorburger a Ribí (1999) se zabývali agresivními interakcemi a kompeticí o úkryt mezi rakiem signálním a rakiem kamenáčem a v neposlední řadě nebezpečím račího moru pro původní evropské raky. Ani jeden z druhů v podstatě nebyl při agresivních interakcích dominantní, ale dominance byla silně závislá na velikosti, upřednostňovala větší a rychleji rostoucí druh, raka signálního. Přístup k omezeným úkrytům byl obecně určen agresivním dominantním postavením, ačkoli druhově specifická preference ovlivňovala výsledek také. Rak kamenáč měl vyšší preference pro experimentální úkryty a často je bránil i proti větším rakům signálním. V poslední části experimentu byli raci signální infikováni račím morem, ke kterému jsou tyto zvířata rezistentní. Raci přenesli onemocnění na nerezistentní raky kamenáče, kteří uhynuli přibližně dva týdny po kontaktu s rakiem signálním. Skutečnost, že rak kamenáč zemřel na račí mor po kontaktu s rakiem signálním zdůrazňuje významnou roli, kterou tato nemoc může hrát při nahrazování evropských raků severoamerickými druhy. Račí mor předčí význam kompetice mezi nepůvodními a původními raky, pokud jsou tyto druhy náchylné.

V některých případech však nemusí být vztah původního a nepůvodního druhu raka tak jednoznačný. Gherardi a Cioni (2004) v Itálii testovali agonistické chování a kompetiční interakce mezi dvěma raky (původním rakiem italským *Austropotamobius italicus* (Faxon, 1914) a nepůvodním rakiem červeným) a původním sladkovodním krabem *Potamon fluviatile* (Herbst, 1785). Při testování agonistického chování podobně

velkých samců ve dvojicích byl krab dominantní nad oběma druhy raků. Rak červený byl zase dominantní nad rakem italským, což potvrzovalo jejich početnost ve volné přírodě. Při měření využívání úkrytů v nekompetičním kontextu byly úkryty rozsáhleji obsazeny rakem italským (který je ve volné přírodě závislý na přírodních trhlinách jako úkrytu) než ostatními dvěma druhy (které obvykle hloubí nory). Naopak, přítomnost soupeře posílila atraktivitu úkrytu pro tyto dva druhy, zvláště když krab čelil raku italskému (Gherardi a Cioni, 2004).

V některých úsecích povodí Rýna se skrývá riziko pro raka pruhovaného. Riziko představuje kompetice s rakem kalikovým *Faxonius immunis* (Hagen, 1870). Rak kalikový je silně agresivně dominantní nad stejně velkými jedinci (samci i samice) raka pruhovaného. Dokonce ještě o 4 mm menší (délka karapaxu) rak kalikový je stále dominantní nad větším jedincem raka pruhovaného. Ani samci raka pruhovaného nejsou schopni prosadit se proti samicím raka kalikového s podobnou velikostí. Rak kalikový je zároveň mnohem úspěšnější v kompetici o úkryty. Celková obsazenost je přibližně 6× vyšší než v případě raka pruhovaného. Podřízenost raka pruhovaného při agresivních interakcích může vést i k vytlačení z úkrytu, což ho činí zranitelným vůči predátorům (Chucholl a kol., 2008).

Šidagytė a kol. (2017) provedli experiment s použitím identických společenstev bezobratlých za účelem porovnání selektivity potravy a vlivu mezi rakem pruhovaným a evropským rakem bahenním. Rak pruhovaný může mít mnohem rozmanitější živočišnou stravu než rak bahenní, a proto může mít silnější účinek na společenstvo bezobratlých, především u druhů, které jsou citlivé na rušivé podněty. Invaze raka pruhovaného tudíž může změnit společenstva bezobratlých. Oba druhy raků sice významně preferují larvy dvoukřídlých, avšak rak pruhovaný navíc široce využívá i larvy jepic a chrostíků. Rak pruhovaný tak může kvůli různým stravovacím návykům způsobit změny ve společenstvech bezobratlých, a to nejen při napadení míst bez raků, ale i při vytlačení původních raků.

Někteří autoři se zabývají i vlivem nepůvodních druhů raků na vodní ekosystém, zejména na společenstva bezobratlých a rozpad detritu (Dunoyer a kol., 2014; Lagrue a kol., 2014; Ercoli a kol., 2014; Ercoli a kol., 2015; Weinländer a Füreder, 2016). Většina se přitom shoduje, že raci obecně silně ovlivňují oba tyto aspekty. Dunoyer a kol. (2014) zkoumali vliv nahrazení raka říčního invazními druhy raků (raka

pruhovaného, raka signálního a raka červeného) na hustotu bezobratlé kořisti a rozpad detritu. Z výsledků vyplynulo, že mezi druhy raků existují rozdíly v přímém (spotřebě kořisti a detritu) a nepřímém (využití stanoviště kořisti a rozpad detritu) vlivu. Zatímco nahrazení raka říčního rakem pruhovaným může vyvolat pouze drobné změny v sladkovodních ekosystémech, invaze větších a agresivnějších raků červených a raků signálních by měla pravděpodobně silný vliv na napadený ekosystém. Zatímco rak říční a rak pruhovaný neměli téměř žádný vliv na rozpad detritu a nezdá se, že by se přímo krmili detritem, rak signální a rak červený významně zvýšili jeho rozpad, nejspíše přímou konzumací listového materiálu. Rak signální a rak červený také konzumovali významně více kořisti, než rak pruhovaný a původní rak říční. Výsledky také naznačují, že všechny druhy raků zavedené do ekosystému bez přítomnosti původního raka by měly mít velmi silný dopad na bezobratlá společenstva a rozpad detritu. Ve většině sladkovodních ekosystémů ve Francii, kde jsou velkou měrou rozšířeni rak signální a rak červený, se v době jejich příchodu původní druhy raků většinou již nevyskytovali.

Naproti tomu Lagrue a kol. (2014) sice souhlasí s obecně silným vlivem raků na bezobratlou kořist a rozpad detritu, ale domnívají se, že původní rak říční a invazivní rak signální mají účinky na společenstva toků podobné. Weinländer a Füreder (2016) dokonce tvrdí, že vliv původních raků může být výrazně vyšší, než účinek nepůvodních raků na predaci bezobratlých a spotřebu detritu, pokud jsou tyto sledovány v experimentálních podmínkách. Všechny tři druhy v experimentu (rak říční, rak kamenáč, rak signální) sice využívali širokou škálu potravy, ale rak kamenáč měl nejsilnější celkový vliv. Rozdíl naznačuje buď lepší adaptaci původního raka na místní potravu, nebo odlišné využívání zdrojů.

Rakem říčním a rakem signálním a jejich vlivem na ekosystémové procesy ve 24 malých a středních boreálních jezerech Finska se zabývali i Ercoli a kol. (2014, 2015). Došli k závěru, že nahrazení ztracených populací raků říčních rakem signálním nemusí výrazně změnit strukturu litorálních potravních struktur v boreálních jezerech. Na úrovni druhu sice vykazoval rak signální podstatně širší škálu různých druhů potravy než rak říční, ale populace bezobratlých druhů v samotných jezerech se nelišily (Ercoli a kol., 2014). Byl však zjištěn rozdíl mezi vlivem raka říčního a raka signálního na sublitorální společenstvo bezobratlých. Sublitorální společenstvo bezobratlých v jezerech s raky říčními a kontrolními jezery bez raků bylo podobné. Naproti tomu jezera

s rakem signálním měla nižší hustotu chrostíků a jepic, stejně jako nižší hustotu a druhovou bohatost pakomárů a nižší celkovou benthickou biomasu a druhovou bohatost (Ercoli a kol., 2015). Tyto studie naznačují, že účinky raka signálního a raka říčního na společenstvo bezobratlých se liší mezi stanovišti. Tyto dva druhy mají podobné účinky na litorální bezobratlé, ale invazivní rak signální produkuje silnější negativní účinky na sublitorální bezobratlé. Raci signální tedy při získávání potravy využívají i hlubší partie jezer (Ercoli a kol., 2014; Ercoli a kol., 2015).

Tab. 3: Vybrané publikace zabývající se interakcemi původních evropských druhů raků (P) s nepůvodními, invazivními raky.

Původní druhy	Nepůvodní druhy	Zkoumané parametry	Výsledky	Reference
Rak bahenní (P)	Rak pruhovaný	Negativní vliv na společenstvo bezobratlých	Rak pruhovaný má větší vliv	Šidagytė a kol. 2017
Rak bahenní (P)	Rak signální	Přímá interakce	Rak signální úspěšnější	Hudina a kol. 2016
Rak italský (P)	Rak červený	Přímá interakce, využívání úkrytu	Rak italský byl nejméně úspěšný a nejvíce využíval úkryt	Gherardi a Cioni 2004
Rak kamenáč (P)	Rak signální	Přímá interakce, kompetice o úkryty, působení račího moru	Rak signální při přímé interakci úspěšnější, rak kamenáč úspěšnější v kompetici o úkryty, úhyn všech raků kamenáčů na račí mor	Vorburger a Ribi 1999
Rak kamenáč (P) Rak říční (P)	Rak signální	Vliv využívání potravy na ekosystém	Rak kamenáč největší celkový vliv	Weinländer a Füreder 2016
Rak říční (P)	Rak pruhovaný Rak signální Rak červený	Negativní vliv na ekosystém	Silný vliv raka červeného a raka signálního	Dunoyer a kol. 2014
Rak říční (P)	Rak signální	Vliv na potravní síť	Podobné účinky na litorální společenstva, ale větší vliv raka signálního na sublitorální spol.	Ercoli a kol. 2014, Ercoli a kol. 2015
Rak říční (P)	Rak signální	Důvod vymizení raka říčního	Přelovení, kompetice s rakem signálním, páření s rakem signálním	Westman a kol. 2002
Rak říční (P)	Rak signální	Vliv na ekosystém	Podobný vliv	Laguerre a kol. 2014
Rak říční (P)	Rak signální	Přímá interakce	Rak signální úspěšnější	Söderbäck 1991

### 2.3.2. Severní Amerika

Celosvětově je 32 % všech druhů sladkovodních raků ohroženo vyhynutím, přičemž zástupci čeledi Parastacidae a Astacidae jsou ohroženi více než raci z čeledi Cambaridae (Richman a kol., 2015). Většina světové račí fauny se nachází v USA a

Kanadě, téměř 50 % zdejších druhů je však do určité míry ohroženo a znalost jejich základní biologie je často jen částečná nebo zcela chybí (Taylor a kol., 1996; Taylor a kol., 2007). Většina ohrožených amerických druhů čelí hrozbám spojeným s rozvojem měst, znečištěním, přehrazováním toků a vodním hospodářstvím (Richman a kol., 2015). Šíření nepůvodních druhů raků vedlo k celosvětovému poklesu počtu populací původních druhů raků, včetně těch v Severní Americe (Swecker a kol., 2010). V Severní Americe však není největší problém introdukce raků z jiných kontinentů, ale spíše šíření mezi jejími jednotlivými oblastmi. Vybrané případy interakcí raků v Severní Americe jsou shrnuty v Tab. 4. To může mít širokou škálu důsledků pro původní druhy. Asi nejvíce zkoumané byly vztahy mezi rakem statným, rakem severním *Faxonius propinquus* (Girard, 1852) a rakem rusobokým *Faxonius rusticus* (Girard, 1852). Zdá se, že rak rusoboký byl nejčastějším problémem původních druhů raků v Severní Americe, přičemž tyto invazivní raci mohou zcela nahradit původní raky a ovlivnit ostatní části ekosystému. (Berrill, 1978; Butler IV a Stein, 1985; Hill a kol., 1993; Taylor a Redmer, 1996; Perry a kol., 2001a; Perry a kol., 2001b; Wilson a kol., 2004; Olden a kol., 2006; Kuhlmann a Hazelton, 2007; Kuhlmann a kol., 2008; Lieb a kol., 2011; Arcella a kol., 2014; Reisinger a kol., 2015)

Rak rusoboký se rozšířil z původního areálu (Ohio, Indiana, Illinois, and Kentucky) do celé severovýchodní části Severní Ameriky (Kuhlmann a Hazelton, 2007). Výrazným výsledkem je, že rak rusoboký nahradil raky severní a později i raky statné jako tehdy dominantní račí druhy. Během 40 let rak rusoboký rychle obsadil potoky, řeky a jezera v celém státě Wisconsin (Olden a kol., 2006). Ve státě Illinois byl rak rusoboký nejrozšířenějším rakem na většině z 39 lokalit, kde se vyskytoval, a na 14 z těchto lokalit byl jediným nalezeným druhem. Jednalo se jak o tekoucí, tak i stojaté vody. Většina lokalit, ve kterých se tento rak nevyskytoval, byla obývána raky severními a raky statnými (Taylor a Redmer, 1996). V kanadské provincii Ontario se rak rusoboký vyskytoval na 44 lokalitách, což bylo pouze o 4 méně než rak severní, přičemž oba dva druhy byly nalezeny v podobném typu jezer, potoků a řek, stejně jako na podobném typu substrátů, ale rozsah využívaných stanovišť byl u raka rusobokého přece jen větší (Berrill, 1978). Dominance raka rusobokého byla potvrzena i v porovnání s dalšími druhy raků, např. rakem pruhovaným v New Yorku a Pensylvánii a rakem Sanbornovým *Faxonius sanbornii* (Faxon, 1884) v Ohiu (Butler a Stein, 1985; Kuhlmann a Hazelton, 2007; Lieb a kol., 2011).

Výhody dominance jsou zřejmé, zejména v situacích, kdy je určitý kritický zdroj limitován. Nicméně i v systémech, kde jsou zdroje bohaté, mohou agresivní střetnutí negativně ovlivňovat jeden druh – například při situaci, kdy je přítomen predátor a dva jedinci musí soupeřit o blízký úkryt. V závislosti na okolnostech mohou tyto interakce vést buď jen k nárůstu vynaložené energie, nebo dokonce k úmrtí podřízených jedinců a mohou tak přispět k nahrazení druhů (Butler a Stein, 1985).

Úspěch raka rusobokého je pravděpodobně způsoben složitou kombinací behaviorálních a fyziologických charakteristik (Berrill, 1978). Garvey a kol. (1994) se ve své práci zaměřili na sledování toho, jak mezidruhová kompetice a predace ze strany dravých ryb ovlivňují tuto změnu ve skladbě račích druhů. Ve venkovních nádržích provedli selektivní experimenty zaměřené na predaci rybích predátorů, kdy raky vystavili okounkům pstruhovým *Micropterus salmoides* (Lacépède, 1802). Rak statný byl rybím predátorem snadněji ulovitelný než oba zmínění, rak rusoboký a rak severní, a to v písku, makrofytech i v substrátech s malým množstvím valounků.

Velikost těchto druhů raků v přírodě je následující: r. statný > r. rusoboký > r. severní. Jelikož dravé ryby dávají přednost menším rakům, jsou-li mezi jednotlivými druhy velikostní rozdíly, stávají se malí raci severní častěji kořistí než větší raci rusobocí, jež rostou rychleji (Hill et al., 1993; Kuhlmann a kol., 2008). Butler a Stein (1985) dokonce došli k závěru, že ohrožení dospělého raka rusobokého (o celkové délce těla 28 mm a větší) predací okounkem pstruhovým (celková délka těla do 30 cm) je velmi nízké či dokonce nulové. Přítomnost okounka navíc nemá vliv na využívání úkrytu rakem. Proto mohou raci rusobocí nahrazovat raky severní díky přirozenému rozdílu ve velikosti (Kuhlmann a kol., 2008). Záleží však i na substrátu – na písčitém substrátu jsou malí raci zkonsumováni jako první, ale v případě substrátu s valounky mohou být zkonsumováni nejdříve středně velcí raci, jelikož získávání malých raků ze štěrbin mezi valounky je pro ryby energeticky náročnější (Stein, 1977). Ačkoliv jsou raci statní větší než oba zmíněné druhy, stávají se snadněji kořistí. Když jsou vystaveni riziku predace, raci statní sníží svou aktivitu ve větší míře než oba zbylé druhy, možná proto, aby si jich predátor nevšiml. Ovšem přítomnost raka rusobokého nebo raka severního zvyšuje aktivitu raka statného za přítomnosti rybiho predátora, pravděpodobně kvůli agresivním interakcím. Když je k dispozici neomezené množství úkrytů, všechny tři druhy jsou schopny před predátory uniknout. V momentě, kdy je

množství úkrytů omezené a v prostředí jsou přítomné dravé ryby, raci rusobocí a raci severní vytlačí raky statné z úkrytů (Garvey a kol., 2003; Garvey a kol., 1994). Dominantní invazivní druhy, jako například rak rusoboký nebo rak červený, mohou mít nižší prioritu obsazovat úkryt v nepřítomnosti predátora. Jelikož jsou dominantní, mají menší motivaci, aby jej bránily. V kompetičním kontextu mohou také vytlačit konkurenční druh z úkrytu, ale tento zdroj nevyužívají (Gherardi a Daniels, 2004).

Raci statní navíc vykazují chování, které přispívá ke zvýšenému riziku predace. V přítomnosti predátora zvyšují svou aktivitu a plavou, což může být důležitý faktor především v systémech, kde je silný predační tlak (Garvey a kol., 1994; Kuhlmann a kol., 2008). Rak statný se sice v dospělosti stává agresivnějším, tato úroveň je ale ve vztahu k raku rusobokému stále nedostatečná (Garvey a kol., 1994; Hayes a kol., 2009). Srovnatelnou míru agresivity vykazují snad jen tohoroční ráčata těchto druhů, která nejsou téměř vůbec agresivní (Butler a Stein, 1985).

Hill a Lodge (1999) při výzkumu v severním Wisconsinu prokázali zpomalený růst raka statného při kompetici s raki rusobokým, a rak severní dokonce vykazoval v přítomnosti raka rusobokého zvýšenou mortalitu. Naopak na raka rusobokého neměla přítomnost zmiňovaných raků žádný vliv. Kompetitivní interakce mezi jednotlivými druhy raků ovlivňují náchylnost k predaci (Garvey a kol., 1994). V přítomnosti predátora došlo ke snížení růstu u raků statných i raků rusobokých, u původního raka však bylo snížení markantnější. Úmrtnost se zvýšila u všech tří druhů (Hill a Lodge, 1999).

Dalším důležitým mechanismem, který zajišťuje úspěch raka rusobokého, je hybridizace. Samci raka rusobokého se kříží se samicemi raka severního, což urychluje pokles stavů raků severních. Konkrétně, jedinci geneticky klasifikovaní jako F1 hybridy, obecně vykazují vyšší míru přežití a růstu ve srovnání s ostatními raky. Zdá se však, že tato výhoda se ztrácí v pozdější generaci při křížení F1 hybridů s rodiči. Tito jedinci vykazují poměrně nízký růst a přežití (Arcella a kol., 2014). Kromě toho si čisté genotypy raků severních vedou relativně špatně jak v kompetici s F1 hybridy, tak raky rusobokými (Perry a kol., 2001a; Perry a kol., 2001b; Arcella a kol., 2014). F1 hybridy po vítězství v přímém střetu mohou svého protivníka poměrně často částečně zkonsumovat, především v případě raka severního (Perry a kol., 2001a; Perry a kol., 2001b). Hybridizace tedy může generovat F1 jedince, kteří vyřadí původní druh raka



severního rychleji, než by to dokázal rak rusoboký sám při absenci hybridizace. Hybridizace raka rusobokého s rakem statným však neprobíhá (Arcella a kol., 2014). V případě mezidruhového páření původního raka Sanbornova a raka rusobokého nedochází k hybridizaci, ale jsou produkována sterilní vajíčka. To je samozřejmě špatné pro oba druhy, ale v kombinaci s ostatními mechanismy (agresivita, odolnost k predaci atd.), které využívá rak rusoboký k vytlačování raka Sanbornova, na to opět více doplácí původní druh (Butler a Stein, 1985).

Jak už bylo řečeno rak rusoboký na mnoha místech nahrazuje ostatní druhy raků. Tyto změny v druhovém zastoupení raků mají zásadní vliv na makrofyta, bezobratlé a ryby. Proto by vliv různých parazitů na raky mohl mít účinky na úrovni společenstva, pokud by změnily výsledky kompeticí. Raci statní, raci severní a raci rusobocí jsou také mezihostiteli pro motolice *Microphallus spp.* Ward, 1901. Infekce *Microphallus spp.* podstatně změni zájem raků o úkryt, kompetici o úkryt a odvážnost, i když infekce postihuje každý druh jinak. Infekce snížila zájem raků severních o úkryt, a schopnost raků statných soupeřit o úkryt proti neinfikovaným soupeřům. Infikovaní raci jsou v přítomnosti dravé ryby odvážnější, takže všechny tři druhy jsou zranitelnější vůči predaci. Raci severní pravděpodobně trpí při infekci největším nárůstem predace, a to kvůli sníženému zájmu o úkryt spojenému se zvýšenou odvážností. V jezerech, kde koexistují tyto druhy raků, je rak rusoboký pravděpodobně méně ovlivněn parazitem než zbývající dva druhy. Proto by paraziti mohli změnit početnost a druhové složení raků skrze modifikace jejich chování (Reisinger a kol., 2015).

Rak rusoboký je také schopen překonat vyšší rychlosti proudění vody (až 30 cm/s) ve vodních kanálech, kde jsou rychlosti vody vyšší než v otevřeném korytě, a pohybovat se proti proudu rychleji než např. rak severní. Vodní kanály mohou tedy bránit rakům v pohybu proti proudu rozdílně mezi druhy. Nepůvodní druhy tolerují vyšší průtoky, takže kanály mohou vytvořit filtr, který narozdíl od druhů původních nebrání šíření invazivních druhů (Foster a Keller, 2011).

Rak pruhovaný je dalším příkladem původního druhu raka v Severní Americe, historicky rozšířeného od Maine, na jih do severní Virginie, včetně Západní Virginie, který je ohrožen invazivním šířením raků. Tento rak je ohrožován zde nepůvodním druhem rakem statným, jehož populace zde nyní převládají (Loughman a kol., 2009, Loughman a Welsh, 2010; Swecker a kol., 2010).

V letech 2005 a 2006 byly vyloveni raci z potoků v oblasti Západní Virginie, kde se rak pruhovaný dříve vyskytoval v hojném počtu. Sbírká 600 jedinců však zahrnovala raky 3 druhů: raka statného, raka hnědavého *Faxonius obscurus* (Hagen, 1870) a raka obecného *Cambarus bartonii bartonii* (Fabricius, 1798). Nepůvodní rak statný byl přítomen na 26 z 30 stanovišť (Swecker a kol., 2010). Kromě kompetice s rakem statným byl příčinou kolapsů populací raka pruhovaného i zvýšený rozvoj měst a jeho dopady na vodní systémy (kanalizace, chemické znečištění). Tyto kombinované faktory zřejmě způsobily jeho vyhynutí v Západní Virginii (Loughman a kol., 2009, Loughman a Welsh, 2010). Velký pokles počtů raků pruhovaných nastal i na některých lokalitách v jihovýchodní Pensylvánii, kde se rak vyskytoval společně se zde nepůvodními druhy rakem rusobokým, rakem hnědavým a rakem statným (Lieb a kol., 2011).

Antropogenní činnost byla důležitým faktorem vyhynutí dvou endemických druhů raka oblázkového *Faxonius peruncus* (Creaser, 1931) a raka svatofrantišského *Faxonius quadruncus* Creaser, 1933 v Missouri. Znečištění ze zemědělství bylo v tomto případě nejvlivnější antropogenní aktivitou v jejich areálu. Rovněž přítomný rak levhartí *Faxonius hylas* (Faxon, 1890) však byl vůči tomuto znečištění odolnější a na lokalitách setrval (Westhoff a kol., 2011).

Rak *Faxonius neglectus chaenodactylus* (Williams, 1952) byl nedávno zavlečen do odvodňovacích kanálů řeky v jižní Missouri a severním Arkansasu s výskytem původního raka *Faxonius eupunctus* (Williams, 1952) (Rabalais a Magoulick, 2006). V roce 2007 se již původní rak *Faxonius eupunctus* nevyskytoval na většině svého původního areálu a jeho místo postupně obsadil výše jmenovaný druh (Magoulick a DiStefano, 2007). Vědci se nejdříve domnívali, že se jednalo o kompetiční vyloučení nepůvodním rakem, to se však nepotvrdilo (Larson a Magoulick, 2009). Nakonec se ukázalo, že nepůvodní rak *Faxonius neglectus chaenodactylus* je tolerantnější k vysychání než původní *Faxonius eupunctus*. Při pokusu v laboratoři všichni původní raci uhynuli během 2 dnů bez vody, zatímco někteří invazivní jedinci přežili téměř 2 týdny. Při simulovaném vysychání toku bylo přežití původního *Faxonius eupunctus* rovněž horší než v kontrolním vzorku. Terénní experimenty ukázaly významný negativní vztah mezi hustotou *Faxonius eupunctus* a nízkými letními průtoky, zatímco hustota *Faxonius neglectus chaenodactylus* nebyla ovlivněna (Larson a kol., 2009).

To, že abiotické disturbance jsou potenciálně důležité pro nahrazování druhů dokládá i další zajímavá studie dvou koexistujících druhů v mokřadu z jižní Floridy. Hustota raka floridského *Procambarus alleni* (Faxon, 1884) se zvýšila v podmínkách většího sucha. Zdálo se, že mu sucho dokonce vyhovuje, jelikož v mokřých letech se jeho hustota opět snížila. Raka klamavého sucho pravděpodobně omezovalo, ale jeho hustota nebyla silně ovlivněna žádnými hydrologickými změnami. V provedených experimentech s cílem porovnat míry růstu, odolnost vůči suchu a kompetiční dominanci těchto druhů, dominoval ve všech směrech rak floridský (přežil lépe podmínky sucha, vykazoval vyšší míru růstu a byl dominantním kompetitorem o úkryt a potravu). Přesto ve zkoumané oblasti výrazně nedominoval, což mohlo být způsobeno střídáním suchých a mokřých let (Dorn a Trexler, 2007), nebo jinými, autory nesledovanými faktory.

Tab. 4: Vybrané publikace zabývající se interakcemi původních nebo nepůvodních, etablovaných raků s nepůvodními, invazivními raky (především druhy původem ze Severní Ameriky, popř. Austrálie). Dřívější dominantní rak je označen buď jako původní (P) nebo jako nepůvodní a etablovaný (N). Dominantní je definován jako rak, který je nebo byl v systému nejvíce hojný.

Zkoumané druhy		Zkoumané parametry	Výsledek	Reference
<i>F. eupunctus</i> (P)	<i>F. neglectus chaenodactylus</i>	Tolerance k vysychání	Vyšší tolerance <i>F. neglectus chaenodactylus</i>	Rabalais a Magoulick 2006, Magoulick a DiStefano 2007, Larson a kol. 2009, Larson a Magoulick 2009
R. červený (N)	R. mramorovaný	Přímá interakce	Podobně agresivní	Jimenez a Faulkes 2011
R. červený (N)	R. mramorovaný	Přímá interakce	Vyšší úspěšnost a nižší aktivita r. mramorovaného	Hossain a kol. 2019
R. hnědavý (P)	R. rusoboký	Rozdílná predace	R. rusoboký odolnější vůči predaci	Kuhlmann a kol. 2008
R. oblázkový (P)	R. levhartí	Přímá kompetice	Podobně úspěšní	Westhoff a kol. 2012
R. pruhovaný (N)	R. kalikový	Přímá interakce, kompetice o úkryt	R. kalikový úspěšnější	Chucholl a kol. 2008
R. pruhovaný (N)	R. mramorovaný	Přímá interakce, kompetice o úkryt	R. mramorovaný byl úspěšnější v obou parametrech	Linzmaier a kol. 2018
R. pruhovaný (P)	R. rusoboký	Výskyt druhů raků	Vysoký nárůst počtu r. rusobokého	Kuhlmann a Hazelton 2007
R. pruhovaný (P)	R. rusoboký	Změny v druhovém složení	Pokles r. pruhovaného, nárůst r. rusobokého	Lieb a kol. 2011
R. pruhovaný (P)	R. statný	Kompetice	R. statný úspěšnější	Swecker a kol. 2010, Loughman a kol. 2009, Loughman a Welsh 2010

R. Sanbornův (P)	R. rusoboký	Reprodukce, přímá kompetice a odolnost vůči predaci	R. rusoboký úspěšnější v kompetici, odolnější vůči predaci, mezidruhové páření	Butler IV a Stein 1985
R. severní (N)	R. rusoboký	Kompetice o zdroje, hybridizace, odezva na parazity	R. rusoboký a F1 hybrid úspěšnější v kompetici s r. severním a odolnější vůči parazitům	Olden a kol. 2006, Arcella a kol. 2014, Hill a kol. 1993, Reisinger a kol. 2015, Wilson a kol. 2004
R. severní (N)	R. rusoboký	Hybridizace	F1 hybrid úspěšnější v kompetici proti r. severním i r. rusobokým	Perry a kol. 2001a, Perry a kol. 2001b
R. severní (P)	R. rusoboký	Mezidruhové páření	Nebylo prokázáno, že by mezidruhové páření bylo důvodem poklesu r. severního	Kuhlmann 2008
R. severní (P)	R. rusoboký	Kompetice o zdroje	R. rusoboký úspěšnější	Berrill 1978
R. severní (P)	R. rusoboký	Výskyt druhů raků	Nejvíce se vyskytujícím byl r. rusoboký	Taylor a Redmer 1996
R. severní (P)	R. rusoboký	Rozdílná predace	R. rusoboký odolnější vůči predaci	Kuhlmann a kol. 2008
R. severní (P)	R. rusoboký	Rozdílné šíření vzhledem k rychlosti vody ve vodních kanálech	R. rusoboký je schopen překonat vyšší rychlosti vody, r. severní není schopen překonat – překážka v šíření	Foster a Keller 2011
R. signální (N)	R. červený	Kompetice o úkryt	R. červený úspěšnější	Alonso a Martínez 2006
R. signální (N)	R. mramorovaný R. ničivý	Vliv agrese na úspěch v kompetici	R. signální byl nejvíce agresivní a zároveň nejúspěšnější	Fořt a kol. 2019
R. signální (N)	R. statný	Kompetice o úkryt	R. statný dominantní	James a kol. 2016
R. statný (P)	R. rusoboký	Kompetice o zdroje, reakce na predátora, odezva na parazity	R. rusoboký úspěšnější v kompetici, snížený růst r. statný při hrozbě predace, r. statný citlivější k působení parazitů	Olden a kol. 2006, Arcella a kol. 2014, Reisinger a kol. 2015, Wilson a kol. 2004, Garvey a kol. 2003, Hill a Lodge 1999, Hill a kol. 1993, Hayes a kol. 2009
R. statný (P)	R. rusoboký	Kompetice o zdroje	R. rusoboký úspěšnější	Berrill 1978
R. statný (P)	R. rusoboký	Výskyt druhů raků	Nejvíce se vyskytujícím byl r. rusoboký	Taylor a Redmer 1996
R. statný (P)	R. severní	Přímá interakce, kompetice o úkryt	R. severní úspěšnější	Lodge a kol. 1986, Garvey a kol. 2003
R. statný (P)	R. severní R. rusoboký	Mezidruhová kompetice a náchylnost k predaci	R. rusoboký dominantní v kompetici a nejméně náchylný k predaci	Garvey a kol. 1994
R. svatofrantišský (P)	R. levhartí	Důvod poklesu počtů r. svatofrantišského	Antropogenní faktory	Westhoff a kol. 2011

Cílem této diplomové práce bylo kromě vypracování literárního přehledu na téma mezidruhových interakcí u raků uvedených výše i vyhodnocení přímých interakcí a kompetice o úkryt v Evropě široce rozšířeného raka pruhovaného a nově stále častěji se

vyskytujícího raka mramorovaného. Jejich sympatrický výskyt tak bude v budoucnu pravděpodobně stále častější, o jejich vzájemných přímých interakcích a kompetici je však známo minimum informací.

## 3. Materiál a metodika

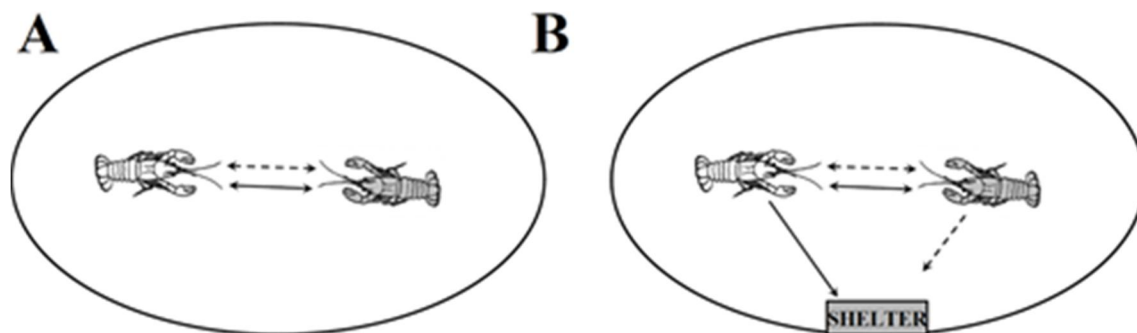
### 3.1. Experimentální raci

Pokusní raci mramorovaní pocházeli z vlastního odchovu drženém na Experimentálním rybochovném pracovišti a pokusnictví, Fakulty rybářství a ochrany vod ve Vodňanech. Raci pruhovaní byli odloveni 4. července 2018 z jejich divoké populace v řece Labi v Ústí nad Labem, kde byli obzvláště početní. Využito přitom bylo vodohospodářské manipulace s hladinou řeky. Odlovení raci pruhovaní byli aklimatizováni na podmínky podobné podmínkám odchovávaných raků mramorovaných. Pro pokusy byli vybráni pouze dospělí raci (u raka pruhovaného obě pohlaví) s dobře vyvinutými klepety, bez vajíček a znaků blížícího se, nebo nedávno proběhlého, svlékání.

### 3.2. Experimentální design

S cílem zamezení kanibalismu byli jedinci obou druhů nejprve individuálně drženi v plovoucích perforovaných plastových bednách (58 x 40 x 12 cm; délka x šířka x výška) rozdělených přepážkami na osm identických oddělení o rozměrech 18 x 13 x 10 cm po dobu patnácti dnů při teplotě vody 20 °C. Tyto byly umístěny ve žlábech recirkulačního systému v laboratorních podmínkách. Poté byli raci obou druhů rozděleni do hmotnostně vyrovnaných uvažovaných skupin (rozdíl do 5% odchylky). V jedné „skupině“ byl obvykle jeden rak pruhovaný a dva raci mramorovaní. Důvodem bylo, že počet raků pruhovaných byl limitován a raci mramorovaní mohou být často experimentálně nepoužitelní kvůli svlékání krunýře nebo ovulaci vajíček. S cílem zamezení vlivu předchozího hierarchického statutu daných jedinců byly jednotlivé exempláře před experimentem ještě odděleně drženy bez vzájemných vizuálních podnětů v plastových krabičkách (19 x 14 x 7,5 cm) s 1,5 litrem vody po dobu jednoho týdne též při 20 °C. Raci byli krmeni denně 5-8 granulemi komerčního suchého krmiva pro akvarijní ryby obohaceným řasami (Sera Granugreen – Sera GmbH, Německo), a také jim byla každý druhý den měněna voda. Po tomto období byly páry raků (jeden rak mramorovaný a jeden rak pruhovaný) umístěny do oválných experimentálních arén o rozměrech 60 x 40 x 25 cm obsahující 12 litrů odstáté (přibližně jeden den) vody z vodovodu (~ 20 °C) a ~ 750 g (suchá hmotnost) jemného akvaristického písku. Následující práce byla založena na realizaci experimentu rozděleného do dvou částí,

jehož cílem bylo posouzení přímých interakcí mezi raky mramorovanými a raky pruhovanými (tj. bez přítomnosti úkrytu; Obr. 1A) a jejich kompetice o zdroj, v našem případě úkryt umístěný u stěny ve středu arény (Obr. 1B). Tyto interakce byly prováděny v maximálně možném počtu opakování podle dostupnosti pokusných zvířat, viz níže. Po interakci každého páru byla voda v arénách vyměněna.



Obr. 1: Schématické znázornění realizovaných experimentů.

Raci byli v experimentální aréně aklimatizováni pod průhlednými perforovanými plastovými kelímkami po dobu 5 minut. Po této době byly perforované kelímkami odstraněny, aby se raci mohli volně pohybovat a vzájemně na sebe v experimentální aréně působit po dobu 15 minut. Chování raků v experimentálních arénách bylo zaznamenáváno pomocí digitální videokamery (Sony HDR-CX240, Sony, Japonsko). Biometrie velikostně vyrovnaných ( $p > 0.343$ ) párů raků použitých v experimentu je shrnuta v Tab. 5.

Tab. 5: Počet párů, délka karapaxu (DK), hmotnost (H) a průměrný procentuální hmotnostní rozdíl (HR) raků mramorovaných (RM) a raků pruhovaných (RP) použitých v interakčních párech v obou experimentálních skupinách. Poslední sloupec udává hladinu významnosti ( $p$ ) Wilcoxonova testu mezi jednotlivými raky v konkrétních párech. Data jsou uvedena jako průměr  $\pm$  SD; (Wilcoxonův test).

Skupina	Druh	Počet	DK (mm)	H (g)	HR (%)	p	
Bez úkrytu	RM	10	$28,5 \pm 2,6$	$6,9 \pm 1,8$	$1,5 \pm 1,6$	$t = 0,0001$	
	RP (samice)		$28,3 \pm 3,9$	$6,9 \pm 1,8$		$p = 1,000$	
	RM	5	$29,2 \pm 2,6$	$8,5 \pm 2,9$	$0,5 \pm 0,9$	$t = -0,598$	
	RP (samec)		$27,8 \pm 7,7$	$8,5 \pm 2,7$		$p = 0,576$	
S úkrytem	RM (celkové)	15	$29,0 \pm 2,6$	$7,5 \pm 2,4$	$1,1 \pm 1,5$	$t = -0,355$	
	RP (celkové)		$28,1 \pm 5,4$	$7,5 \pm 2,3$		$p = 0,728$	
	RM	10	$29,3 \pm 3,0$	$7,3 \pm 2,1$	$0,6 \pm 0,8$	$t = -1,000$	
	RP (samice)		$30,3 \pm 2,9$	$7,3 \pm 2,1$		$p = 0,343$	
	S úkrytem	RM	7	$29,3 \pm 4,3$	$7,9 \pm 3,7$	$2,2 \pm 1,9$	$t = -0,510$
		RP (samec)		$29,7 \pm 3,3$	$7,9 \pm 3,5$		$p = 0,629$
RM (celkové)		17	$29,3 \pm 3,5$	$7,5 \pm 2,7$	$1,3 \pm 1,6$	$t = -0,838$	
RP (celkové)			$30,1 \pm 3,0$	$7,5 \pm 2,7$		$p = 0,415$	

### 3.3. Analýza dat

Data byla vyhodnocena pomocí vizuální analýzy z videozáznamů. Vizuální hodnocení bylo provedeno podle modifikovaných metodik Fořta a kol. (2019) a Hossaina a kol. (2019) k vypočítání počtu soubojů, doby trvání soubojů, jakož i k rozpoznání iniciátora souboje, vítěze souboje a vyhýbavého chování (viz Tab. 6). Ustanovení dominance bylo stanoveno jako doba, kdy poslední agonistická událost vedla k trvalému vyhýbání se jednoho soupeře souboji, kontaktu nebo pobytu v blízkosti dominantního raka. Na podporu tohoto stanovení byl také vzat v úvahu počet zahájených a vyhraných soubojů.

Hmotnost párů raků použitých v experimentu, a také výsledky interakcí mezi oběma skupinami byly testovány pomocí Wilcoxonova testu. Chí-kvadrátový test ( $\chi^2$ ) byl použit k testování dominance na základě pozorovaných hodnot. Celkový počet soubojů, celková doba trvání soubojů a průměrná doba trvání soubojů jednotlivých párů byly testovány Kruskal-Wallisovým testem následovaným vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin pro posouzení rozdílu mezi dvěma danými skupinami. Nulová hypotéza byla ve všech testech tohoto experimentu odmítnuta při  $\alpha < 0,05$ . Statistické analýzy byly prováděny s použitím programu IBM SPSS Statistics V22.0.

Tab. 6: Definice sledovaných agonistických interakcí mezi rakem mramorovaným a rakem pruhovaným; upraveno podle Fořta a kol. (2018) a Hossaina a kol. (2019).

Událost	Definice
Kontakt	Dotek klepety, tělem (krunýřem – karapaxem, zadečkem) spíše než anténami a antenulami
Vyhýbání	Ústup od blížícího se raka, který nevykazoval ohrožující chování
Hrozba	Přiblížení s příznaky varování – především zvedání klepet a mávání jimi
Vítěz	Jednotlivec, který neunikne ze souboje nebo který opustí soupeře, který je přitisknutý k zemi nebo zůstává nehybný. Ve velmi malém počtu případů, kdy oba jednotlivci současně ustoupí, není zaznamenán žádný vítěz



## 4. Výsledky

Během mezidruhových interakcí v nepřítomnosti úkrytu nebyly pozorovány významné rozdíly v iniciaci kontaktu ( $t = 0,780$ ,  $p = 0,449$ ) a vyhýbavém chování ( $t = -1,140$ ,  $p = 0,273$ ) mezi raky mramorovanými a raky pruhovanými (Tab. 7). Ani v případě iniciace kontaktu v přítomnosti úkrytu nebyl prokázán významný rozdíl ( $t = 1,731$ ,  $p = 0,03$ ). Vyhýbavé chování raků mramorovaných bylo však během interakcí v přítomnosti úkrytu významně méně časté než u raků pruhovaných ( $t = -2,850$ ,  $p = 0,012$ ) a to především u samic ( $t = -8,167$ ,  $p < 0,0001$ ). Raci mramorovaní také iniciovali významně vyšší počet soubojů ( $t_{\text{bez úkrytu}} = 6,268$ ,  $p < 0,001$ ;  $t_{\text{s úkrytem}} = 2,083$ ,  $p = 0,047$ ) a vyhráli významně více soubojů ( $t_{\text{bez úkrytu}} = 6,796$ ,  $p < 0,001$ ;  $t_{\text{s úkrytem}} = 2,063$ ,  $p = 0,049$ ) než raci pruhovaní a to jak v přítomnosti, tak v nepřítomnosti úkrytu (Tab. 7). Ve zmiňovaných parametrech neměla ne/přítomnost úkrytu statisticky významný vliv na výsledek interakcí testovaných skupin (rak mramorovaný a samec raka pruhovaného, rak mramorovaný a samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasey),  $p < 0,05$ .

Tab. 7: Agonistické interakce raků mramorovaných (RM) a raků pruhovaných (RP) za nepřítomnosti a za přítomnosti úkrytu. Lišící se horní indexy písmen (<sup>a</sup>, <sup>b</sup>) ve skupinách s a bez úkrytu značí statisticky významné rozdíly mezi příslušnými páry (rak mramorovaný vs. samec raka pruhovaného, rak mramorovaný vs. samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasey) v daném parametru. Statisticky nevýznamné rozdíly neindikovány. Hodnoty jsou uvedeny jako průměr  $\pm$  SD; Wilcoxonův test,  $p < 0,05$ .

Skupina	Rak	Iniciátor kontaktu (%)	Vyhýbavé chování (%)	Iniciátor souboje (%)	Vítěz (%)
Bez úkrytu	RM	51,7 $\pm$ 35,7	46,8 $\pm$ 39,1	67,7 $\pm$ 27,4	59,3 $\pm$ 37,9
	RP (samec)	48,3 $\pm$ 35,7	53,1 $\pm$ 39,1	32,3 $\pm$ 27,4	40,6 $\pm$ 37,9
	RM	61,0 $\pm$ 32,8	31,1 $\pm$ 37,6	67,1 $\pm$ 42,6 <sup>b</sup>	62,5 $\pm$ 42,9
	RP (samice)	38,9 $\pm$ 32,8	68,9 $\pm$ 37,6	32,8 $\pm$ 42,6 <sup>a</sup>	37,5 $\pm$ 42,9
	RM (celkové)	55,9 $\pm$ 29,5	39,7 $\pm$ 35,0	75,7 $\pm$ 15,6 <sup>b</sup>	71,2 $\pm$ 12,1 <sup>b</sup>
	RP (celkové)	44,1 $\pm$ 29,5	60,3 $\pm$ 35,0	24,3 $\pm$ 15,6 <sup>a</sup>	28,8 $\pm$ 12,1 <sup>a</sup>
S úkrytem	RM	62,1 $\pm$ 38,9	21,4 $\pm$ 35,7	70,2 $\pm$ 41,9	71,4 $\pm$ 48,8
	RP (samec)	37,9 $\pm$ 38,9	78,6 $\pm$ 35,7	29,7 $\pm$ 41,9	28,6 $\pm$ 48,8
	RM	56,2 $\pm$ 48,7	5,5 $\pm$ 17,3 <sup>a</sup>	50,0 $\pm$ 52,7	40,0 $\pm$ 51,6
	RP (samice)	43,8 $\pm$ 48,7	94,5 $\pm$ 17,3 <sup>b</sup>	50,0 $\pm$ 52,7	60,0 $\pm$ 51,6
	RM (celkové)	69,0 $\pm$ 36,9	18,6 $\pm$ 31,6 <sup>b</sup>	78,7 $\pm$ 37,1 <sup>b</sup>	75,0 $\pm$ 46,3 <sup>b</sup>

RP (celkové)	31,0 ± 36,9	81,4 ± 31,6 <sup>a</sup>	21,3 ± 37,1 <sup>a</sup>	25,0 ± 46,3 <sup>a</sup>
--------------	-------------	--------------------------	--------------------------	--------------------------

Ve skupině bez přítomnosti úkrytu byla ustanovena dominance u 80,0 % párů. V případě skupiny s úkrytem se jednalo o 41,2 % párů (Tab. 8). Raci mramorovaní dominovali nad raky pruhovanými v obou skupinách ( $\chi^2$  test bez úkrytu = 10,667;  $p = 0,001$ ;  $\chi^2$  test s úkrytem = 7,143;  $p = 0,008$ ). Páry s neustanovenou dominancí byly pozorovány napříč skupinami (Tab. 8). Raci mramorovaní ustanovili významně větší dominanci nad samicemi raka pruhovaného v nepřítomnosti ( $\chi^2$  test = 9,000,  $p = 0,003$ ) i v přítomnosti úkrytu ( $\chi^2$  test = 8,000,  $p = 0,005$ ), nikoliv však nad samci ( $\chi^2$  test bez úkrytu = 2,000,  $p = 0,157$ ;  $\chi^2$  test s úkrytem = 0,607,  $p = 0,414$ ; Tab. 8). Ne/přítomnost úkrytu neměla statisticky významný vliv na úroveň ustanovené dominance testovaných skupin (rak mramorovaný a samec raka pruhovaného, rak mramorovaný a samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasety),  $p < 0,05$ .

Tab. 8: Dominance raků mramorovaných (RM) a raků pruhovaných (RP) za nepřítomnosti a za přítomnosti úkrytu. Čísla v závorkách vyjadřují počet párů raků. Lišící se horní indexy písmen (<sup>a, b</sup>) ve skupinách s a bez úkrytu značí statisticky významné rozdíly mezi příslušnými páry (rak mramorovaný vs. samec raka pruhovaného, rak mramorovaný vs. samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasety) v daném parametru. Statisticky nevýznamné rozdíly neindikovány; Chí-kvadrátový ( $\chi^2$ ) test,  $p < 0,05$ .

Skupina	Rak	Ustanovená dominance (%)	Neustanovená dominance (%)	Podíl z ustanovené dominance (%)	$\chi^2$	
<b>Bez úkrytu</b>	RM	70,0 (7)	20,0 (2)	87,5 <sup>b</sup>	$\chi^2 = 9,000$ , $p = 0,003$	
	RP (samice)	10,0 (1)		12,5 <sup>a</sup>		
	RM	60,0 (3)	20,0 (1)	75,0	$\chi^2 = 2,000$ , $p = 0,157$	
	RP (samec)	20,0 (1)		25,0		
		RM (celkové)	66,7 (10)	20,0 (3)	83,3 <sup>b</sup>	$\chi^2 = 10,667$ , $p = 0,001$
		RP (celkové)	13,3 (2)		16,7 <sup>a</sup>	
<b>S úkrytem</b>	RM	40,0 (4)	60,0 (6)	100 <sup>b</sup>	$\chi^2 = 8,000$ , $p = 0,005$	
	RP (samice)	0,0 (0)		0 <sup>a</sup>		
	RM	28,6 (2)	57,1 (4)	66,7	$\chi^2 = 0,607$ , $p = 0,414$	
	RP (samec)	14,3 (1)		33,3		
		RM (celkové)	35,3 (6)	58,8 (10)	85,7 <sup>b</sup>	$\chi^2 = 7,143$ , $p = 0,008$
		RP (celkové)	5,9 (1)		14,3 <sup>a</sup>	

U 82,3 % (52,9 % + 29,4 %) párů byla ustanovena dominance obsazením úkrytu jedním ze soupeřů ve skupině s úkrytem (Tab. 9). Páry s neustanovenou dominancí nad úkrytem byly pozorovány ve skupině raků mramorovaných se samicemi i samci raků pruhovaných. Nebyl zjištěn žádný významný rozdíl v dominanci nad úkrytem mezi studovanými druhy, ačkoliv procento raků mramorovaných bylo vždy o něco vyšší, než u raka pruhovaného ( $\chi^2$  test = 2,286,  $p = 0,131$ ; Tab. 9).

Tab. 9: Dominance raků mramorovaných (RM) a raků pruhovaných (RP) obsazením úkrytu ve skupině s přítomností úkrytu. Čísla v závorkách vyjadřují počet párů raků. Mezi příslušnými páry (rak mramorovaný vs. samec raka pruhovaného, rak mramorovaný vs. samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasety) nebyly nalezeny statisticky významné rozdíly při  $p < 0,05$ ; Chí-kvadrátový ( $\chi^2$ ) test.

Rak	Ustanovená dominance (%)	Neustanovená dominance (%)	Podíl z ustanovené dominance (%)	$\chi^2$
RM	60,0 (6)		66,7	$\chi^2 = 2,000$ , $p = 0,157$
RP (samice)	30,0 (3)	10,0 (1)	33,3	
RM	42,9 (3)		60,1	$\chi^2 = 0,400$ , $p = 0,527$
RP (samec)	28,6 (2)	28,6 (2)	39,9	
RM (celkové)	52,9 (9)		64,2	$\chi^2 = 2,286$ , $p = 0,131$
RP (celkové)	29,4 (5)	17,6 (3)	35,8	

Celkový počet soubojů a celkové trvání souboje na pár bylo u skupiny bez přítomnosti úkrytu výrazně vyšší, než u skupiny s přítomností úkrytu ( $z = -2,842$ ,  $p = 0,005$ ;  $z = -2,416$ ,  $p = 0,019$ ), průměrné trvání boje však bylo kratší ( $z = -2,267$ ,  $p = 0,028$ ). Také celkový počet soubojů párů se samicemi ze skupiny bez přítomnosti úkrytu byl významně vyšší, než u párů se samicemi ze skupiny s přítomností úkrytu ( $z = -2,537$ ,  $p = 0,015$ ) (Tab. 10). Ačkoliv byly absolutní hodnoty celkového počtu soubojů a jejich trvání vyšší u skupiny raků mramorovaných se samci raka pruhovaného v přítomnosti i nepřítomnosti úkrytů, tyto se statisticky významně nelišily od skupin se samicemi raka pruhovaného,  $p < 0,05$ .

Tab. 10: Celkový počet soubojů na pár, celkové trvání souboje na pár a průměrné trvání souboje mezi raky mramorovanými (RM) a raky pruhovanými (RP) za nepřítomnosti a za přítomnosti úkrytu. Lišící se horní indexy symbolů (\*, \*\*) značí statisticky významné rozdíly mezi páry (rak mramorovaný a samec raka pruhovaného, rak mramorovaný a samice raka pruhovaného, příp. kombinované datasety) skupin s úkrytem a bez úkrytu. Statisticky nevýznamné rozdíly neindikovány. Hodnoty jsou uvedeny jako průměr ± SD; Kruskal-Wallisův test následovaný vícenásobným porovnáním průměrného pořadí všech skupin,  $p < 0,05$ .

Skupina	Raci	Celkový počet soubojů	Celkové trvání souboje (s)	Průměrné trvání souboje (s)
Bez úkrytu	RM x RP (samec)	4,6 ± 2,1	304,4 ± 215,5	71,5 ± 48,6
	RM x RP (samice)	2,5 ± 2,2**	160,7 ± 183,6	57,2 ± 24,2
	RM x RP (celkové)	3,2 ± 2,3**	195,6 ± 199,8**	68,7 ± 34,4*
S úkrytem	RM x RP (samec)	1,6 ± 2,4	118,1 ± 236,1	63,1 ± 38,5
	RM x RP (samice)	0,4 ± 0,5*	40,9 ± 46,8	102,3 ± 65,2
	RM x RP (celkové)	0,9 ± 1,7*	72,7 ± 157,5*	85,5 ± 55,3**

## 5. Diskuze

Směr a rychlost dalšího šíření invazivních druhů se dá často jen těžko odhadovat. Porozumět mechanismům nahrazování jednoho invazivního druhu druhým je důležitým předpokladem pro předpověď jejich dalšího šíření a odhad jejich dopadů. V případě raků bylo agresivní chování v mezidruhových interakcích označeno jako jeden z hlavních rysů určujících jejich ne/úspěšnost (Capelli a Munjal, 1982; Usio a kol., 2001). Rak mramorovaný a rak pruhovaný jsou příkladem invazivních raků s vysokou podobností svého působení na sladkovodní ekosystémy. Podstatně více je dnes známo o negativním působení raka pruhovaného, jeho porovnání s nově se objevujícím rakiem mramorovaným je tedy více než zajímavé, neboť nám umožňuje v kontextu vyhodnotit invazivní schopnost tohoto prominentního druhu (Penk a kol., 2017). Oba raci jsou dnes zahrnuti v Seznamu invazivních nepůvodních druhů v EU (Nařízení EU 1143/2014), v případě raka mramorovaného jsou však informace prokazující jeho prokázané negativní působení v ekosystémech velmi sporé a na jeho nebezpečnost je usuzováno především s ohledem na jeho biologické charakteristiky známé z uzavřených chovů. Jednou z prvních vlašovek hodnotící raka mramorovaného v kontextu jiného, již dobře rozpoznatého invazivního račího druhu je studie Linzmaiera a kol. (2018). Ti stejně jako my zkoumali přímé agonistické interakce mezi těmito dvěma druhy. V případě experimentu s úkrytem však jen měřili dobu, kterou strávily jednotlivé druhy v úkrytu a mimo něj, bez jejich vzájemné interakce. My jsme však sledovali přímý souboj těchto druhů o úkryt, což lépe reflektuje situaci sympatrického výskytu v přírodních podmínkách.

V našem experimentu jsme zjistili, že raci mramorovaní jsou agresivnější a aktivnější, než raci pruhovaní obou pohlaví. Dokázali jsme, že raci mramorovaní jsou schopni dominovat nad raky pruhovanými podobné velikosti v agonistických střetech, jak v nepřítomnosti, tak v přítomnosti úkrytu (Tab. 8), přičemž v přítomnosti úkrytu je soubojů méně a jejich celkové trvání je kratší (Tab. 10). Při takovéto dominanci raků mramorovaných by se zdálo, že preferované zdroje raků pruhovaných, jako jsou úkryty, budou v místě společného výskytu často obsazovány raky mramorovanými. Podle Linzmaiera a kol. (2018) však raci mramorovaní mohou trpět vyšší mírou predace, jelikož jejich reakce na hrozbu se zdá být nedostatečná. Na druhou stranu tito raci mohou více spoléhat na své mramorování, které jim může posloužit jako kamufláž.

Kromě toho je z výsledků našeho experimentu patrný velký vliv pohlaví raka pruhovaného na jeho chování. Vyhybavé chování raků mramorovaných bylo během interakcí v přítomnosti úkrytu významně méně časté, než u samic raků pruhovaných. Raci mramorovaní také iniciovali významně více soubojů, než samice raků pruhovaných v nepřítomnosti úkrytu (Tab. 7). Raci mramorovaní navíc ustanovili významně větší dominanci nad samicemi raka pruhovaného v nepřítomnosti i v přítomnosti úkrytu, nikoliv však nad samci (Tab. 8). Jedním z možných vysvětlení by mohlo být to, že raci pruhovaní vykazují pohlavní dimorfismus, kdy samci mají větší klepeta než samice (Souty-Grosset a kol., 2006), a jsou tedy vyrovnanějšími soupeři pro raka mramorovaného. Tomu nasvědčuje i větší počet déle trvajících soubojů raků mramorovaných se samci raků pruhovaných (Tab. 10). Linzmaier a kol. (2018) však došli k závěru, že absence pohlavního dimorfismu u raka mramorovaného mu nikterak neznemožňuje dominovat nad rakem pruhovaným, ani rakem červeným (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019).

Schopnost získat dostupné zdroje, jako jsou úkryty, je v přírodních podmínkách pro sladkovodní raky životně důležitá (Davis a Huber, 2007; Kouba a kol., 2016). Opuštěním úkrytu, které je vyvoláno jiným rakem během agresivních interakcí, se stává vytlačený jedinec zranitelným vůči predátorům (Garvey a kol., 1994; Hill a Lodge, 1994; Söderbäck, 1994). Co se týče dominance ustanovené přímým obsazením úkrytu v tomto experimentu, sice nebyl zjištěn žádný statisticky významný rozdíl mezi raky mramorovanými a raky pruhovanými, procento úspěšných raků mramorovaných bylo však vždy o něco vyšší než u raků pruhovaných (Tab. 9), což je společně se zjištěnou vyšší agresivitou a aktivitou raků mramorovaných v souladu se závěry Linzmaiera a kol. (2018), kteří se domnívají, že vysoce žádané zdroje, jako je úkryt, budou v místě jejich společného výskytu častěji obsazeny raky mramorovanými. Vytlačení raků pruhovaných z úkrytu raky mramorovanými tedy může způsobit vyšší mortalitu raků pruhovaných z důvodu predace. Je však známo, že raci pruhovaní si hloubí obvykle jednoduché a poměrně krátké nory na pobřeží jezer a rybníků a také podél břehů řek (Hamr, 2002). Norování raků mramorovaných v přírodních podmínkách nebylo doposud studováno. Zdá se, že v případě dlouhodobého sucha mají raci mramorovaní větší schopnost norování, než raci pruhovaní (Kouba a kol., 2016). V každém případě se však jeví, že oba druhy disponují schopností konstrukce vlastních nor v případě, že je počet úkrytů na lokalitě nedostatečný.

Naše studie, stejně jako Linzmaiera a kol. (2018), prokazují, že raci mramorovaní jsou dominantní v mezidruhových interakcích nad rozměrově podobnými raky pruhovanými. Další studie dokonce prokázaly, že raci mramorovaní dominují i nad jinak velmi agresivními raky červenými (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). Jsme si vědomi, že výsledky experimentů v laboratorních podmínkách nemusí být v absolutním souladu se situací ve volné přírodě, obecně vzato však pozorování v kontrolovaných podmínkách dobře koreluje s pozorováními ve volnosti (Vorburger a Ribí, 1999). Určité odlišnosti ve výsledcích vzájemných interakcí však mohou být dány např. původem experimentálních zvířat. Typicky u raka mramorovaného nejsou doposud známy jeho divoké původní populace a s výjimkou studie Linzmaiera a kol. (2018) byly všechny prozatím realizované behaviorální experimenty prováděny s využitím v zajetí odchovaných jedinců. Tito autoři prokázali, že během agonistických interakcí raků mramorovaných s raky pruhovanými jsou jedinci z volných vod méně aktivní, než ti chovaní v zajetí. Je tedy klidně možné, že rak mramorovaný v přirozených podmínkách nemusí zvítězit nad rakem pruhovaným nebo jiným invazivním rakem, ale díky své adaptabilitě se může například přizpůsobit faktorům životního prostředí tím, že začne využívat jinou niku. Poměrně značná agresivita raka mramorovaného je však zjevná – studie porovnávající tento druh s rakem červeným užíly vždy jedinců obou druhů původem z odchovu (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019), čímž tito byli velmi dobře porovnatelní. Jejich vzájemný vztah v přírodních podmínkách se sice může částečně lišit, věříme však, že tato změna nebude zásadně odlišná.

Podle Linzmaiera a kol. (2018) se raci mramorovaní zdají být velmi adaptivní a mají potenciál kompetičně vyloučit nebo koexistovat s nejběžnějšími invazivními raky v Evropě (viz např. Szendőfi a kol., 2018), což naznačují i výsledky našeho experimentu. Společně se schopnostmi kompetičně vyloučit i vysoce agresivního raka červeného, mohou raci mramorovaní představovat podstatnou hrozbu pro sladkovodní ekosystémy (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). V případě porovnání raka mramorovaného s ostatními druhy raků však lze očekávat, že na rozdíl od laboratorních podmínek bude situace při střetu v přírodních podmínkách ovlivněna i dalšími faktory. V přírodních podmínkách se totiž jedinci musí vypořádávat se soupeři různých velikostí (Kozák a kol., 2015), rizikem predace, atd. (Jimenez a Faulkes, 2011; Hossain a kol., 2019). Raci červení také rychleji rostou než raci mramorovaní (Kouba a kol., 2018) a v

případě velkých dospělých samců mají i větší klepeta (Gherardi, 2006). Závislost výsledků interakcí různých druhů raků na různých faktorech ukazují i výsledky dalších studií. Podle Fořta a kol. (2019) rak signální dominuje v agonistických interakcích nad rakem mramorovaným. Alonso a Martínez (2006) ve Španělsku zase prokázali, že raci červení (které by měl rak mramorovaný podle Jimenezové a Faulkese (2011) i Hossaina a kol. (2019) v agonistických střetnutích porazit) si v kompetici bez problémů poradí s rakem signálním. Zdá se tedy, že záleží na celé řadě faktorů, které nejsou dosud zcela prozkoumány. Navíc kromě přímých agonistických interakcí mezi soupeři mohou existovat i jiné mechanismy, které ovlivňují výsledek interakcí. Patří mezi ně například račí mor (Lodge a kol., 2000; Edgerton a kol., 2002), odlišná odezva na predaci (Söderbäck, 1994), mezidruhové páření (Butler a Stein, 1985) a hybridizace (Perry a kol., 2001a,b).



## 6. Závěr

Biologické invaze, na nichž se někteří zástupci sladkovodních raků významnou měrou podílejí, jsou nepochybně zvláště škodlivé pro fungování nově osídlených ekosystémů. Hlavním problémem úbytku původních druhů raků v Evropě je zavlečení račího moru, jehož jsou severoameričtí zástupci raků častými přenašeči. Významným problémem je pak i kompetice mezi úspěšnějšími nepůvodními a méně úspěšnými původními raky. Rak mramorovaný má potenciál být unikátním druhem s vysokým invazním potenciálem, nejen díky svému partenogenetickému způsobu reprodukce, rychlému růstu, vysoké plodnosti, časnému dospívání, časté reprodukci, značné odolnosti vůči výkyvům teplot a samozřejmě račímu moru. Experimentálně se nám podařilo prokázat také jeho vysokou agresivitu a dominanci nad rakem pruhovaným v agonistických střetnutích, přičemž další studie hlásí i jeho dominanci nad rakem červeným. Tyto druhy jsou přitom sami považovány za vysoce agresivní a problematické. Naše výsledky naznačují, že rak mramorovaný je schopen nahradit etablované populace raka pruhovaného, případně i dalších invazivních druhů raků. Je však důležité si uvědomit, že v přírodních podmínkách jsou organismy vystaveny predaci a působení velkého množství různých dalších faktorů, které mohou výsledek interakcí pozměnit. Nesmíme také zapomenout na vliv lidské činnosti, která představuje pravděpodobně vůbec největší nebezpečí nejen pro původní druhy raků, ale pro celou biotu, jelikož stála už za prvotním zavlečením nepůvodních invazivních druhů raků, potažmo račího moru, do Evropy, přičemž populace nových druhů se neustále objevují. Bohužel se zdá nepravděpodobné, že by trend nacházení nových etablovaných populací raka mramorovaného, a dokonce i dalších druhů, měl být u konce. Další rozšíření již existujících populací v již kolonizovaných oblastech se rovněž zdá nevyhnutelné.

## 7. Seznam použité literatury

- Abrahamsson, S. A. (1971). Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos*, 373-380.
- Abramovitz, J. N. (1996). Imperiled waters, impoverished future: The decline of freshwater ecosystems. *Worldwatch paper (USA)*. no. 128., Worldwatch Institute, Washington, D.C., 59 pp.
- Aklehnovich, A., & Razlutskiy, V. (2013). Distribution and spread of spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Belarus. *BioInvasions Records*, 2, 221-225.
- Alonso, F., & Martínez, R. (2006). Shelter competition between two invasive crayfish species: a laboratory study. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*, 380-381, 1121-1132.
- Aquiloni, L., & Gherardi, F. (2008). Extended mother-offspring relationships in crayfish: the return behaviour of juvenile *Procambarus clarkii*. *Ethology*, 114, 946-954.
- Aquiloni, L., Tricarico, E., & Gherardi, F. (2010). Crayfish in Italy: distribution, threats and management. *International Aquatic Research*, 2, 1-14.
- Arbačiauskas, K., Višinskienė, G., Smilgevičienė, S., & Rakauskas, V. (2011). Non-indigenous macroinvertebrate species in Lithuanian fresh waters, Part 1: Distributions, dispersal and future. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 402, 12.
- Arcella, T. E., Perry, W. L., Lodge, D. M., & Feder, J. L. (2014). The role of hybridization in a species invasion and extirpation of resident Fauna: hybrid vigor and breakdown in the rusty crayfish, *Orconectes rusticus*. *Journal of Crustacean Biology*, 34, 157-164.
- Beran, L., & Petrusek, A. (2006). First record of the invasive spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)(Crustacea: Cambaridae) in the Bohemian Forest (South Bohemia, Czech Republic). *Silva Gabreta*, 12, 143-146.
- Bergman, D. A., & Moore, P. A. (2003). Field observations of intraspecific agonistic behavior of two crayfish species, *Orconectes rusticus* and *Orconectes virilis*, in different habitats. *The Biological Bulletin*, 205, 26-35.
- Berrill, M. (1978). Distribution and ecology of crayfish in the Kawartha Lakes region of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 56, 166-177.

- Blackburn, T. M., Pyšek, P., Bacher, S., Carlton, J. T., Duncan, R. P., Jarošík, V., Wilson, J. R. U. & Richardson, D. M. (2011). A proposed unified framework for biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *26*, 333-339.
- Bohman, P., Edsman, L., Martin, P., & Scholtz, G. (2013). The first Marmorkrebs (Decapoda: Astacida: Cambaridae) in Scandinavia.
- Brewis, J. M., & Bowler, K. (1985). A study of reproductive females of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Hydrobiologia*, *121*, 145-149.
- Briede, I. (2011). Crayfish in Latvia. *Acta Biologica Universitatis Daugavpiliensis*, *11*, 83-87.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrussek, A., & Kozák, P. (2011). A successful crayfish invader is capable of facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PloS One*, *6*, e20281.
- Buřič, M., Kouba, A., & Kozak, P. (2013). Reproductive plasticity in freshwater invader: from long-term sperm storage to parthenogenesis. *PloS One*, *8*, e77597.
- Buřič, M., Kozák, P., & Kouba, A. (2009). Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, *174*, 329-337.
- Butchart, S. H., Walpole, M., Collen, B., Van Strien, A., Scharlemann, J. P., Almond, R. E., Baillie, J. E. M., ... & Carpenter, K. E. (2010). Global biodiversity: indicators of recent declines. *Science*, *328*, 1164-1168.
- Butler, M. J., & Stein, R. A. (1985). An analysis of the mechanisms governing species replacements in crayfish. *Oecologia*, *66*, 168-177.
- Caffrey, J. M., Baars, J. R., Barbour, J. H., Boets, P., Boon, P., Davenport, K., ... & MacIssac, H. J. (2014). Tackling invasive alien species in Europe: the top 20 issues. *Management of Biological Invasions*, *5*, 1.
- Capelli, G. M., & Munjal, B. L. (1982). Aggressive interactions and resource competition in relation to species displacement among crayfish of the genus *Orconectes*. *Journal of Crustacean Biology*, *2*, 486-492.
- Catford, J. A., Vesk, P. A., Richardson, D. M., & Pyšek, P. (2012). Quantifying levels of biological invasion: towards the objective classification of invaded and invulnerable ecosystems. *Global Change Biology*, *18*, 44-62.

- Cerenius, L., Bangyeekhun, E., Keyser, P., Söderhäll, I., & Söderhäll, K. (2003). Host prophenoloxidase expression in freshwater crayfish is linked to increased resistance to the crayfish plague fungus, *Aphanomyces astaci*. *Cellular Microbiology*, *5*, 353-357.
- Cohen, A. N., & Carlton, J. T. (1998). Accelerating invasion rate in a highly invaded estuary. *Science*, *279*, 555-558.
- Crandall, K. A., & De Grave, S. (2017). An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list. *Journal of Crustacean Biology*, *37*, 615-653.
- Davis, K., & Huber, R. (2007). Activity patterns, behavioural repertoires, and agonistic interactions of crayfish: a non-manipulative field study. *Behaviour*, *144*, 229-247.
- Deidun, A., Sciberras, A., Formosa, J., Zava, B., Insacco, G., Corsini-Foka, M., & Crandall, K. A. (2018). Invasion by non-indigenous freshwater decapods of Malta and Sicily, central Mediterranean Sea. *Journal of Crustacean Biology*, *38*, 748-753.
- Di Castri, F. (1990). On invading species and invaded ecosystems: the interplay of historical chance and biological necessity. In *Biological invasions in Europe and the Mediterranean Basin* (pp. 3-16). Springer, Dordrecht.
- Dorn, N. J., & Trexler, J. C. (2007). Crayfish assemblage shifts in a large drought-prone wetland: the roles of hydrology and competition. *Freshwater Biology*, *52*, 2399-2411.
- Dudgeon, D., Arthington, A. H., Gessner, M. O., Kawabata, Z. I., Knowler, D. J., Lévêque, C., Naiman, R. J., Prieur-Richard, A. H., Soto, D., Stiassny, M. L. J., & Sullivan, C. A. (2006). Freshwater biodiversity: importance, threats, status and conservation challenges. *Biological Reviews*, *81*, 163-182.
- Dunoyer, L., Dijoux, L., Bollache, L., & Lagrue, C. (2014). Effects of crayfish on leaf litter breakdown and shredder prey: are native and introduced species functionally redundant?. *Biological Invasions*, *16*, 1545-1555.
- Edgerton, B. F., Evans, L. H., Stephens, F. J., & Overstreet, R. M. (2002). Synopsis of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture*, *206*, 57-135.
- Ercoli, F., Ruokonen, T. J., Hämäläinen, H., & Jones, R. I. (2014). Does the introduced signal crayfish occupy an equivalent trophic niche to the lost native noble crayfish in boreal lakes?. *Biological Invasions*, *16*, 2025-2036.

- Ercoli, F., Ruokonen, T. J., Koistinen, S., Jones, R. I., & Hämäläinen, H. (2015). The introduced signal crayfish and native noble crayfish have different effects on sublittoral macroinvertebrate assemblages in boreal lakes. *Freshwater Biology*, *60*, 1688-1698.
- Essl, F., Nehring, S., Klingenstein, F., Milasowszky, N., Nowack, C., & Rabitsch, W. (2011). Review of risk assessment systems of IAS in Europe and introducing the German–Austrian Black List Information System (GABLIS). *Journal for Nature Conservation*, *19*, 339-350.
- Estonian Research Council (2018) Invasive marbled crayfish found in Narva power plant cooling canal. Posted at June 8, 2018 at <https://phys.org/news/2018-06-invasive-marbled-crayfish-narva-power.html>
- European Commission (2014). Regulation EU No 1143/2014 on the prevention and management of the introduction and spread of invasive alien species, Brussels
- Everett, R. A. (2000). Patterns and pathways of biological invasions. *Trends in Ecology & Evolution*, *15*, 177-178.
- Faulkes, Z. (2015). The global trade in crayfish as pets. *Crustacean Research*, *44*, 75-92.
- Ferincz, Á., Kováts, N., Benkö-Kiss, A., & Paulovits, G. (2014). New record of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in the catchment of Lake Balaton (Hungary). *BioInvasions Rec*, *3*, 35-38.
- Filipová, L., Lieb, D. A., Grandjean, F., & Petrusek, A. (2011). Haplotype variation in the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*: colonization of Europe and genetic diversity of native stocks. *Journal of the North American Benthological Society*, *30*, 871-881.
- Fořt, M., Hossain, M. S., Kouba, A., Buřič, M., & Kozák, P. (2019). Agonistic interactions and dominance establishment in three crayfish species non-native to Europe. *Limnologica*, *74*, 73-79.
- Foster, H. R., & Keller, T. A. (2011). Flow in culverts as a potential mechanism of stream fragmentation for native and nonindigenous crayfish species. *Journal of the North American Benthological Society*, *30*, 1129-1137.
- Füreder, L., & Pöckl, M. (2007) Ecological traits of aquatic NIS invading Austrian fresh waters. In: Gherardi F. (eds) Biological invaders in inland waters: Profiles, distribution, and threats. *Invading Nature - Springer Series In Invasion Ecology*, *2*.

- Gallardo, B., Clavero, M., Sánchez, M. I., & Vilà, M. (2016). Global ecological impacts of invasive species in aquatic ecosystems. *Global Change Biology*, 22, 151-163.
- Garvey, J. E., Rettig, J. E., Stein, R. A., Lodge, D. M., & Klosiewski, S. P. (2003). Scale-dependent associations among fish predation, littoral habitat, and distributions of crayfish species. *Ecology*, 84, 3339-3348.
- Garvey, J. E., Stein, R. A., & Thomas, H. M. (1994). Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology*, 75, 532-547.
- Genovesi, P. (2005). Eradications of invasive alien species in Europe: a review. *Biological Invasions*, 7, 127-133.
- Genovesi, P., & Shine, C. (2004). *European strategy on invasive alien species: Convention on the Conservation of European Wildlife and Habitats (Bern Convention)*, 18-137, Council of Europe.
- Gherardi, F. (2006). Crayfish invading Europe: the case study of *Procambarus clarkii*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 39, 175-191.
- Gherardi, F. (2011). Towards a sustainable human use of freshwater crayfish (Crustacea, Decapoda, Astacidea). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 401, 02.
- Gherardi, F., & Acquistapace, P. (2007). Invasive crayfish in Europe: the impact of *Procambarus clarkii* on the littoral community of a Mediterranean lake. *Freshwater Biology*, 52, 1249-1259.
- Gherardi, F., Aquiloni, L., & Tricarico, E. (2012). Revisiting social recognition systems in invertebrates. *Animal Cognition*, 15, 745-762.
- Gherardi, F., & Cioni, A. (2004). Agonism and interference competition in freshwater decapods. *Behaviour*, 141, 1297-1324.
- Gherardi, F., & Daniels, W. H. (2004). Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. *Canadian Journal of Zoology*, 82, 1923-1932.
- Govedič, M. (2017). First record of the spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in Slovenia—300 km upstream from its known distribution in the Drava River. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 418, 7.
- Grandjean, F., Cornuault, B., Archambault, S., Bramard, M., & Otrebsky, G. (2000). Life history and population biology of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*

*pallipes*, in a brook from the Poitou-Charentes region (France). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 356, 55-70.

- Guan, R. Z., & Wiles, P. R. (1997). Ecological Impact of Introduced Crayfish on Benthic Fishes in a British Lowland River: Impacto Ecológico de un Langostino de Río Introducido en Poblaciones de Peces Bentónicos de un Río de las Tierras Bajas Británicas. *Conservation Biology*, 11, 641-647.
- 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. *Nature Ecology & Evolution*, 2, 567.
- Hale, P., Wilson, J., Loughman, Z., & Henkanaththegedara, S. (2016). Potential impacts of invasive crayfish on native crayfish: insights from laboratory experiments. *Aquatic Invasions*, 11.
- Hamr, P. (2002). *Orconectes*. *Biology of Freshwater Crayfish*, 585-608.
- Hanshew, B. A., & Garcia, T. S. (2012). Invasion of the shelter snatchers: behavioural plasticity in invasive red swamp crayfish, *Procambarus clarkii*. *Freshwater Biology*, 57, 2285-2296.
- Hayes, N. M., Butkas, K. J., Olden, J. D., & Jake Vander Zanden, M. (2009). Behavioural and growth differences between experienced and naive populations of a native crayfish in the presence of invasive rusty crayfish. *Freshwater Biology*, 54, 1876-1887.
- Henttonen, P. & Huner, J.V. (1999): The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. - In: F. Gherardi & D.M. Holdich (eds.). *Crayfish in Europe as Alien Species. How to Make the Best of a Bad Situation? Crustacean Issues*, 11, 13-22. Rotterdam.
- Hill, A. M., & Lodge, D. M. (1994). Diel changes in resource demand: competition and predation in species replacement among crayfishes. *Ecology*, 75, 2118-2126.
- Hill, A. M., & Lodge, D. M. (1999). Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: the roles of competition and predation. *Ecological Applications*, 9, 678-690.
- Hill, A. M., Sinars, D. M., & Lodge, D. M. (1993). Invasion of an occupied niche by the crayfish *Orconectes rusticus*: potential importance of growth and mortality. *Oecologia*, 94, 303-306.

- Hobbs Jr, H. H. (1988). Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*, 52-82.
- Hobbs Jr, H. H., Hobbs III, H. H., & Daniel, M. A. (1977). A review of the troglobitic decapod crustaceans of the Americas. *Smithsonian Contributions to Zoology*.
- Holdich, D. M. (2002). Background and functional morphology. *Biology of Freshwater Crayfish*, 3-29.
- Holdich, D. M., Ackefors, H., Gherardi, F., Rogers, W. D., & Skurdal, J. (1999). Native and alien crayfish in Europe: Some conclusions. *Crustacean Issues*, 11, 281-292.
- Holdich, D., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füreder, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbøl, T., & Vigneux, E., (2006). Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noël, P., Reynolds, J. D., Haffner, P. *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, 49-130.
- Holdich, D. M., Reynolds, J. D., Souty-Grosset, C., & Sibley, P. J. (2009). A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, 11, 394-395.
- Hossain, M. S., 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., Patoka, J., Kouba, A., & Buřič, M. (2018). Clonal crayfish as biological model: a review on marbled crayfish. *Biologia*, 1-15.
- Hudina, S., Hock, K., Radović, A., Klobučar, G., Petković, J., Jelić, M., & Maguire, I. (2016). Species-specific differences in dynamics of agonistic interactions may contribute to the competitive advantage of the invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) over the native narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 49, 147-157.
- Hulme, P. E. (2009). Trade, transport and trouble: managing invasive species pathways in an era of globalization. *Journal of Applied Ecology*, 46, 10-18.
- Hulme, P. E., Bacher, S., Kenis, M., Klotz, S., Kühn, I., Minchin, D., & Pyšek, P. (2006). Grasping at the routes of biological invasions: a framework for integrating pathways into policy. *Journal of Applied Ecology*, 45, 403-414.



- Huner, J. V. (2002). *Procambarus*. *Biology of Freshwater Crayfish*, 541-584.
- Huner, J. V., & Barr, J. E. (1991). *Red Swamp Crawfish: Biology and Exploitation; Louisiana Sea Grant College Program*. Center for Wetland Resources, Louisiana State Univ..
- Cherkashina, N. Y. (1999). *Caspiastacus pachypus* (Rathke, 1837), its biology and distribution. *Freshw. Crayfish*, 12, 846-853.
- Chucholl, C., Stich, H. B., & Maier, G. (2008). Aggressive interactions and competition for shelter between a recently introduced and an established invasive crayfish: *Orconectes immunis* vs. *O. limosus*. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie*, 172, 27-36.
- James, J., Thomas, J. R., Ellis, A., Young, K. A., England, J., & Cable, J. (2016). Over-invasion in a freshwater ecosystem: newly introduced virile crayfish (*Orconectes virilis*) outcompete established invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 49, 9-18.
- Janský, V., & Mutkovič, A. (2010). Marbled crayfish—*Procambarus* sp.(Crustacea: decapoda: cambaridae)—first find in Slovakia. *Acta Rer Natur Mus Nat Slov*, 56, 64-67.
- Jeschke, J., Aparicio, L. G., Haider, S., Heger, T., Lortie, C., Pyšek, P., & Strayer, D. (2012). Support for major hypotheses in invasion biology is uneven and declining. *NeoBiota*, 14, 1.
- Jeschke, J. M., & Pyšek, P. (2018). Tens rule. *Invasion biology: hypotheses and evidence*. Wallingford, UK: CABI, 124-132.
- 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.
- Jones, S. N., & Bergey, E. A. (2007). Habitat segregation in stream crayfishes: implications for conservation. *Journal of the North American Benthological Society*, 26, 134-144.
- Kaldre, K., Meženin, A., Paaver, T. (2012). Marbled crayfish (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) resistance and survival rates at low (under 5 °C) temperatures during winter period. In:

*Book of Abstracts, International Association of Astacology, 19, Innsbruck, Rakousko, p. 75.*

- Kaur, B., Kour, R., Bhatia, S., & Sharma, K. K. (2014). Diversity of invasive alien species of Jammu district (Jammu and Kashmir). *International Journal of Interdisciplinary and Multidisciplinary Studies, 1*, 214-222.
- Kawai, T., Scholtz, G., Morioka, S., Ramanamandimby, F., Lukhaup, C., & Hanamura, Y. (2009). Parthenogenetic alien crayfish (Decapoda: Cambaridae) spreading in Madagascar. *Journal of Crustacean Biology, 29*, 562-567.
- Kawai, T., & Takahata, M. (2010). Biology of crayfish. *Sapporo, Japan: Hokkaido University Press, Japan.*
- Kestrup, Å. M. & Ricciardi, A. (2009). Environmental heterogeneity limits the local dominance of an invasive freshwater crustacean. *Biological Invasions, 11*, 2095-2105.
- Kettunen, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Pagad, S., Starfinger, U., ten Brink, P., & Shine, C. (2009). Technical support to EU strategy on invasive alien species (IAS). *Institute for European Environmental Policy (IEEP).*
- Klocker, C. A., & Strayer, D. L. (2004). Interactions among an invasive crayfish (*Orconectes rusticus*), a native crayfish (*Orconectes limosus*), and native bivalves (Sphaeriidae and Unionidae). *Northeastern Naturalist, 11*, 167-179.
- Kouba, A., Lipták, B., Kubec, J., Bláha, M., Veselý, L., Niksirat, H., Patoka, J., & Buřič, M. (2018). Survival, growth and speed of maturation: Comparison of marbled crayfish with four prominent crayfish invaders. *NEOBIOTA 2018, 10th International Conference on Biological Invasions: New Directions in Invasion Biology, Dún Laoghaire, Dublin, Ireland, 3–7 September 2018*, p. 68.
- Kouba, A., Petrussek, A., & Kozák, P. (2014). Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems, 413*, 05.
- Kouba, A., Tíkal, J., Císař, P., Veselý, L., Fořt, M., Příborský, J., Patoka, J., & Buřič, M. (2016). The significance of droughts for hyporheic dwellers: evidence from freshwater crayfish. *Scientific Reports, 6*, 26569.
- Kozák, P., Buřič, M., & Polícar, T. (2006). The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture, 380-381*, 1171-1182.

- Kozák, P., Ďuriš, Z., Petrusek, 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.
- Kozák, P., Polícar, T., Buřič, M., & Kouba, A. (2009). Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR (2. přepracované vydání). *Edice Metodik (technologická řada)*, Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Fakulta rybářství a ochrany vod., Vodňany.
- Kozubíková, E., Viljamaa-Dirks, S., Heinikainen, S., & Petrusek, A. (2011). Spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* carry a novel genotype of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*. *Journal of Invertebrate Pathology*, 108, 214-216.
- Kuhlmann, M. L. (2008). Do invading rusty crayfish interfere with reproduction in a native congener?. *Journal of Crustacean Biology*, 28, 461-465.
- Kuhlmann, M. L., Badylak, S. M., & Carvin, E. L. (2008). Testing the differential predation hypothesis for the invasion of rusty crayfish in a stream community: laboratory and field experiments. *Freshwater Biology*, 53, 113-128.
- Kuhlmann, M. L., & Hazelton, P. D. (2007). Invasion of the upper Susquehanna River watershed by rusty crayfish (*Orconectes rusticus*). *Northeastern Naturalist*, 14, 507-519.
- Kumschick, S., Bacher, S., Dawson, W., Heikkilä, J., Sendek, A., Pluess, T., Robinson, T. B., & Kuhn, I. (2012). A conceptual framework for prioritization of invasive alien species for management according to their impact. *NeoBiota*, 15, 69–100.
- Lagrange, C., Podgorniak, T., Lecerf, A., & Bollache, L. (2014). An invasive species may be better than none: invasive signal and native noble crayfish have similar community effects. *Freshwater Biology*, 59, 1982-1995.
- Larson, E. R., & Magoulick, D. D. (2009). Does juvenile competition explain displacement of a native crayfish by an introduced crayfish?. *Biological Invasions*, 11, 725-735.
- Larson, E. R., Magoulick, D. D., Turner, C., & Laycock, K. H. (2009). Disturbance and species displacement: different tolerances to stream drying and desiccation in a native and an invasive crayfish. *Freshwater Biology*, 54, 1899-1908.
- Latzer, D., & Pekny, R. (2018). Erstnachweis des Marmorkrebses für Österreich in Salzburg. *Salzburgs Fischerei*, 24-31

- Lieb, D. A., Bouchard, R. W., & Carline, R. F. (2011). Crayfish fauna of southeastern Pennsylvania: distributions, ecology, and changes over the last century. *Journal of Crustacean Biology*, 31, 166-178.
- 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.
- Lipták, B., Mojžišová, M., Grul'a, D., Christophoryová, J., Jablonski, D., Bláha, M., Petrusek, A., & Kouba, A. (2017). Slovak section of the Danube has its well-established breeding ground of marbled crayfish *Procambarus fallax* f. *virginalis*. *Knowledge & Management of Aquatic Ecosystems*, 418, 40.
- Lipták, B., Mrugała, A., Pekárik, L., Mutkovič, A., Grul'a, D., Petrusek, A., & Kouba, A. (2016). Expansion of the marbled crayfish in Slovakia: beginning of an invasion in the Danube catchment?. *Journal of Limnology*, 75.
- Lipták, B., Veselý, L., Ercoli, F., Bláha, M., Buřič, M., Ruokonen, T. J., & Kouba, A. (2019). Trophic role of marbled crayfish in a lentic freshwater ecosystem. *Aquatic Invasions*, 14.
- Lodge, D. M., Deines, A., Gherardi, F., Yeo, D. C., Arcella, T., Baldrige, A. K., ... & Zeng, Y. (2012). Global introductions of crayfishes: evaluating the impact of species invasions on ecosystem services. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 43, 449-472.
- Lodge, D. M., Kratz, T. K., & Capelli, G. M. (1986). Long-term dynamics of three crayfish species in Trout Lake, Wisconsin. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 43, 993-998.
- Lodge, D. M., Taylor, C. A., Holdich, D. M., & Skurdal, J. (2000). Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: lessons from Europe. *Fisheries*, 25, 7-20.
- 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.
- Loughman, Z. J., Simon, T. P., & Welsh, S. A. (2009). West Virginia crayfishes (Decapoda: Cambaridae): observations on distribution, natural history, and conservation. *Northeastern Naturalist*, 16, 225-239.
- Loughman, Z. J., & Welsh, S. A. (2010). Distribution and conservation standing of West Virginia crayfishes. *Southeastern Naturalist*, 9, 63-79.

- Lowe, S., Browne, M., Boudjelas, S., & De Poorter, M. (2000). *100 of the world's worst invasive alien species: a selection from the global invasive species database* (Vol. 12). Auckland: Invasive Species Specialist Group.
- Lukhaup, C. (2001). *Procambarus* sp.–der Marmorkrebs. *Aquaristik aktuell*, 7, 48-51.
- Lyko, F. (2017). The marbled crayfish (Decapoda: Cambaridae) represents an independent new species. *Zootaxa*, 4363, 544-552.
- Magoulick, D. D., & DiStefano, R. J. (2007). Invasive crayfish *Orconectes neglectus* threatens native crayfishes in the Spring River drainage of Arkansas and Missouri. *Southeastern Naturalist*, 6, 141-151.
- 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, P., Dorn, N. J., Kawai, T., van der Heiden, C., & Scholtz, G. (2010a). The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contributions to Zoology*, 79.
- Martin, P., Kohlmann, K., & Scholtz, G. (2007). The parthenogenetic Marmorkrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. *Naturwissenschaften*, 94, 843-846.
- Martin, P., Shen, H., Füllner, G., & Scholtz, G. (2010b). The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems. *Aquatic Invasions*, 5, 397-403.
- 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.
- Mather, M. E., & Stein, R. A. (1993). Direct and indirect effects of fish predation on the replacement of a native crayfish by an invading congener. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, 50, 1279-1288.
- Mazza, G., Reboleira, A. S. P. S., Goncalves, F., Aquiloni, L., Inghilesi, A. F., Spigoli, D., Stoch, F., Taiti, S., Gherardi, F., & Tricarico, E. (2014). 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*, 76, 62-65

- McClain, W. R., & Romaine, R. P. (2007). Procambarid crayfish: life history and biology. *Southern Regional Aquaculture Center, 2403*.
- McNeely, J. A. (Ed.). (2001). *Global strategy on invasive alien species*. IUCN.
- Novitsky, R. A., & Son, M. O. (2016). The first records of Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*](Crustacea, Decapoda, Cambaridae) in Ukraine. *Ecologica Montenegrina, 5*, 44-46.
- Olden, J. D., McCarthy, J. M., Maxted, J. T., Fetzer, W. W., & Vander Zanden, M. J. (2006). The rapid spread of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) with observations on native crayfish declines in Wisconsin (USA) over the past 130 years. *Biological Invasions, 8*, 1621-1628.
- Olenin, S., Alemany, F., Cardoso, A. C., Gollasch, S., Gouletquer, P., Lehtiniemi, M., McCollin, T., Minchin, D., Miossec, L., ... & Aleksandrov, B. (2010). Marine Strategy Framework Directive Task Group 2 Report Non-indigenous species.
- Oluoch, A. O. (1990). Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia, 208*, 85-92.
- Pârvulescu, L., Paloş, C., & Molnar, P. (2009). First record of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)(Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Romania. *North-Western Journal of Zoology, 5*, 424-428.
- Pârvulescu, L., Togor, A., Lele, S. F., Scheu, S., Şinca, D., & Panteleit, J. (2017). First established population of marbled crayfish *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis* (Decapoda, Cambaridae) in Romania. *BioInvasions Record, 6*.
- Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtyl, M., Franta, P., Tropek, R., Kalous, L., Petrussek, A. & Kouba, A. (2016). Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: evidences from the Czech Republic. *Biologia, 71*, 1380-1385.
- Patoka, J., Magalhães, A. L. B., Kouba, A., Faulkes, Z., Jerikho, R., & Vitule, J. R. S. (2018a). Invasive aquatic pets: failed policies increase risks of harmful invasions. *Biodiversity and Conservation, 27*, 3037-3046.
- Patoka, J., Wardiatno, Y., Mashar, A., Yonvitner, Wowor, D., Jerikho, R., Takdir, M., Purnamasari, L., Petrtyl, M., Kalous, L., Kouba, A. & Bláha, M., (2018b). Redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868), widespread throughout Indonesia. *BioInvasions Records, 7*, 185-189.

- Penk, M., Saul, W. C., Dick, J. T., Donohue, I., Alexander, M. E., Linzmaier, S., & Jeschke, J. M. (2017). A trophic interaction framework for identifying the invasive capacity of novel organisms. *Methods in Ecology and Evolution*, *8*, 1786-1794.
- Perry, W. L., Feder, J. L., Dwyer, G., & Lodge, D. M. (2001a). Hybrid zone dynamics and species replacement between *Orconectes* crayfishes in a northern Wisconsin lake. *Evolution*, *55*, 1153-1166.
- Perry, W. L., Feder, J. L., & Lodge, D. M. (2001b). Implications of hybridization between introduced and resident *Orconectes* crayfishes. *Conservation Biology*, *15*, 1656-1666.
- Pimentel, D., McNair, S., Janecka, J., Wightman, J., Simmonds, C., O'Connell, C., Wong, E., Russel, L., Zern, J., Aquino, T., & Tsomondo, T. (2001). Economic and environmental threats of alien plant, animal, and microbe invasions. *Agriculture, Ecosystems & Environment*, *84*, 1-20.
- Pintor, L. M., Sih, A., & Bauer, M. L. (2008). Differences in aggression, activity and boldness between native and introduced populations of an invasive crayfish. *Oikos*, *117*, 1629-1636.
- Pöckl, M., Holdich, D. M., & Pennerstorfer, J. (2006). Identifying native and alien crayfish species in Europe. *European Project CRAYNET*, 1-47.
- Putra, M. D., Bláha, M., Wardiatno, Y., Krisanti, M., Yonvitner, Jerikho, R., Kamal, M. M., ... & Patoka, J. (2018). *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) and crayfish plague as new threats for biodiversity in Indonesia. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*, *28*, 1434-1440.
- Rabalais, M. R., & Magoulick, D. D. (2006). Influence of an invasive crayfish species on diurnal habitat use and selection by a native crayfish species in an Ozark stream. *The American Midland Naturalist*, *155*, 295-307.
- Reisinger, L. S., Petersen, I., Hing, J. S., Davila, R. L., & Lodge, D. M. (2015). Infection with a trematode parasite differentially alters competitive interactions and antipredator behaviour in native and invasive crayfish. *Freshwater Biology*, *60*, 1581-1595.
- Reynolds, J. D. (2011). A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, *401*, 21.
- Reynolds, J. D., Celada, J. D., Carral, J. M., & Matthews, M. A. (1992). Reproduction of astacid crayfish in captivity—current developments and implications for culture, with special reference to Ireland and Spain. *Invertebrate Reproduction & Development*, *22*, 253-265.

- Reynolds, J. D., & Reynolds, J. D. (1998). Conservation management of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* Part 1. *Irish Wildlife Manuals, 1*, 1-33.
- Reynolds, J., Souty-Grosset, C., & Richardson, A. (2013). Ecological roles of crayfish in freshwater and terrestrial habitats. *Freshwater Crayfish, 19*, 197-218.
- Ricciardi, A., & Rasmussen, J. B. (1999). Extinction rates of North American freshwater fauna. *Conservation biology, 13*, 1220-1222.
- Richman, N. I., Böhm, M., Adams, S. B., Alvarez, F., Bergey, E. A., Bunn, J. J., ... & Collen, B. (2015). Multiple drivers of decline in the global status of freshwater crayfish (Decapoda: Astacidea). *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences, 370*, 20140060.
- Sala, O. E., Chapin III, F. S., Armesto, J. J., Berlow, R., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sanwald, E., Huenneke, L. F., ... & Wall, D. H. (2000) Global biodiversity scenarios for the year 2100. *Science, 287*, 1770–1774.
- Samardžić, M., Lucić, A., Maguire, I., & Hudina, S. (2014). The first record of the marbled crayfish (*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*) in Croatia. *Crayfish News, 36*, 4-4.
- Seebens, H., Blackburn, T. M., Dyer, E. E., Genovesi, P., Hulme, P. E., Jeschke, J. M., ... & Essl, F. (2017). No saturation in the accumulation of alien species worldwide. *Nature communications, 8*, 14435.
- 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.
- 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.
- Schrimpf, A., Schmidt, T., & Schulz, R. (2014) Chinese mitten crab transmits fatal crayfish plague pathogen. *Aquatic Invasions, 9*, 203-209.
- Simberloff, D., & Von Holle, B. (1999). Positive interactions of nonindigenous species: invasional meltdown?. *Biological invasions, 1*, 21-32.
- Skurdal, J., & Taugbøl, T. (2002). *Astacus. Biology of Freshwater Crayfish*, 467-510.



- Söderbäck, B. (1991). Interspecific dominance relationship and aggressive interactions in the freshwater crayfishes *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Canadian Journal of Zoology*, *69*, 1321-1325.
- Söderbäck, B. (1994). Interactions among juveniles of two freshwater crayfish species and a predatory fish. *Oecologia*, *100*, 229-235.
- Soes, D. M., & van Eekelen, R. (2006). Rivierkreeften, een oprukkend probleem?. *De Levende Natuur*, *107*, 56-59.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D., Noel, P., Reynolds, J. D., & Haffner, P. (2006). *Atlas of Crayfish in Europe* (p. 188). Muséum national d'Histoire naturelle.
- Stein, R. A. (1977). Selective predation, optimal foraging, and the predator-prey interaction between fish and crayfish. *Ecology*, *58*, 1237-1253.
- 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.
- Strayer, D. L. (2010). Alien species in fresh waters: ecological effects, interactions with other stressors, and prospects for the future. *Freshwater Biology*, *55*, 152-174.
- Strayer, D. L., & Dudgeon, D. (2010). Freshwater biodiversity conservation: recent progress and future challenges. *Journal of the North American Benthological Society*, *29*, 344-358.
- Stucki, T. P. (2002). Differences in live history of native and introduced crayfish species in Switzerland. *Freshwater Crayfish*, *13*, 463-476.
- Svoboda J., Mrugała A., Kozubíková-Balcarová E., Kouba A., Diéguez-Uribeondo J. & Petrusek A. (2014a) Resistance to the crayfish plague pathogen, *Aphanomyces astaci*, in two freshwater shrimps. *Journal of Invertebrate Pathology*, *121*, 97-104.
- Svoboda, J., Mrugała, A., Kozubíková-Balcarová, E., & Petrusek, A. (2017). Hosts and transmission of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci*: a review. *Journal of Fish Diseases*, *40*, 127-140.
- Svoboda J., Strand D.A., Vrålstad T., Grandjean F., Edsman L., Kozák P., Kouba A., Fristad R.F., Bahadır Koca S. & Petrusek A. (2014b) The crayfish plague pathogen can infect freshwater-inhabiting crabs. *Freshwater Biology*, *59*, 918-929.

- Swecker, C. D., Jones, T. G., Donahue, K., McKinney, D., & Smith, G. D. (2010). The extirpation of *Orconectes limosus* (Spinycheek crayfish) populations in West Virginia. *Southeastern Naturalist*, *9*, 155-165.
- Szendőfi, B., Bérces, S., Csányi, B., Gábris, V., Gál, B., Gönye, Z., ... & Weiperth, A. (2018). Egzotikus halfajok és decapodák a Barát-és Dera-patakban, valamint a torkolatuk dunai élőhelyein= Occurrence of exotic fish and crayfish species in Barát and Dera creeks and their adjacent section of the River Danube. *Pisces Hungarici*, *12*, 47-51.
- Šidagytė, E., Razlutskiy, V., Alekhnovich, A., Rybakovas, A., Moroz, M., Šniaukštaitė, V., Vaitonis, G., & Arbačiauskas, K. (2017). Predatory diet and potential effects of *Orconectes limosus* on river macroinvertebrate assemblages of the southeastern Baltic Sea basin: implications for ecological assessment. *Aquatic Invasions*, *12*.
- Štambergová, M., Svobodová, J., & Kozubíková, E. (2009). *Raci v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR.
- Taylor, C. A., & Redmer, M. (1996). Dispersal of the crayfish *Orconectes rusticus* in Illinois, with notes on species displacement and habitat preference. *Journal of Crustacean Biology*, *16*, 547-551.
- Taylor, C. A., Schuster, G. A., Cooper, J. E., DiStefano, R. J., Eversole, A. G., Hamr, P., ... & Thoma, R. F. (2007). A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness. *Fisheries*, *32*, 372-389.
- Taylor, C. A., Warren Jr, M. L., Fitzpatrick Jr, J. F., Hobbs III, H. H., Jezerinac, R. F., Pflieger, W. L., & Robison, H. W. (1996). Conservation status of crayfishes of the United States and Canada. *Fisheries*, *21*, 25-38.
- Trichkova, T., Todorov, M., Hubenov, Z., & Jurajda, P. (2015). First record of *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) in Bulgaria. *East and South European Network for Invasive Alien Species*
- Unestam, T. (1969). Resistance to the crayfish plague in some American, Japanese and European crayfishes. *Report of the Institute of Freshwater Research, Drottningholm*, *49*, 202-209.
- Usio, N., Konishi, M., & Nakano, S. (2001). Species displacement between an introduced and a 'vulnerable' crayfish: the role of aggressive interactions and shelter competition. *Biological Invasions*, *3*, 179-185.

- Valéry, L., Fritz, H., Lefeuvre, J. C., & Simberloff, D. (2008). In search of a real definition of the biological invasion phenomenon itself. *Biological Invasions*, *10*, 1345-1351.
- 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.
- Vilà, M., Basnou, C., Pyšek, P., Josefsson, M., Genovesi, P., Gollasch, S., Nentwig, W., Olenin, S., Roques, A., Roy, D., & Hulme, P. E. (2009). How well do we understand the impacts of alien species on ecosystem services? A pan-European, cross-taxa assessment. *Frontiers in Ecology and the Environment*, *8*, 135-144.
- 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.
- Vorbürger, C., & Ribí, G. (1999). Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshwater Biology*, *42*, 111-119.
- Weinländer, M., & Füreder, L. (2016). Native and alien crayfish species: do their trophic roles differ?. *Freshwater Science*, *35*, 1340-1353.
- Weiperth, A., Gál, B., Kuřiková, P., Bláha, M., Kouba, A., & Patoka, J. (2017). *Cambarellus patzcuarensis* in Hungary: The first dwarf crayfish established outside of North America. *Biologia*, *72*: 1529-1532.
- Weiperth, A., Gál, B., Kuřiková, P., Langrová, I., Kouba, A., & Patoka, J. (2019). Risk assessment of pet-traded decapod crustaceans in Hungary with evidence of *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) in the wild. *North-West J Zool*, e171303.
- Welch, S. M., & Eversole, A. G. (2006). The occurrence of primary burrowing crayfish in terrestrial habitat. *Biological Conservation*, *130*, 458-464.
- Westhoff, J. T., Distefano, R. J., & Magoulick, D. D. (2012). Do environmental changes or juvenile competition act as mechanisms of species displacement in crayfishes?. *Hydrobiologia*, *683*, 43-51.
- Westhoff, J. T., Rabeni, C. F., & Sowa, S. P. (2011). The distributions of one invasive and two native crayfishes in relation to coarse-scale natural and anthropogenic factors. *Freshwater Biology*, *56*, 2415-2431.

- Westman, K., Savolainen, R., & Julkunen, M. (2002). Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a small, enclosed Finnish lake: a 30-year study. *Ecography*, *25*, 53-73.
- Williams, F., Eschen, R., Harris, A., Djeddour, D., Pratt, C., Shaw, R. S., Varia, S., Lamontagne-Godwin, J., Thomas, S. E., & Murphy, S. T. (2010). The economic cost of invasive non-native species on Great Britain. *CABI Proj No VM10066*, 1-99.
- Williamson, M. H., & Brown, K. C. (1986). The analysis and modelling of British invasions. *Philosophical Transactions of the Royal Society of London. B, Biological Sciences*, *314*, 505-522.
- Williamson, M., & Fitter, A. (1996). The varying success of invaders. *Ecology*, *77*, 1661-1666.
- Wilson, J. R., Dormontt, E. E., Prentis, P. J., Lowe, A. J., & Richardson, D. M. (2009). Something in the way you move: dispersal pathways affect invasion success. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*, 136-144.
- Wilson, K. A., Magnuson, J. J., Lodge, D. M., Hill, A. M., Kratz, T. K., Perry, W. L., & Willis, T. V. (2004). A long-term rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) invasion: dispersal patterns and community change in a north temperate lake. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences*, *61*, 2255-2266.
- Wofford, S. J., LaPlante, P. M., & Moore, P. A. (2017). Information depends on context: behavioural response to chemical signals depends on sex and size in crayfish contests. *Behaviour*, *154*, 287-312.
- Woodlock, B., & Reynolds, J. D. (1988). Reproduction in an Irish lake population of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lerehoullet). *Freshwater Biology*, *19*, 79-86.
- Zaiko, A., Minchin, D., & Olenin, S. (2014). "The day after tomorrow": anatomy of an r-strategist aquatic invasion. *Aquatic Invasions*, *9*.

## 8. Abstrakt

Biologické invaze nepůvodních druhů jsou jedním z nejzávažnějších faktorů ohrožujících globální biodiverzitu. Negativní vliv těchto invazí je nejvíce patrný především v případě sladkovodních ekosystémů a původních račích populací, které zde žijí. Obecně vyšší dominance nepůvodních druhů raků nad těmi původními je poměrně dobře a dlouho známá, interakce mezi jednotlivými nepůvodními druhy raků jsou však významně méně zkoumány. Přitom jejich rozšíření je stále významnější a je zřejmé, že právě nepůvodní druhy raků budou v evropských vodách dominovat. Zatím však není zcela jasné, který z těchto raků bude úspěšnější. Cílem této diplomové práce bylo vypracování literárního přehledu na téma mezidruhových interakcí u raků s důrazem na původní a nepůvodní druhy raků vyskytující se v Evropě. Experimentální část práce byla zaměřena na porovnání přímých interakcí a kompetice o úkryt v Evropě široce rozšířeného raka pruhovaného *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) a nově stále častěji se vyskytujícího raka mramorovaného *Procambarus virginalis* Lyko, 2017. Tyto druhy se ve volné přírodě setkávají stále častěji, o jejich vzájemných přímých interakcích a kompetici o zdroje je však stále minimum dostupných informací. Při agonistických interakcích zvítězil rak mramorovaný ve významně více soubojích než rak pruhovaný v nepřítomnosti i v přítomnosti úkrytu. Raci mramorovaní sice ustanovili významně větší dominanci nad samicemi raka pruhovaného v nepřítomnosti i v přítomnosti úkrytu, nikoliv však nad samci. Je také důležité říci, že přítomnost úkrytu snižuje počet soubojů a také jejich celkové trvání. V dominanci ustanovené obsazením úkrytu nebyl mezi raky mramorovanými a raky pruhovanými zjištěn žádný významný rozdíl. Rak mramorovaný je přesto díky své agresivitě schopen konkurovat jiným nepůvodním druhům raků, případně je ze sladkovodních systémů vytlačit.

**Klíčová slova:** biologická invaze, agonistické interakce, úkryt, rak mramorovaný, rak pruhovaný

## 9. Abstract

Biological invasions of non-native species are one of the most serious factors threatening global biodiversity. Their negative impacts are particularly evident in the case of freshwater ecosystems and native crayfish populations that live there. Generally, the higher dominance of non-native crayfish species over the native species is relatively well known, but the interactions between non-native crayfish species are significantly less investigated. Although their distribution is increasingly more important and it is obvious that non-native crayfish species will dominate in European waters. However, it is not yet clear which of these crayfish will be more successful. The aim of this diploma thesis was to create a literature review on the topic of interspecific interactions in crayfish with emphasis on native and non-native crayfish species occurring in Europe. The experimental part of the thesis was focused on the comparison of direct interactions and competition for shelter between the widespread spiny-cheek crayfish *Faxonius limosus* (Rafinesque, 1817) and the newly increasingly occurring marbled crayfish *Procambarus virginalis* Lyko, 2017. These species are becoming increasingly common in the European wild, but about their mutual direct interactions and competition is largely unknown. During agonistic interactions the marbled crayfish won in significantly more fights than the spiny-cheek crayfish in the absence as well as presence of the shelter. The marbled crayfish established a significantly greater dominance over the females of the spiny-cheek crayfish in the absence and in the presence of shelter, but not over the males. It is also important to say that the presence of the shelter reduces the number of fights and their total duration. There was no significant difference in dominance established by occupation of shelter between the marbled crayfish and the spiny-cheek crayfish. Still, thanks to its aggressiveness, marbled crayfish is able to compete with other non-native species or displace them from freshwater ecosystems.

**Keywords:** biological invasion, agonistic interactions, shelter, marbled crayfish, spiny-cheek crayfish