

Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích

Fakulta rybářství a ochrany vod

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Diplomová práce

**Reciproční predace mezi nepůvodními raky
a lososovitými rybami - Kdo koho žere?**

Autor: Bc. Lucie Müllerová

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

Konzultant diplomové práce: Ing. Jan Kubec

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

Forma studia: Prezenční

Ročník: 2.

České Budějovice, 2017

Prohlašuji, že svoji diplomovou práci jsem vypracovala 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. Zveřejnění je elektronickou formou v databázi 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: 5. 5. 2017

Podpis studenta:

Lucie Müllerová

Poděkování

Ráda bych tímto poděkovala vedoucímu mé diplomové práce Ing. Miloši Buřiči, Ph.D. za metodické vedení, odbornou pomoc, užitečné rady, trpělivost a všechny čas, který mi věnoval při pomoci s pokusy.

Dále bych ráda poděkovala konzultantovi Ing. Janu Kubcovi za pomoc při pokusech a užitečné rady.

Můj dík patří také Ing. Mgr. Lukáši Veselému a Dr. Arnaudu Sentisovi za pomoc při analýze dat v programu R.

Rovněž bych chtěla poděkovat Ing. Antonínu Koubovi, Ph.D. za pomoc při pokusech.

V neposlední řadě bych chtěla poděkovat své rodině a blízkým, kteří mě podporovali po celou dobu studia.

ZADÁNÍ DIPLOMOVÉ PRÁCE

(PROJEKTU, UMĚLECKÉHO DÍLA, UMĚLECKÉHO VÝKONU)

Jméno a příjmení: **Bc. Lucie MÜLLEROVÁ**
Osobní číslo: **V15N011P**
Studijní program: **N4106 Zemědělská specializace**
Studijní obor: **Rybářství a ochrana vod**
Název tématu: **Reciproční predace mezi nepůvodními raky a lososovitými rybami - Kdo koho žere?**
Zadávací katedra: **Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický**

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

Nepůvodní druhy ve sladkovodních ekosystémech v Evropě často výskytem i abundancí významně ovlivňují jednotlivé skupiny původních vodních organismů. Často dokážou omezit, vytlačit nebo zcela vyhubit populace původních druhů. Tak tomu je i u bezobratlých, ze kterých je nejnápadnější případ nepůvodních druhů raků. Ti dokáží přenášet pro původní druhy letální onemocnění, ale dokáží je vytlačovat i díky své větší agresivitě, rychlému růstu či dospívání, ale i větší adaptabilitě. Díky těmto charakteristikám se odlišují od původních druhů raků, a to i působením na ekosystém jako celek. Na rozdíl od původní astakofauny, nepůvodní druhy často vytvářejí populace nad rámec nosné kapacity prostředí, po jejím vyčerpání se orientují na alternativní zdroje potravy, rychle se šíří a svou aktivitou ovlivňují bezobratlé organismy stejně jako ryby, obojživelníky či rostliny. Jedním z nejvýznamnějších nepůvodních druhů v Evropě je rak signální (*Pacifastacus leniusculus*), kterého se výše zmíněné charakteristiky přímo týkají a efekt na některé skupiny organismů byl i experimentálně sledován. Cílem této diplomové práce bude vypracování literární rešerše o problematice ekologických efektů nepůvodních druhů raků na ostatní vodní organismy a celé ekosystémy a zároveň experimentálně stanovit (kvantifikovat) efekt raka signálního (popř. jiných druhů) na různá vývojová stadia lososovitých ryb (pstruh obecný, *Salmo trutta*). Zároveň by měl být zhodnocen význam juvenilních raků jakožto kořisti lososovitých ryb. Výsledky práce by měly osvětlit roli raka signálního v horních tocích potoků a řek, ve kterých je schopen nahradit původního raka říčního.

Rozsah grafických prací: 5 - 10 stránek

Rozsah pracovní zprávy: 50 - 70 stran

Forma zpracování diplomové práce: tištěná

Seznam odborné literatury:

Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E., Bradley, P., 2009. The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 394-395: 12.

Jackson, M.C., Jones, T., Milligan, M., Sheath, D., Taylor, J., Ellis, A., England, J., Grey, J., 2014. Niche differentiation among invasive crayfish and their impacts on ecosystem structure and functioning. *Freshwater Biology* 59(6): 1123-1135.

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* 394-395: 11.

Nyström P., 2002. Ecology. In: Holdich D.M. (ed.): *Biology of Freshwater Crayfish*, Blackwell Science Ltd., London, UK, pp. 192-235.

Guan R.Z., Wiles P.R., 1996. Growth, density and biomass of crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a British lowland river. *Aquat. Living Resour.* 9 (3): 265-272.

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

Gherardi F., 2002. Behaviour. In: Holdich D.M. (ed.): *Biology of Freshwater Crayfish*, Blackwell Science Ltd., London, UK, pp. 258-290.

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

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Konzultant diplomové práce: Ing. Jan Kubec

Výzkumný ústav rybářský a hydrobiologický

Datum zadání diplomové práce: 7. prosince 2015

Termín odevzdání diplomové práce: 5. května 2017


prof. Ing. Otomar Linhart, DrSc.
děkan

L.S.


prof. Ing. Pavel Kozák, Ph.D.
ředitel

V Českých Budějovicích dne 7. prosince 2015

Obsah

1	Úvod	8
2	Literární přehled	9
2.1	Původní a nepůvodní druhy raků v ČR	9
2.2	Vliv nepůvodních druhů raků	11
2.2.1	Interakce raka signálního s původním rakiem říčním	11
2.2.2	Vliv nepůvodních raků na vodní společenstva	12
2.2.3	Vliv na biotop	14
2.2.4	Ekonomické dopady nepůvodních druhů raků	14
2.3	Role raků jako potravních organismů	16
2.4	Role raků jako predátorů a kompetitorů ryb	17
2.5	Lososovité ryby interagující s rakiem signálním	19
2.5.1	Pstruh obecný (<i>Salmo trutta</i>).....	19
2.5.2	Lipan podhorní (<i>Thymallus thymallus</i>)	20
2.6	Ekologické hodnocení příjmu potravy v závislosti na hustotě potravy – Functional response	21
3	Materiál a metodika	25
3.1	Experimentální organismy	25
3.2	Příprava před pokusy s jikrami a váčkovým plůdkem	25
3.3	Raci jako predátoři	26
3.3.1	Pokus s jikrami	26
3.3.2	Pokus s váčkovým plůdkem	29
3.4	Raci jako potravní organismy	30
3.4.1	Pokus s ráčaty	30
3.5	Statistická analýza	31

4	Výsledky	32
4.1	Raci jako predátoři	32
4.1.1	Pokus s jikrami	32
4.1.2	Pokus s váčkovým plůdkem	34
4.2	Raci jako potravní organismy	37
4.2.1	Pokus s ráčaty	37
4.3	Vzájemné porovnání.....	39
5	Diskuze	41
6	Závěr.....	48
7	Použitá literatura	50
8	Seznam příloh.....	60
9	Přílohy	61
10	Abstrakt	65
11	Abstract.....	66

1 Úvod

Výskyt nepůvodních druhů raků negativně ovlivňuje celý sladkovodní ekosystém zahrnující původní druhy raků, ale i jiných bezobratlých, ryb, obojživelníků či dokonce makrofyt. Invazivní druhy raků vytlačují tyto původní druhy na základě přenosu onemocnění (v případě původních druhů raků), rychlejšího růstu, větší aktivity a agresivity, obvykle rychlejšímu dospívání, vyšší plodnosti a zároveň vyšší žravosti. Tím se vyvíjí tlak na celý ekosystém, který vede ke ztrátě biodiverzity i změně podmínek prostředí. Tyto změny pak mohou být ve většině případů nevratné, kvůli takřka nemožnému odstranění zavedené populace. Nejrozšířenějším nepůvodním rakem žijícím v evropských volných vodách je rak signální (*Pacifastacus leniusculus*), který má s původním rakem říčním (*Astacus astacus*) podobné požadavky na místo výskytu a kvalitu vody (i když je odolnější), a proto jsou to velmi významní konkurenti. Z tohoto důvodu byli tito zástupci nepůvodního a původního druhu vybráni pro experimenty k této diplomové práci.

Cílem této práce bylo experimentální stanovení a porovnání vlivu raka signálního a raka říčního na jikry a váčkový plůdek lososovitých ryb (lipana podhorního, *Thymallus thymallus*). Tedy zhodnocení vlivu nepůvodního druhu raka jako predátora vůči lososovitým rybám. A zároveň experimentální zhodnocení významu juvenilních raků signálních jako kořisti pro lososovité ryby (pstruha obecného, *Salmo trutta*). Předpokladem byl významně vyšší vliv raka signálního na vývojová stadia lososovitých ryb než u raka říčního, ale zároveň jeho potenciální velký význam jako potravy ryb.

2 Literární přehled

2.1 Původní a nepůvodní druhy raků v ČR

Na území ČR byl zaznamenán výskyt šesti druhů raků (Štambergová a kol., 2009; Patoka a kol., 2016). Nejrozšířenějším původním druhem je rak říční (*Astacus astacus*), který bývá, díky své velikosti, zařazován spíše mezi větší druhy raků (viz Obrázek 1) a je jedním z nejdéle žijících sladkovodních bezobratlých. Vyskytuje se jak v tekoucích, tak i ve stojatých vodách (Kouba a kol., 2013). Tento druh raka je poměrně citlivý na znečištění nebo poškození habitatu (Füreder a kol., 2006). Podle Chobota (2006) je výskyt raka říčního na našem území takřka rovnoměrný, i když populace jsou často fragmentované a nepříliš početné. Druhým původním druhem raka vyskytujícím se na našem území a zároveň i méně častým je rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium*). Často bývá označován za nejmenší a nejpomaleji rostoucí evropský druh raka, který obývá spíše menší řeky a potoky v horských a podhorských oblastech, kde nalézají mezi kamenitým substrátem dostatek úkrytů (Kouba a kol., 2013).



Obrázek 1: Rak říční (upraveno podle: Internetový odkaz 1).

Mezi nepůvodní druhy raků v ČR patří i rak bahenní (*Astacus leptodactylus*), přestože je zákonem chráněný. Rak bahenní byl na naše území vysazen v 19. století, z oblasti východního Haliče, za populaci raka říčního zničenou račím morem (Štambergová a kol., 2009). Tento druh raka je odolnější k organickému znečištění a nižšímu obsahu rozpuštěného kyslíku ve vodě než rak říční a rak kamenáč. Také snáší

vyšší zabahnění dna a na našem území se většinou vyskytuje ve stojatých vodách různého typu (Kouba a kol., 2013).

Ve vodách ČR se dále vyskytují další tři nepůvodní druhy raků. Jedním z nich je rak signální (*Pacifastacus leniusculus*, viz Obrázek 2), který byl dovezen v roce 1980 ze Švédska za účelem produkce tržních jedinců (Policar a Kozák, 2000). Obývá podobné lokality jako rak říční, ale je tolerantnější ke znečištění prostředí (Kouba a kol., 2013). Rak signální je nejpočetnějším rakem žijícím v přírodních vodách Evropy, ale i v různých zařízeních akvakultury díky komerčnímu trhu, který dodává tyto raky pro lidskou spotřebu (Holdich a kol., 2009). Druhým a relativně malým druhem je rak pruhovaný (*Orconectes limosus*), který se na území ČR s největší pravděpodobností dostal přirozenou migrací proti proudu řeky Labe z Německa a zároveň se rozšířil aktivní pomocí člověka (Petrušek a kol., 2006). Tento druh raka obývá různé typy habitatů, je celkově odolnější vůči organickému znečištění a lépe se vyrovnává se změnami okolního prostředí (Holdich a kol., 2006) než ostatní druhy raků na našem území. Spíše ale preferuje větší, hlubší toky nežli menší a chladnější toky (Petrušek a kol., 2006). Posledním druhem, který byl u nás potvrzen teprve nedávno je rak mramorovaný (*Procambarus fallax* f. *virginalis*; Patoka a kol., 2016). Jedná se o menšího, krátkověkého raka, který se rozmnožuje partenogeneticky. To znamená, že potomstvo jednotlivých jedinců, tedy samic, je geneticky identické. Rak mramorovaný je oblíbený mezi akvaristy, jelikož je nenáročný na životní podmínky, rychle roste a dospívá, ale má také vysokou plodnost a krátkou dobu inkubace (Kouba a kol., 2013). Tím se stává velkou hrozbou pro životní prostředí v důsledku jeho vypuštění nebo úniku z akvária (Patoka a kol., 2015).



Obrázek 2: Rak signální (upraveno podle: Internetový odkaz 2).

2.2 Vliv nepůvodních druhů raků

Původní druhy raků jsou nejvíce ohroženy vlivem introdukce nepůvodních druhů raků, které byly často úmyslně dováženy za účelem chovu, nahrazením decimovaných populací nebo neúmyslně zavlečeny jako nevyužitá návnada nebo nechtěný akvarijní mazlíček (Lodge a kol., 2000; Taylor, 2002; Holdich a kol., 2009). Nejen, že tyto nepůvodní druhy raků vytlačují původní raky z jejich dosavadních stanovišť, ale mají také negativní vliv na celý ekosystém. Nejhorší a zároveň devastující způsob vytlačení původních druhů raků je přenosem račího moru severoamerickými druhy (Ďuriš a kol., 2013), který je s velkou pravděpodobností tím nejničivějším onemocněním raků vůbec. Nepůvodní severoamerické druhy jsou k tomuto onemocnění imunní, ale stávají se jeho přenašeči (Alderman a Polglase, 1988; Holdich a kol., 2009; Kozubíková a Horká, 2013).

Dalšími výhodami severoamerických raků oproti našim původním druhům jsou růst a aktivita. Nepůvodní druhy mnohem rychleji rostou a jsou aktivnější jak v noci, tak během dne, a proto mohou efektivněji využít potravní zdroje nebo úkryty (Ďuriš a kol., 2013). Faktorem při určování růstové rychlosti raků může být hustota, která ovlivňuje dostupnost potravy nebo zvyšuje behaviorální interakce jako například obranu území (Ibbotson a Furse, 1995). To souvisí i s vyšší agresivitou nepůvodních druhů, čehož mohou také využít v přímých soubojích. Oproti původním druhům disponují severoameričtí raci efektivnější reprodukční strategií, tedy rychlejším pohlavním dospíváním, vyšší plodností a kratším embryonálním vývojem. Všechny tyto vlastnosti často přispívají k přemnožení a populace raků je nucena migrovat za kvalitnějšími životními podmínkami (Buřič a kol., 2009; Ďuriš a kol., 2013).

2.2.1 Interakce raka signálního s původním rakem říčním

Rak signální jako nepůvodní druh s původním rakem říčním mají velmi podobné požadavky na místo výskytu, a proto si konkurují všude tam, kde obývají společné stanoviště. Raci signální jsou dominantní vůči podobně velkým rakům říčním, vyhání je z úkrytů a rychle je v habitatu nahrazují. Zároveň je nutí k vyšší aktivitě, což v případě raka říčního vede k vyšší predaci rybami, ptáky či savci. Rak říční navíc pomaleji roste a je proto náchylný k této predaci po delší dobu než rak signální (Ibbotson a Furse, 1995). O predaci rybami se také zmiňuje Lewis (2002), který dále popisuje raka

signálního jako oportunního polytrofického konzumenta, který sežere vše, co je k dispozici včetně jiných raků.

Původní druhy raků drasticky snížily své zeměpisné rozšíření z důvodu nemocí (Füreder a kol., 2006), již zmiňované mezidruhové konkurenci o úkryty a potravu nebo mezidruhovému páření snižující reprodukční úspěch původních druhů (Lodge a kol., 2000). V některých oblastech, mezi které patří i Česká Republika, tito původní raci utrpěli kvůli introdukci nepůvodních raků natolik, že se stali kriticky ohroženými druhy (Füreder a kol., 2006).

Jak upozorňovala data získaná z Austrálie (Horwitz, 1995) a Severní Ameriky (Taylor a kol. 1996), jedné třetině až jedné polovině z celosvětové populace raků hrozilo snížení jejich počtu nebo úplný zánik. Podle Söderbäcka (1995) je zároveň patrný trend dramatického snížení množství raka říčního ve švédských jezerech a naopak nárůst početnosti raka signálního. Nyström (2002) uvádí, že hybatelem mohla být větší velikost raka signálního a tudíž zvýšená úspěšnost v agresivních mezidruhových interakcích nebo kompetice o úkryty mezi juvenilními jedinci. O několik let později již Gherardi (2011) popisuje na mnoha místech ve Skandinávii ztrátu raka říčního, která je zde vnímána jako závažná kulturní rána.

2.2.2 Vliv nepůvodních raků na vodní společenstva

Pro většinu částí světa jsou nepůvodní druhy jednou z největších hrozeb pro sladkovodní biodiverzitu a funkci ekosystému (Sala a kol., 2000). Introdukce severoamerických raků do Evropy způsobila spoustu velkých změn v evropských sladkovodních ekosystémech zahrnující pokles početnosti makrofyt, bezobratlých, včetně původních raků (jak již bylo zmíněno výše; Lodge a kol., 2000), ryb a vytlačení obojživelníků (Nyström a kol., 2001). Důsledky introdukce raků jsou obvykle nenapravitelné změny v druhovém složení (Hobbs a kol., 1989) a početnosti jiných organismů, a proto mohou mít silný vliv na strukturu potravních sítí, jelikož konzumují organismy z několika trofických úrovní (Stenroth a Nyström, 2003; Dorn a Wojdak, 2004). Na tomto základě by měla být vynaložena veškerá snaha k zabránění dalších introdukcí druhů mimo jejich původní rozšíření (Hobbs a kol., 1989; Holdich a kol., 2009).

Několik studií prokázalo, že mnoho druhů raků má silné negativní účinky na biomasu makrofyt a jejich druhovou bohatost (Nyström, 2002). Například Olsen

a kol. (1991) zjistili podobné preference makrofyt mezi třemi druhy raků rodu *Orconectes*, ale introdukovaný *O. rusticus* sežral více makrofyt než jeho původní příbuzní. Stejně tak Nyström a Strand (1996) porovnávali potravní chování původních raků říčních a invazivních raků signálních a jejich vliv na makrofyta ve Švédsku. Výsledky ukázaly, že je rak signální nenasytnější spásač s vysokým negativním dopadem, což skrývá vysoké riziko snížení nebo dokonce zánik submerzních rostlin než u původního a méně žravého raka říčního.

Negativní vlivy raků na biomasu a druhovou bohatost bezobratlých mohou být způsobeny predací ze strany raků na bezbranné druhy bezobratlých, ale i nepřímým vlivem na bezobratlé kvůli negativním vlivům raků na makrofyta (Carpenter a Lodge, 1986). To například ve Skandinávii způsobilo snížení obsahu organické hmoty v sedimentech (Nyström a kol., 2001; Holdich a kol., 2009). Podle Nyströma (2002) lze obecně říci, že raci mají silný přímý negativní vliv na větší, méně pohyblivé bentické bezobratlé. Crawford a kol. (2006) zkoumali vliv nově introdukované populace raků signálních na společenství bezobratlých v řece Clyde (Skotsko). Hustota populace bezobratlých v sekcích s raky byla pouze 60% oproti hustotě v úsecích neobsazených raky. Také poklesla biodiverzita v oblastech s račí populací. Jak uvádí Phillips a kol. (2009), pokles bentických bezobratlých na 70 % a biomasy perifytonu na 90 % by mohlo být pozorováno již u hustoty raků pouhých 1,8 kusů na m².

Šíření raků do nových habitatů může mít potenciálně negativní vliv i na obratlovce, jako jsou ryby (viz kapitola 2.4) a obojživelníci, prostřednictvím přímé predace na jikry, vajíčka a larvy, ale také kompeticí o potravu a úkryty nebo ničením jejich hnízd (Carpenter a Lodge, 1986; Momot, 1995). Příkladem negativního vlivu na obojživelníky může být terénní pokus Nyströma a kol. (2001), kde svou přítomností nepůvodní rak signální snížil početnost přežívajících žabek *Rana temporaria* tím, že způsoboval subletální zranění pulcům. V jiném případě introdukovaný rak červený (*Procambarus clarkii*) konzumoval vajíčka a larvy čolky *Taricha torosa* v kalifornských tocích a agrese ze strany raků vyhnala čolky na souš na úkor jejich rozmnožování (Gamradt a kol., 1997). Stejně tak i po introdukci nepůvodních druhů raků do lagun severozápadního Španělska nakonec vymizelo 5 druhů obojživelníků dříve se hojně rozmnožujících v těchto lagunách (Rodríguez a kol. 2005).

Nyström a kol. (2001) provedli pokus *in situ* v rybnících obývaných raky signálním a dospěli k podobným výsledkům. Přirozené hustoty raka signálního měly

významně negativní dopad na bezobratlé a velmi velcí jedinci i na vodní plže. Úbytek plžů vedl ke zvýšení biomasy perifytonu v důsledku snížení spásačů. Množství býložravých pulců se mírně zvýšilo, ale procento přežívajících žab za přítomnosti raků bylo menší než v kontrolách – pravděpodobně kvůli predaci zraněných pulců, kteří často trpěli v přítomnosti raků na zranění ocásků.

V Japonsku se zaměřili na vlivy různě velkých raků na litorální organismy. Velcí raci (délka karapaxu > 30 mm) velice rychle snížili množství vodních makrofyt mechanickým poškozením, zatímco vlivy menších raků byly patrné až po delší době. Také byla snížena biomasa bentických řas v přítomnosti velkých raků, ale pouze nepatrně ovlivněna malými jedinci. To vede k závěru, že velcí raci působí jako „bioturbátoři“. V jejich přítomnosti byla diverzita bezobratlých téměř poloviční. Funkční role raka signálního v ekosystému zůstala stejná během jeho ontogenického vývoje, ale velikost a rychlost jeho vlivů zesílila s rostoucí velikostí (Usio a kol., 2009).

2.2.3 Vliv na biotop

Introdukce nepůvodních druhů raků mohou mít negativní dopad i na původní sladkovodní prostředí (Lewis, 2002). Tyto druhy mohou budovat rozsáhlé nory do měkkých břehů řek, které mohou dosahovat vyšších hustot (Guan, 1994) a díky tomu mohou mít další škodlivé účinky způsobením eroze toků a zvýšení turbidity. Takové změny habitatu mohou mít následky i pro některé druhy ryb (Griffiths a kol., 2004). U raka červeného může výrazná norovací aktivita vést i k narušení stability hrází (Kouba a kol., 2013).

2.2.4 Ekonomické dopady nepůvodních druhů raků

Po zavlečení severoamerických raků do Evropy snížil račí mor v některých zemích produkci původních druhů až o 90%, zejména ve Skandinávii, Německu, Španělsku a Turecku. Například ve Švédsku bylo v roce 1908 exportováno 90 tun raků (z celkového úlovku 200 tun), ale v roce 1910 export klesl na 30 tun (Lodge a kol., 2000). Ve Finsku v roce 1890 se export snížil z 16 milionů raků říčních na méně než 2 miliony v roce 1910 (Westman, 1991). Poté, co se račí mor rozšířil i do Turecka v roce 1980, se roční úlovek raka bahenního propadl ze 7000 na 2000 tun (Baran a Soyulu, 1989) a téměř eliminoval export z Turecka do západní Evropy.

V některých evropských regionech přispěly zavlečené druhy raků k rostoucí tržní hodnotě původních druhů a ke zvýšení lovu nepůvodních druhů a bohužel i k jejich dalšímu vysazování (Jussila a Mannonen, 2004). O komerční hodnotě svědčí například skandinávští spotřebitelé, kteří jsou ochotni zaplatit podstatně vyšší cenu za původního raka říčního oproti nepůvodnímu severoamerickému druhu raku signálního. Zavlečení nepůvodních raků do Evropy způsobilo podstatné snížení hustoty populace a počtu původních raků, což postupně vedlo ke změně funkce sladkovodního ekosystému a ke snížení ekonomické životaschopnosti lovu a chovu původních raků během posledního století. Ovlivněna byla ale i produktivita vodních toků z hlediska rybářského hospodaření – zejména projevená úbytkem abundance lososovitých ryb v osídlených tocích (Peay a kol., 2009). I když většina těchto změn je nevratná, několik evropských zemí přijalo velmi přísné a úspěšné regulace a podstoupilo ekonomické kroky ke snížení dalších ekologických a ekonomických dopadů nepůvodních raků (Lodge a kol., 2000). V Severní Americe je biodiverzita a ekonomická hodnota raků mnohem větší než v Evropě, a proto si podle Lodge a kol. (2000) zaslouží i zde významnou ochranu. V současné době jsou původní druhy raků ještě mnohem více ceněny. V roce 2010 byla ve Švédsku tržní cena raka říčního dvojnásobná oproti ceně raka signálního (Lodge a kol., 2012).

Dovoz, šíření a využití všech živých raků pro akvakulturu je nyní silně regulováno EU, protože se ukázalo, že ztráty způsobené raky v ekosystému převažují nad zisky. To platí hlavně ve Skandinávii (Lodge a kol., 2012), Velké Británii a většině Evropy (Lodge a kol., 2000; Holdich a kol., 2009). Snahy o vymýcení, kontrolu anebo omezení budoucího šíření nepůvodních druhů raků se zvyšují ve více oblastech (Gherardi a kol., 2011). Podle Lodge a kol. (2012) se ročně utratí 500 000 liber ve snaze vymýtit raka signálního ze skotských řek. Nově vydaná směrnice EU pak přímo zakazuje chov, transport a vysazování nepůvodních druhů raků, a to raka signálního, červeného, pruhovaného a mramorovaného (Prováděcí nařízení komise (EU) 2016/1141).

2.3 Role raků jako potravních organismů

Pro sladkovodní raky jsou nejvýznamnějšími predátory dravé ryby, jako například úhoř (*Anguilla sp.*), okoun (*Perca sp.*), štika (*Esox sp.*), mník (*Lota sp.*) nebo sumec (*Silurus sp.*; Ďuriš a kol., 2013). Přítomnost těchto vizuálně lovicích predátorů pravděpodobně přispěla k noční aktivitě raků, která je u nich obvyklá (Hamrin, 1987). Vliv dravých ryb na populace raků je ovlivněn několika faktory, jako je složitost habitatu, velikost ryb, velikost raků a schopnost raků rozpoznat a reagovat na chování predátorů. Díky malé velikosti a méně tuhému exoskeletu juvenilů raků jsou tito jedinci vůči dravým rybám nejvíce zranitelní. Ale čím více raci rostou, tím jsou méně náchylní vůči těmto predátorům (DiDonato a Lodge, 1993; Elvira a kol., 1996). Velmi významným predátorem je také kapr obecný (*Cyprinus carpio*) nebo jelec tloušť (*Leuciscus cephalus*; Ďuriš a kol., 2013).

Pro juvenilní raky je důležité rozpoznat dravou rybu, kterou jsou právě loveni, aby se příště mohli vyhnout její predaci. Několik studií naznačuje, že juvenilní raci reagují na dravé ryby tím, že sníží svou aktivitu a hledají úkryty (Mather a Stein, 1993; Söderbäck, 1994). Ale vyhýbání se predátorům samozřejmě také něco stojí. Například to může mít za následek snížení možnosti příjmu potravy (Resetarits, 1991; Hill a Lodge, 1999). Raci jsou ale schopni identifikovat predátory i pomocí chemických podnětů, a to je pro ně velkou výhodou hlavně během období snížené viditelnosti. Navíc chemické podněty uvolňované predátory mohou poskytovat další informace o možném druhu tohoto predátora, jeho stravě a úrovně jeho hladu (Blake a Hart, 1993; Shave a kol., 1994).

Přítomnost dravých ryb může silně ovlivnit druhovou skladbu raků, pokud mají omezený přístup k úkrytům. Existuje několik případů, kde zavlečené agresivní druhy (rak signální a *Orconectes rusticus*) nahradily původní druhy, protože tyto méně agresivní druhy byly vytlačeny z úkrytů a tím byly více náchylné k dravým rybám (Garvey a kol., 1994; Söderbäck, 1994).

Kromě ryb tu jsou také jiní predátoři schopní ovlivňovat početnost juvenilních raků. Velký dravý hmyz jako larvy vážek (*Aeshna*) často koexistují s juvenilními raky v litorální zóně. Laboratorní experimenty ale ukázaly, že ochotně konzumují juvenilní raky říční a oproti dravým rybám nemá jejich predace až tak silný vliv na změnu chování raků (Jonsson, 1992). V Portugalsku jsou raci jednou z nejdůležitějších složek

potravy vyder říčních (*Lutra lutra*) v teplejší části roku (Beja, 1996). Na jihozápadě Čech byla zase zaznamenána predace norka amerického (*Mustela vison*) na místní populaci raka kamenáče (Fischer a kol., 2004). Filipová a kol. (2006) uvádějí jako dalšího predátora lovícího ve vodách ČR volavku (*Ardea sp.*). Mezi predátory raků ale můžeme považovat i třeba ostatní ptáky jako kachny nebo potápky (Holdich a Black, 2007).

2.4 Role raků jako predátorů a kompetitorů ryb

Raci mohou predovat na rybích jikrách (Savino a Miller, 1991), plůdku (Rubin a Svensson, 1993) nebo se živit uhynulými rybami (Mickley a Craddock, 1961). Predace jako taková je závislá na několika faktorech, jako jsou složitost habitatu, teplota vody, jestli jsou jikry uloženy ve štěrku nebo jinde a na chování konkrétních druhů ryb (Degerman a kol., 2007). Corkum a Cronin (2004) také zjistili, že konzumace jiker pstruha duhového (*Oncorhynchus mykiss*) raky závisí na několika faktorech, včetně hustoty raků, potravních příležitostech a složitosti prostředí.

V jezerech severního Wiskonsinu (USA) byl pokles populací sportovních ryb připisován invazi raků *Orconectes rusticus* (Hobbs a kol., 1989). Savino a Miller (1991) potvrdili predaci *Orconectes rusticus* na jikrách sivena obrovského (*Salvelinus namaycush*) v experimentálních podmínkách. Spotřeba jiker (2 – 5 jiker na raka za den) závisela na teplotě, substrátu a druhu raka. Dále došli k závěru, že predace raků v podmínkách s vysokou hustotou raků anebo s nízkou hustotou jiker v habitatech s valouny může významně ovlivnit populace sivenů. V pstruhových tocích na severu Anglie byl zachycen rak signální v pozdějším podzimu a zimě v hrubošterkovém sedimentu využívaným lososovitými rybami jako třecí substrát. Tito raci, ačkoli nebyli vidět na povrchu sedimentu, byli přítomni v hustotách do 20 kusů.m⁻² a nalezeni až 150 mm pod povrchem sedimentu (Findlay a kol., 2014) v rozsahu hloubek, ve kterých losos (*Salmo salar*) a pstruh obvykle ukrývá jikry (Armstrong a kol., 2003).

Naopak existují i studie, které nejsou tak přesvědčivé o predaci raků na ryby. Rubin a Svensson (1993) studovali predaci původních raků říčních na pstruží jikry a plůdek a nezjistili žádný důkaz o schopnosti raka říčního konzumovat jikry pstruha. Xinya (1995) se věnoval vlivu raka červeného na přežití plůdku kultivovaných ryb v Číně

(kapr – *Cyprinus sp.*, amur – *Ctenopharyngodon sp.*, tolstolobik bílý – *Hypophthalmichthys molitrix* a tilápie – *Oreochromis sp.*) a nenašel žádné významné negativní dopady. Plůdek rostl dobře s raky i bez nich. Stenroth a Nyström (2003) studovali vliv raka signálního na pstruha obecného použitím ohrazení ve švédské řece a nenašli žádný dopad na růst nebo přežití juvenilních pstruhů.

Raci byli zapleteni do poklesu rybích populací hlavně nepřímo kvůli kompetici o potravu a úkryty (Nyström, 2002; Light, 2005) a prostřednictvím likvidace makrofyt, které jsou důležitými habitaty pro juvenilní ryby (Rubin a Svensson, 1993; Scheidegger a Bain, 1995). Guan a Wiles (1997) zjistili negativní vztah mezi početností invazivních raků signálních a početností vranky obecné (*Cottus gobio*). Experimentální studie naznačují, že tyto modely mohou vyplývat z predace raků na vranku stejně jako vytlačení ryb z úkrytů. Dospělí raci tedy mohou zvýšit zranitelnost malých ryb tím, že je vytlačí z úkrytů a tím jsou vystavené predaci dravých ryb nebo jiných obratlovců (Rahel a Stein, 1988).

Peay a kol. (2009) zkoumali horní úsek Yorkshirské říčky, ve které byl původní rak bělonohý (*Austropotamobius pallipes*) postupně vytlačen rakem signálním. Hustoty ryb a obou raků byly porovnávány po dobu 2 let. Ve vzorkovaných oblastech s rakem bělonohým (1 – 2 raci chyceni za noc) se vyskytovaly početné hustoty mladých pstruhů (> 47 ks na 100 m²). Oproti tomu rak signální nejen že dosáhl vyšších hustot (4 – 8 raků chycených za noc), ale v osídlených oblastech se vyskytovalo také méně ryb (0 – 18,8 ks na 100 m²). Stejně tak i Bubb a kol. (2009) prokázali, že kompetice o úkryty se vyskytuje silněji s rakem signálním než s původním rakem bělonohým.

Přítomnost raka signálního vedle lososa obecného významně snížila počet lososů kvůli využívání úkrytů raky v experimentálních podmínkách. To znamená, že invaze velkým počtem raků signálních do toků by mohla mít za následek zásah i do ukrývání se mladých lososů. Stupeň zásahu je pravděpodobně závislý na celkové dostupnosti úkrytů pro lososy i raky a jejich hustoty populací ve vztahu k nosné kapacitě habitatu. V oblastech, kde je úkryt hlavním faktorem limitujícím hustotu raka signálního, může být očekávána silná kompetice s lososem. Raci signální jsou často nalézáni pod kameny, preferovanými jako úkryt lososem (Griffiths a kol., 2004). Jak uvádí Findlay a kol. (2014), v Evropě napadl a ovlivnil rak signální řadu povodí obsazených lososem a pstruhem obecným.

2.5 Lososovité ryby interagující s rakem signálním

2.5.1 Pstruh obecný (*Salmo trutta*)

Pstruh obecný je původním druhem ryby v ČR. Vyskytuje se v čistých proudných tocích s písčito-kamenitým dnem, ve kterých by měl být dostatek úkrytů (Kouřil a kol., 2008), jelikož se pstruh vyhýbá otevřenému vodnímu sloupci. Členitost prostředí určuje početnost obsádky pstruha, neboť se často ukrývá v příbřežní zóně pod kořeny, v dutinách břehů, u dna za kameny nebo v úkrytech v hrázkách či výhonech (Baruš a kol., 1995).

Pstruh obecný má vysoké nároky na obsah kyslíku ve vodě, který nesmí klesnout na delší dobu pod 6 mg.l^{-1} . Ideální koncentrace kyslíku ve vodě je $8 - 11 \text{ mg.l}^{-1}$, optimální rozpětí teplot vody $8 - 16 \text{ }^\circ\text{C}$ a pH mezi $6 - 8$ (Svobodová a kol., 1987; Kouřil a kol., 2008).

Tělo pstruha obecného je protáhlé, větvenovité, ze stran mírně zploštělé a díky tomuto tvaru těla je pstruh dokonale přizpůsoben k životu v proudících vodách (viz Obrázek 3; Baruš a kol., 1995). Je to stanovištní ryba s teritoriálním chováním, která hájí svůj okrsek vymezený velikostí jedince a dosahem jeho zraku (Lusk a kol., 1992). Své stanoviště opouští pouze v době výtěrových migrací, nebo pokud dojde ke kolísání vodního stavu či při nedostatku potravy (Šrámek, 1998).



Obrázek 3: Pstruh obecný (upraveno podle: Internetový odkaz 3)

Pstruh obecný dorůstá 25 až 40 cm a hmotnosti 0,25 – 0,60 kg, výjimečně dorůstá až do délky 60 – 80 cm a hmotnosti 3 – 6 kg. Dožívá se průměrně 3 – 5 let, tudíž patří mezi ryby krátkověké (Baruš a kol., 1995). K dospívání mlíčáků dochází ve druhém

až třetím roce života a jikernačky dospívají ve třetím až čtvrtém roce. K výtěru dochází od poloviny října do prosince, kdy ryby migrují na trdliště do horních úseků toků s písčitým dnem. Zbarvení jiker je žlutooranžové až oranžové a průměrná velikost je 4,5 – 5 mm. Vykulený váčkový plůdek nejprve leží na dně a po strávení zhruba poloviny žlutkového váčku se začíná aktivně pohybovat a zároveň vyhledávat potravu, přičemž je stínomilný (Kouřil a kol., 2008).

Mladí pstruzi se živí hlavně zooplanktonem a drobným bentosem (Kouřil a kol., 2008), starší jedinci potom různými vývojovými stádii chrostíků (*Trichoptera*), pakomárů (*Chironomidae*), jepic (*Ephemeroptera*), pošvatek (*Plecoptera*), muchničků (*Simuliidae*), blešivců (*Gammaridae*), měkkýšů (*Mollusca*) – převážně kamomilem (*Ancylus sp.*) apod. (Baruš a kol., 1995). V letních měsících i suchozemským hmyzem a větší jedinci dokonce i rybami nebo žábami (Kouřil a kol., 2008).

2.5.2 Lipan podhorní (*Thymallus thymallus*)

Lipan podhorní vyžaduje víc prostoru než pstruh obecný a zároveň nevyžaduje úkryty (Šrámek, 1998). Proto se vyskytuje převážně v podhorských tocích s většími tůňemi a hlubšími proudy (Příhoda, 2006). Plůdek se nejčastěji vyskytuje v mělkých vodách s písčitým dnem. Když ale plůdek poodroste, přemístí se do hlubších vod s mírným prouděním.

Stejně jako pstruh obecný má lipan vysoké nároky na obsah kyslíku ve vodě (Lusk a kol., 1987), ale jsou nižší než u pstruha obecného (Šrámek, 1998) a optimální teplota je v rozpětí 10 – 20 °C (Lusk a kol., 1987).

Tělo má lipan štíhlé a protáhlé, torpédovitého tvaru s poměrně velkými šupinami (Kouřil a kol., 2008) vytvářejícími pravidelné řady (Šimek, 1959). Typická je pro mlíčáky vysoká a pestře zbarvená hřbetní ploutev (viz Obrázek 4; Kouřil a kol., 2008). Lipan má oproti pstruhovi obecnému opačný typ chování, je společenský a méně agresivní. Vytváří hejna, která jsou zastoupena většinou jedinci o stejné velikosti. Počet kusů v hejnu klesá s věkem ryb. Nejstarší jedinci bývají samotářští a hájí si své stanoviště (Lusk a kol., 1987).



Obrázek 4: Lipan podhorní (upraveno podle: Internetový odkaz 4).

Lipan podhorní je, stejně jako pstruh obecný, krátkověká ryba dožívající se 3 – 5 let. Dorůstá do velikosti 35 – 50 cm (Baruš a kol., 1995) a hmotnosti 0,3 – 0,6 kg (Kouřil a kol., 2008), výjimečně dorůstá velikosti až 60 cm a hmotnosti až 2,5 kg (Baruš a kol., 1995). Mlčící dospělosti již ve druhém roce života a jikernačky ve třetím až čtvrtém roce. Výtěr probíhá v dubnu nebo začátkem května při teplotách 8 – 10 °C. Jikry bývají žluto-oranžové a průměrná velikost je 3,0 – 3,5 mm (Kouřil a kol., 2008). Po vytření zahrabává lipan jikry do šterku, ale ne tak hluboko jako pstruh (Crisp, 1996).

Plůdek začíná přijímat pelagickou potravu ještě před úplným spotřebováním žloutkového váčku blízko hladiny. Po dosažení délky 25 – 28 mm začíná migrovat do větších hloubek a přijímá bentickou potravu (Scott, 1985). Hlavní potravní složkou lipana jsou podle Baruše a kol. (1995) larvy jepic (*Ephemeroptera*), chrostíků (*Trichoptera*) a pakomárů (*Chironomidae*), dále jsou to pošvatky (*Plecoptera*) a kamomil říční (*Ancylus fluviatilis*). Lusk a kol. (1987) ještě uvádí hmyz na vodní hladině a potravu unášenou proudem vody tzv. drift.

2.6 Ekologické hodnocení příjmu potravy v závislosti na hustotě potravy – Functional response

Termín „functional response“ neboli funkční odpověď byl poprvé použit Solomonem (1949), ale více je znám ve spojení se studiemi Hollinga (1959a, 1959b). Holling (1959a) studoval predaci drobných savců na hřebenule ryšavé (*Neodiprion*

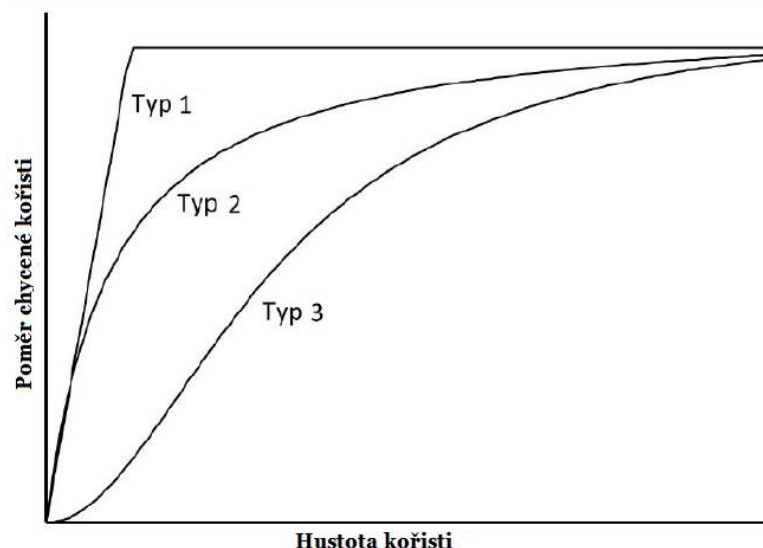
sertifer) a zjistil, že se míra predace zvyšovala se zvyšující se hustotou populace kořisti. Z toho mu vyplynuly dva výsledky:

- a) každý predátor zvýšil svou míru konzumace po vystavení vyšší hustotě kořisti
- b) hustota predátorů se zvyšovala se zvyšující se hustotou kořisti.

Holling považoval tyto výsledky za dva druhy odpovědí populace predátorů na hustotu kořisti – funkční odpověď a numerická odpověď (numerical response).

V literatuře je uváděno mnoho typů predace, každý autor uvádí odlišný počet hlavních typů vztahu predátor-kořist a mnoho z nich má vůči sobě jen drobné rozdíly (Holling, 1959a). Ale například Errington (1946) se zmiňuje o dvou typech predace, které jsou zcela rozdílné jedna od druhé. Rozlišuje reciproční a nereciproční predaci. Nereciproční predace se dá podle Hollinga (1959a) snadno popsat normální funkční a numerickou odpovědí. Reciproční predace může být také popsána základními odpověďmi, ale i vedlejšími faktory, jako jsou vlastnosti kořisti, hustota a kvalita náhradní potravy a vlastnosti predátorů. Hlavním znakem této predace je tzv. hranice bezpečnosti. Kořist je více zranitelná nad a méně zranitelná pod touto hranicí.

Holling (1959a) zavedl termín funkční odpověď primárně k popisu změny v rychlosti konzumace kořisti predátorem při nezměněné hustotě kořisti. Obecně se dá říci, že funkční odpověď popisuje rychlost konzumace kořisti predátorem (za jednotku času) jako funkci hustoty kořisti. To určuje sílu interakcí vztahu predátor-kořist a svým tvarem funkční odpověď ovlivňuje stabilitu ovlivňujících se druhů a celých potravních sítí (Uszko a kol., 2015). Holling (1959a) rozdělil funkční odpovědi do třech základních typů (viz Obrázek 5) a to podle rozložení času predátora mezi dvě aktivity, tj. hledání kořisti a manipulace s kořistí, která zahrnuje pronásledování, zabití, sežrání a trávení kořisti (Holling, 1959b).



Obrázek 5: Grafické znázornění všech třech typů funkčních odpovědí (upraveno podle Dennyho, 2014).

Matematicky nejjednodušší funkční odpověď typu I popsal Holling (1959a) jako lineární vztah mezi počtem zkonsumované kořisti a hustotou kořisti, dokud nedojde ke stavu náhlého nasycení. Podle Dennyho (2014) by sem patřili například filtrátoři. Holling (1959b) vyjádřil tento vztah ve formě

$$Y = aT_a X,$$

kde Y je počet zkonsumované kořisti jedním predátorem, a je konstanta úměrnosti uvádějící rychlost, za kterou se predátor střetne s kořistí, T_a je čas potřebný pro hledání a X je hustota kořisti.

Typ II funkční odpovědi je nejtypičtější a předpokládaná funkční odpověď je rostoucí s nepřetržitou klesající rychlostí, tedy sklon křivky se snižuje se zvyšující se hustotou kořisti. Predátoři tohoto typu způsobují maximální mortalitu při nízkých hustotách kořisti (Holling, 1959a). Sem by patřili například paraziti a hmyz (Denny, 2014). Formulace typu II funkční odpovědi podle Hollinga (1959b) může být zapsána

$$Y = \frac{aT_t X}{1+abX},$$

kde Y je počet zkonsumované kořisti jedním predátorem, a je konstanta úměrnosti uvádějící rychlost, za kterou se predátor střetne s kořistí, T_t je pevný časový interval, X je hustota kořisti a b je čas pro manipulaci s kořistí.

Poslední typ III funkční odpovědi je ve tvaru S, protože rychlost vyhledávání kořisti nejprve stoupá se zvyšující se hustotou kořisti a potom klesá. Tento typ odpovědi se vyskytuje u predátorů, kteří zvyšují svou vyhledávací aktivitu se zvyšující

se hustotou kořisti. Pokud je hustota predátorů konstantní, pak mohou regulovat hustotu kořisti, pouze pokud mají typ III funkční odpovědi. Proto je to jediný typ, u kterého může mortalita kořisti stoupat se stoupající hustotou kořisti (Holling, 1959a). Tento typ funkční odpovědi není tak jednoduše formulovatelný, ale Holling (1959b) ho vyjádřil jako zobecnění typu II, tedy může být zapsán jako

$$y = \frac{aT_t X^k}{1 + abX^k},$$

kde je opět Y počet zkonsumované kořisti jedním predátorem, a je konstanta úměrnosti uvádějící rychlost, za kterou se predátor střetne s kořistí, T_t je pevný časový interval, X je hustota kořisti, b je čas pro manipulaci s kořistí a $k > 1$. Rovnice v tomto tvaru je běžně používána ekology, kteří odlišují velikost k kvůli vlivům na dynamiku společenství nebo populace. V jiných souvislostech, například při rozlišování mezi predátory s typem II a predátory s typem III funkční odpovědi, je obecně $k = 2$ (Denny, 2014).

3 Materiál a metodika

3.1 Experimentální organismy

Jako pokusné potravní organismy byly použity jikry a váčkový plůdek lipana podhorního dovezené 2 – 3 dny před plánovanými pokusy z rybí líhně Holýšov. Jikry byly dovezeny ve stádiu očních bodů ve stáří 90 denních stupňů (d°) a k pokusu byly nasazeny ve 120 d°. Váčkový plůdek byl získán dovozem jiker ve stádiu očních bodů (120 d°) a jeho doinkubací v podmínkách experimentálního objektu VÚRH ve Vodňanech. Kulení nastalo při 150 d° a 24 hodin po vykulení byl váčkový plůdek nasazen k pokusu. Jako predátorů rybních jiker a plůdku bylo využito adultních a subadultních (2 – 3 roky staří) jedinců raka signálního (původem z potoka Kouba na Domažlicku) a raka říčního (původem z nádrže Kramata na Šumavě). Oba druhy byly drženy v podmínkách experimentálního objektu VÚRH ve Vodňanech od jejich odlovu na podzim 2014.

V dalším pokusu sloužila jako potravní organismus tohoroční ráčata raka signálního odchovaná od samic ze stejného odlovu v experimentálním chovu ve Vodňanech. Pokusným organismem v roli predátora zde byl půlroček pstruha obecného dovezeného z farmy v Bušanovicích.

3.2 Příprava před pokusy s jikrami a váčkovým plůdkem

24 hodin před nasazení každého pokusu byly napuštěny dvě plastové nádrže o objemu 80 l vodovodní vodou z důvodu vyprchání chloru z vody a zároveň, aby se teplota vody vyrovnala s teplotou okolního prostředí. To bylo nastaveno na teplotu 15 °C. Jedna nádrž sloužila jako zásoba vody pro pokusy s rakem říčním a druhá pro pokusy s rakem signálním. Tyto dvě nádrže byly patřičně popsány spolu s plastovými odměrnými nálevkami o objemu 1 l, aby se předešlo případnému přenosu račího moru z nepůvodních raků signálních na původní raky říční. Manipulace s jednotlivými druhy raků proto probíhala odděleně, kdy se vždy začínalo s rakem říčním.

Samotný pokus probíhal v plastových boxech o celkovém objemu 2,5 l, do kterých byl přidán čistý promytý jemný písek (< 0,4 mm; 200 ml; 376 g) jako substrát a 2 litry odstáté vody z příslušné nádrže podle druhu raka za pomoci odměrné nálevky. Každý box byl očíslován (uvedení koncentrace kořisti a pořadové číslo v rámci koncentrace) a označen symbolem pro příslušný druh raka (Aa, Pl). Tímto byly experimentální boxy připraveny pro pokusy. Použité koncentrace kořisti (uvedeny níže) byly zvoleny na základě 24 hodinového testu ‚žravosti‘, který proběhl v podmínkách popsaných výše den před vlastním pokusem na jikrách při použití raka signálního a koncentrací jiker 100, 200 a 300 ks.

3.3 Raci jako predátoři

3.3.1 Pokus s jikrami

První pokus, při kterém byly použity jikry lipana podhorního v očních bodech a adultní a subadultní jedinci raka říčního a raka signálního, byl proveden ve dnech 19. – 21. 4. 2016.

Podmínky pokusu:

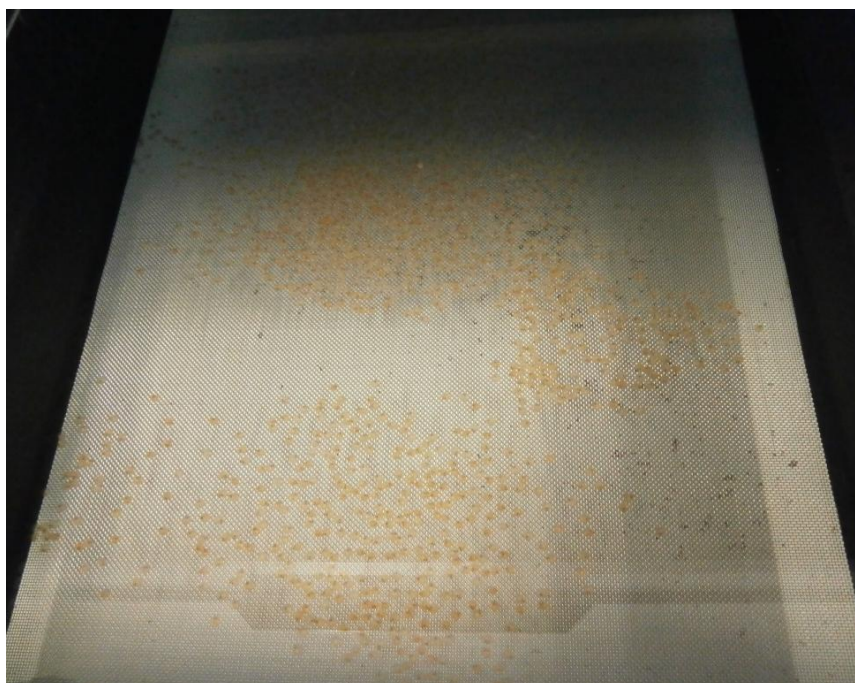
- Teplota vody: 15 °C
- Průměrná velikost jiker: $4,0 \pm 0,1$ mm
- Průměrná hmotnost jiker: $0,043 \pm 0,004$ g
- Průměrná délka hlavohrudí raků říčních: $35,60 \pm 4,76$ mm
- Průměrná hmotnost raků říčních: $10,7 \pm 5,0$ g
- Průměrná délka hlavohrudí raků signálních: $33,11 \pm 2,08$ mm
- Průměrná hmotnost raků signálních: $10,3 \pm 1,8$ g

Den před samotným pokusem byly připraveny plastové boxy o objemu 1,25 l, které byly naplněny 1 l odstáté vody z nádrže podle druhu raka. Do každého z těchto boxů byl po zaznamenání pohlaví, délky hlavohrudí a hmotnosti přiřazen jeden rak pro 24 hodinovou aklimatizaci a vyhladovění raků (viz Obrázek 6). Délka hlavohrudí byla měřena pomocí posuvného měřítka a hmotnost na digitálních vahách (Kern & Sohn GmbH, Balingen, Německo; viz Příloha 1 a 2). Celkem bylo použito pro tento

pokus 42 raků říčních a 56 raků signálních. Jikry byly před pokusem umístěny ve žlabu ve stejné místnosti, kde posléze probíhal pokus, tudíž bylo docíleno stejných podmínek prostředí na aklimatizaci (viz Obrázek 7).



Obrázek 6: Aklimatizace raků v experimentálních boxech po dobu 24 hodin (foto: autor).



Obrázek 7: Umístění jiker na inkubační vložce ve žlabu k aklimatizaci (foto: autor).

V den pokusu se ráno do každého z připravených označených boxů s pískem přidal příslušný počet jiker v šestinásobném opakování pro raka říčního a v osminásobném opakování pro raka signálního (viz Tabulka 1). Jikry se ze žlabu opatrně pomocí hadičky přemístily do misky. Z té se za pomoci plastové lžičky a husího brka rozpočítávaly a postupně přidávaly do boxů. Zaznamenána byla také průměrná velikost a hmotnost jiker pomocí pevného měřítka a vážení na analytických vahách (Mettler AE200, Mettler-Toledo Ltd., Leicester, Velká Británie).

Tabulka 1: Počet jiker/váčkového plůdku vložených do experimentálních boxů s pískem v závislosti na čísle a druhu raka.

Číslo raka říčního (Aa)	Číslo raka signálního (PI)	Počet jiker/váčkového plůdku [ks]
1 – 6	1 – 8	2
7 – 12	9 – 16	8
13 – 18	17 – 24	16
19 – 24	25 – 32	35
25 – 32	33 – 40	60
33 – 38	41 – 48	90
39 – 42	49 – 56	130

Vlastní pokus byl zahájen nasazením raků do experimentálních boxů s připravenými jikrami. Začátek se skupinou raků říčních byl v 8:30 a se skupinou raků signálních v 9:30 (viz Obrázek 8). Celková doba trvání pokusu byla 24 hodin. Po uplynutí 24 hodin byli raci vyjmuti z plastových boxů a přemístěni do dvou žlabů podle druhu. Boxy s jikrami byly následně zkontrolovány tak, že byl zaznamenán počet zbylých a poškozených jiker. Z těchto hodnot bylo vypočteno množství celkem sežraných a poškozených jiker.



Obrázek 8: Rak signální několik minut po nasazení do experimentálního boxu s připravenými jikrami (foto: autor).

3.3.2 Pokus s váčkovým plůdkem

V druhém pokusu byl použit váčkový plůdek lipana podhorního a opět dospělci raka říčního a raka signálního. Tento pokus proběhl dne 28. – 30. 4. 2016.

Podmínky pokusu:

- Teplota vody: 15 °C
- Průměrná délka váčkového plůdku: $13,41 \pm 0,87$ mm
- Průměrná hmotnost váčkového plůdku: $0,023 \pm 0,003$ g
- Průměrná délka hlavohrudi raků říčních: $35,70 \pm 4,64$ mm
- Průměrná hmotnost raků říčních: $11,0 \pm 5,0$ g
- Průměrná délka hlavohrudi raků signálních: $33,46 \pm 1,76$ mm
- Průměrná hmotnost raků signálních: $10,9 \pm 1,7$ g

Podmínky pokusu a manipulace s experimentálními organismy byla stejná jako u předchozího experimentu. Ráno před pokusem se do připravených označených boxů s pískem přidalo stejné množství váčkového plůdku jako jiker v předchozím případě (viz předchozí Tabulka 1). Manipulace s váčkovým plůdkem byla rovněž shodná včetně záznamu délky a hmotnosti váčkového plůdku.

Začátek pokusu nastal přemístěním raků do boxů s napočítaným váčkovým plůdkem. Pro raky říční to znamenalo v 8:15 a pro raky signální v 9:00. Doba trvání pokusu byla opět 24 hodin. Po této době byli raci přemístěni do žlabů podle druhu a byly zkontrolovány plastové boxy s váčkovým plůdkem. Po kontrole boxů byl zaznamenán počet živého a napadeného váčkového plůdku. Z těchto hodnot bylo vypočteno množství celkem sežraného a napadeného plůdku.

3.4 Raci jako potravní organismy

3.4.1 Pokus s ráčaty

Ve třetím pokusu byla použita tohoroční ráčata raka signálního a půlroček pstruha obecného jako predátor. Tento pokus proběhl ve dnech 9. – 11. 8. 2016.

Podmínky pokusu:

- Teplota vody: 17 °C
- Průměrná hmotnost ráčat: $168,6 \pm 81,5$ mg
- Průměrná délka pstruha obecného: $97,8 \pm 7,6$ mm
- Průměrná hmotnost pstruha obecného: $13,9 \pm 4,3$ g

Pstruzi byli před pokusem drženi v přípravném žlabu typu EWOS a krmeni *in excess* larvami pakomárů a peletovaným krmivem. Den před začátkem samotného pokusu byli po změření (standardní délka, SD) a zvažení (Kern & Sohn GmbH, Balingen, Německo) nasazeni do připravených akvárií. Akvária o celkovém objemu 20 l (40 x 25 x 20 cm) byla naplněna 15 l vody a 300 ml jemného písku (< 0,4 mm) jako substrátu. Aklimatizace trvala 24 hodin a v tuto dobu ryby nepřijímaly krmivo (viz Obrázek 9). Ráčata raka signálního byla držena v odchovných žlabech s dostatkem úkrytů a krmena *in excess*. V den pokusu byla ráčata slovena ze žlabu a následně rozpočtena do připravených popsanych krabiček. Koncentrace kořisti byly stanoveny den předem testem ‚žravosti‘ při koncentracích kořisti 10, 20 a 40 ráčat. Dle testu žravosti byla ráčata nasazena v koncentracích 1, 2, 4, 8, 12, 16 a 20 ks. Každá koncentrace byla osmkrát opakovaná. Zároveň byly nasazeny kontrolní koncentrace bez predátora, každá čtyřikrát opakovaná. Před nasazením do akvárií byla

ráčata opatrně (opatrné osušení na filtračním papíru, manipulace entomologickými pinzetami) zvážena na analytických vahách (Mettler AE200, Mettler-Toledo Ltd., Leicester, Velká Británie). Velikost měřena nebyla z důvodu možného poškození křehkých ráčat. Po zvážení všech koncentrací byla ráčata přemístěna do akvárií.



Obrázek 9: Aklimatizace pstruhů v akváriích před pokusem po dobu 24 hodin (foto: J. Kubec).

Experiment trval jako v předchozích případech 24 hodin. Po jejich uplynutí byli pstruzi z akvária vyloveni. Poté byla vylovena všechna zbylá ráčata do připravených označených krabiček. Tato ráčata byla následně spočtena, zkontrolováno poškození ráčat (chybějící klepeta oproti stavu při nasazení) a následně byla všechna ráčata opět zvážena na analytických vahách. To umožnilo zjistit velikostní složení raků pozřených pstruhy.

3.5 Statistická analýza

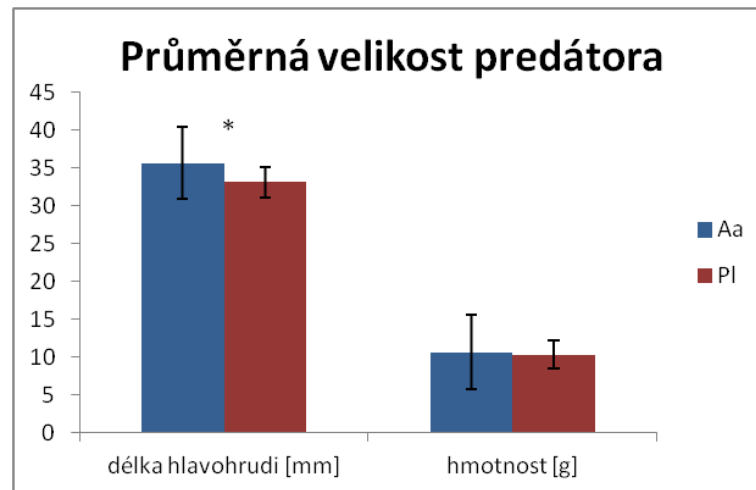
Statistické vyhodnocení výsledků bylo provedeno použitím t-testu pro nezávislé vzorky a jednosměrné analýzy variance (ANOVA – Tukey test, případně LSD test) v programu Statistica, verze 12 (StatSoft). Analýza funkční odpovědi organismů a jejich parametrů byla provedena v programu R (R Core team, 2016) s pomocí Ing. Mgr. Lukáše Veselého a Dr. A. Sentise, neboť tato analýza vyžaduje znalosti a zkušenosti, které přesahují rámec magisterského studia oboru Rybářství a ochrany vod.

4 Výsledky

4.1 Raci jako predátoři

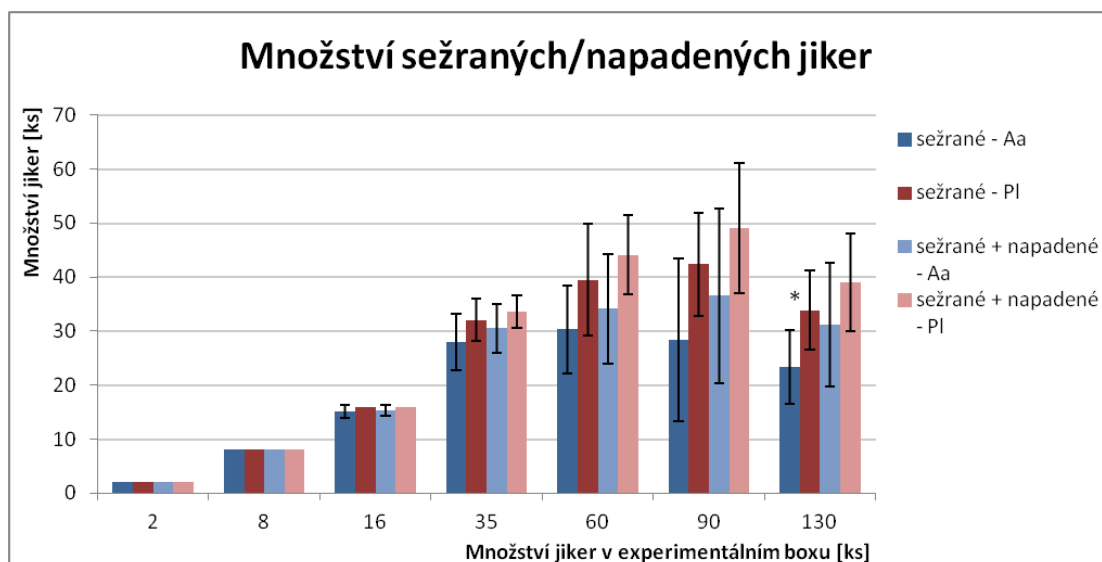
4.1.1 Pokus s jikrami

Průměrná délka hlavohrudi a hmotnost použitých raků v prvním pokusu s jikrami je uvedena v Grafu 1. Statisticky významný rozdíl byl pouze v případě délky hlavohrudi mezi druhy ($t = 3,47$; $p < 0,05$). Grafy průměrných hodnot délky hlavohrudi a hmotnosti predátora v jednotlivých skupinách (podle počtu jiker) pro daný druh raka jsou uvedeny v Příloze 3 a Příloze 4.



Graf 1: Délka hlavohrudi a hmotnost predátora v pokusu s jikrami lipana, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka. Aa – rak říční, Pl – rak signální. Hvězdička (*) označuje statisticky významný rozdíl, $p < 0,05$.

Množství sežraných jiker mezi druhy predátorů se začalo mírně odlišovat od koncentrace 35 kusů jiker v boxu na jednoho raka. Nicméně statisticky významný rozdíl mezi rakem říčním a rakem signálním byl zaznamenán pouze v jednom případě a to při nejvyšší koncentraci jiker (viz Graf 2).

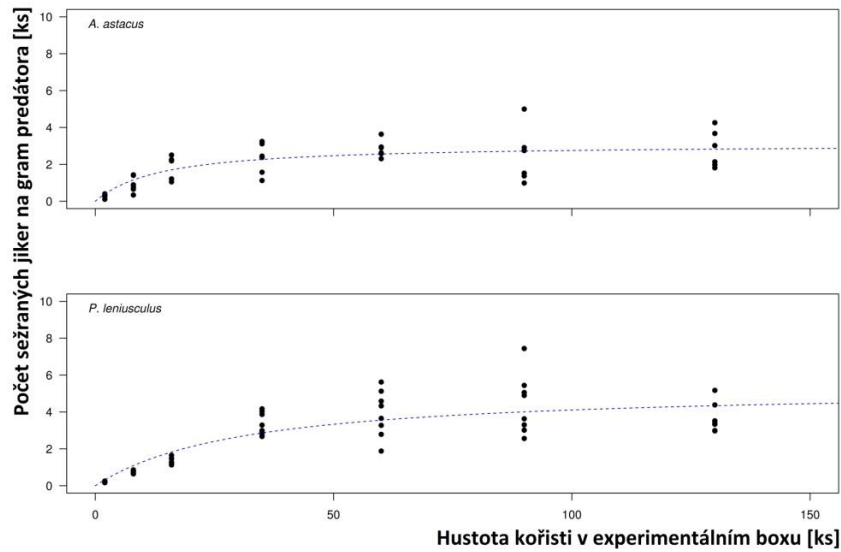


Graf 2: Počet sežraných a sežraných + napadených jiker lipana rakem říčním (Aa) a rakem signálním (Pl) v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka. Hvězdička (*) označuje statisticky významný rozdíl $F = 6,44$; $p < 0,05$.

Úsilí nutné pro vyhledání (search rate) jiker není statisticky významné mezi druhy raků ($p > 0,05$), zatímco doba zpracování (handling time) jiker se statisticky významně mezi druhy raků liší ($p < 0,05$; viz Graf 3). Modely funkčních odpovědí pro oba druhy raků jsou znázorněny na Grafu 4.



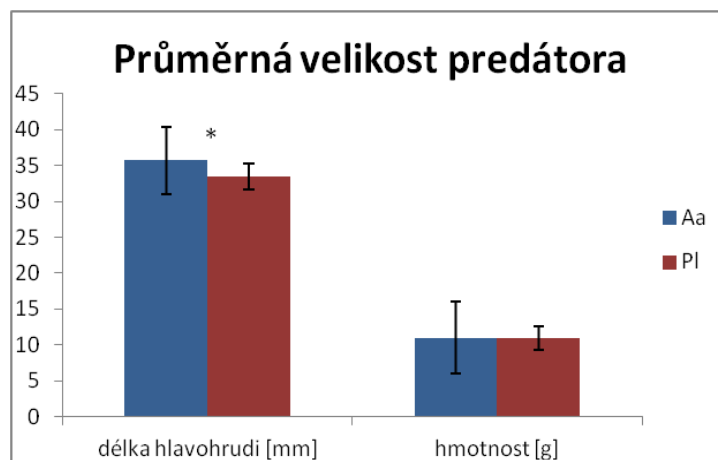
Graf 3: Grafy úsilí nutného pro vyhledání jiker a doby zpracování jiker pro raka říčního a raka signálního. Hvězdička (*) označuje statisticky významný rozdíl, $p < 0,05$.



Graf 4: Modely funkčních odpovědí pro pokus s jikrami jako kořisti raka říčního a raka signálního.

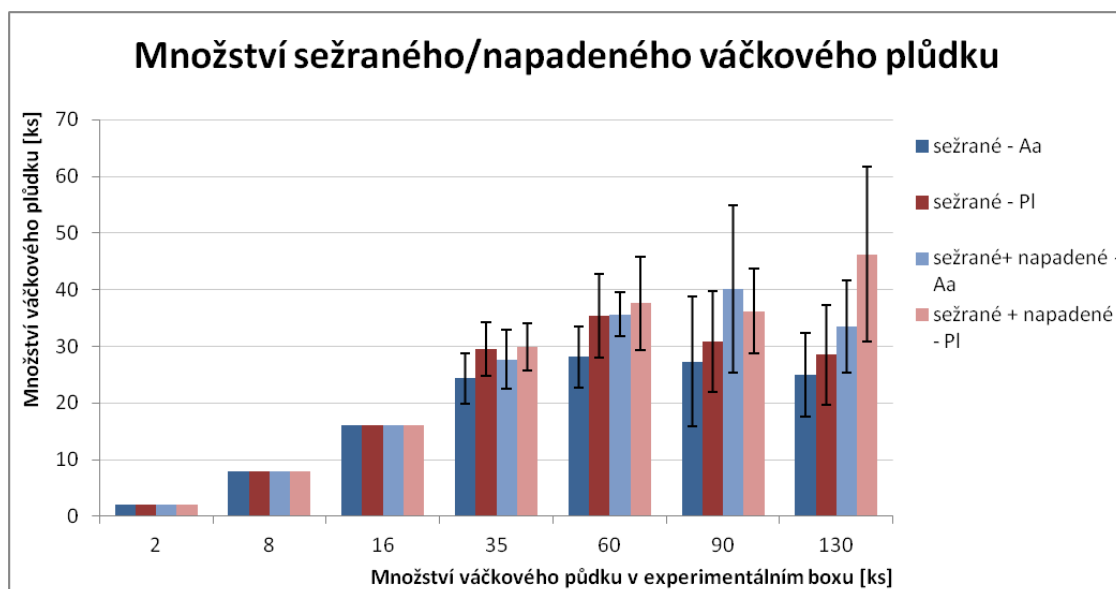
4.1.2 Pokus s váčkovým plůdkem

Stejně jako tomu bylo u pokusu s jikrami, tak i v pokusu s váčkovým plůdkem lipana byl statisticky významný rozdíl mezi druhy raků jen v délce hlavohruď ($t = 3,27$; $p < 0,01$), ale ne v jejich hmotnosti. Průměrnou délku hlavohruď a hmotnost raků použitých v pokusu s váčkovým plůdkem uvádí Graf 5. Podrobnější grafy průměrných hodnot velikosti predátorů v jednotlivých skupinách (podle počtu plůdku) pro konkrétní druh raka jsou uvedeny v Příloze 5 a Příloze 6.



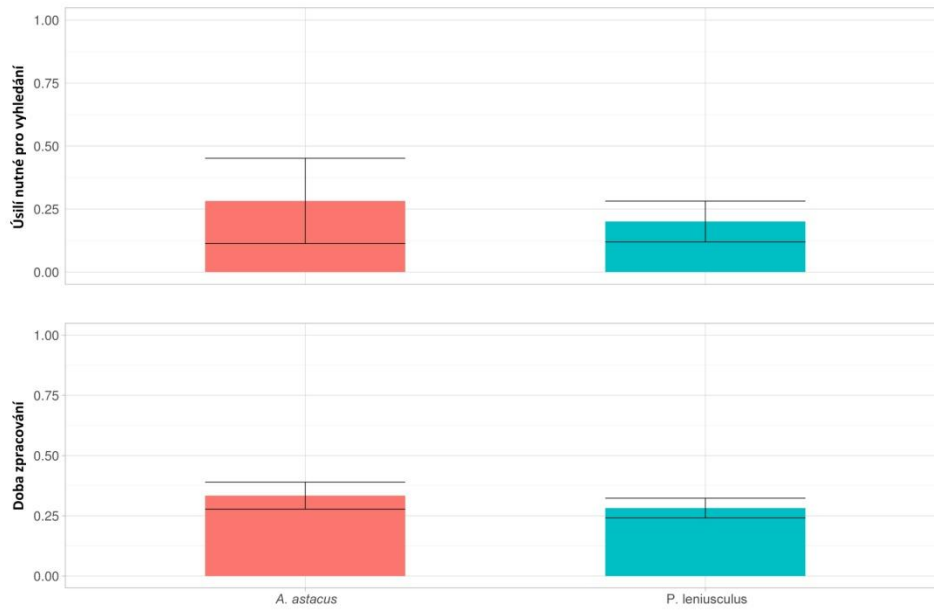
Graf 5: Délka hlavohruď a hmotnost predátora v pokusu s váčkovým plůdkem lipana, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka. Aa – rak říční, Pl – rak signální. Hvězdička (*) označuje statisticky významný rozdíl, $p < 0,05$.

V tomto pokusu nebyl zaznamenán žádný statisticky významný rozdíl mezi druhy raků v závislosti na skupinách podle počtu váčkového plůdku ($p > 0,05$). Ačkoliv se množství sežraného plůdku mezi rakem říčním a signálním začalo nepatrně odlišovat od koncentrace 35 kusů plůdku na jednoho raka (viz Graf 6).



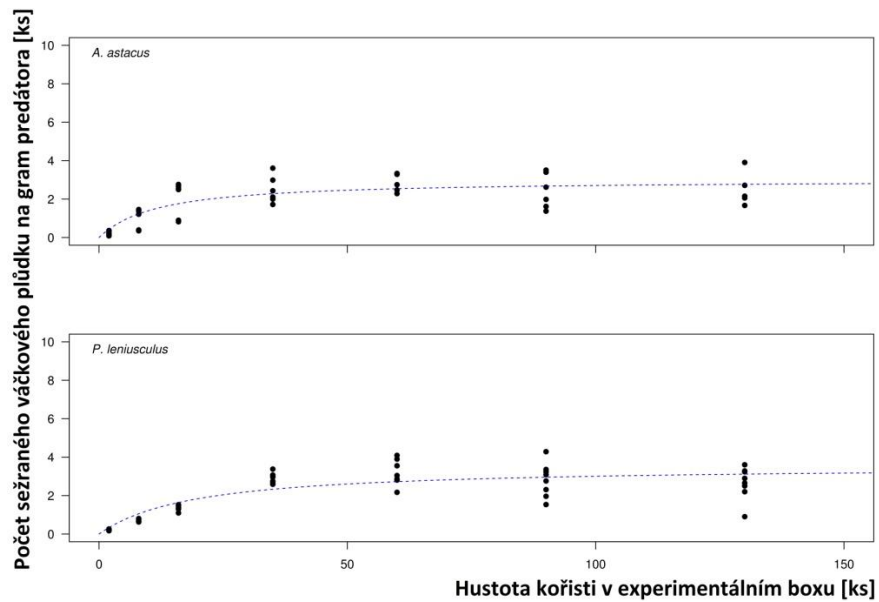
Graf 6: Počet sežraného a sežraného + napadeného váčkového plůdku lipana rakem říčním (Aa) a rakem signálním (PI) v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.

Rozdíly mezi rakem říčním a rakem signálním z hlediska úsilí nutného pro vyhledání a doby zpracování kořisti, váčkového plůdku, nebyly statisticky významné ($p > 0,05$), jak je patrné i na Grafu 7.



Graf 7: Grafy úsilí nutné pro vyhledání váčkového plůdku a doby zpracování váčkového plůdku pro raka říčního a raka signálního.

Modely funkčních odpovědí pro původní a nepůvodní druh raka jsou znázorněny na Grafu 8.

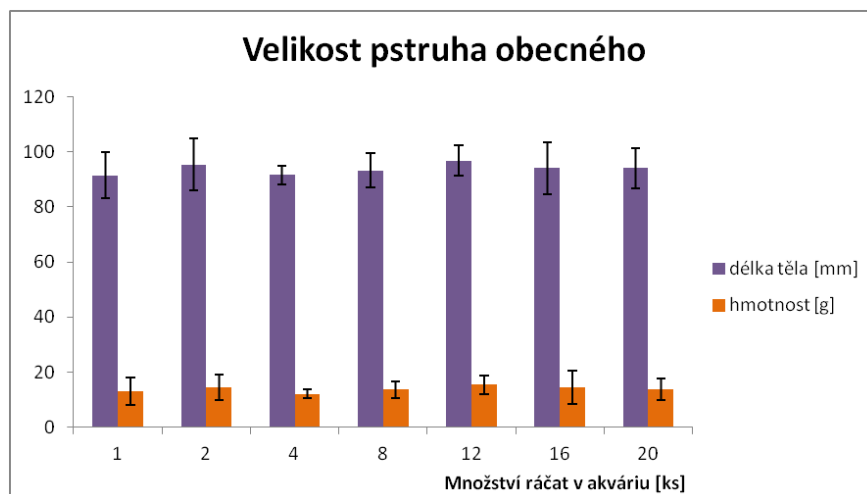


Graf 8: Modely funkčních odpovědí pro pokus s váčkovým plůdkem jako kořisti raka říčního a raka signálního.

4.2 Raci jako potravní organismy

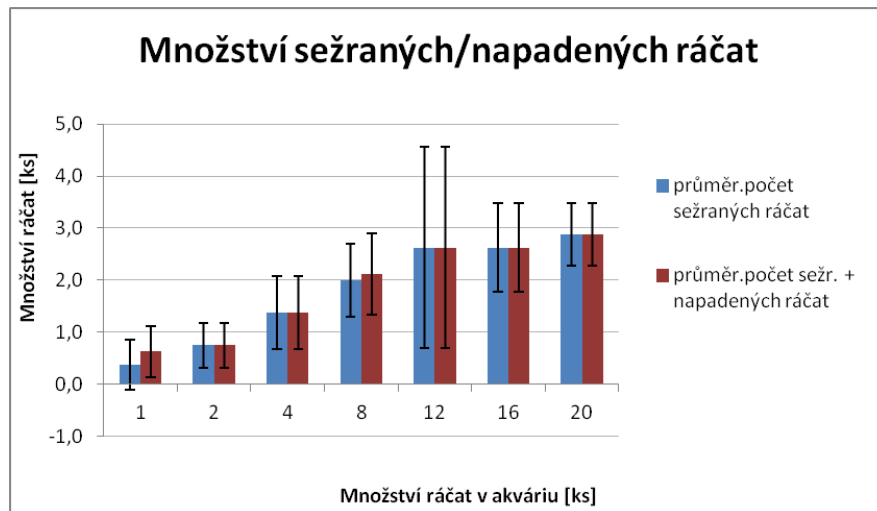
4.2.1 Pokus s ráčaty

Průměrná velikost pstruhů obecných použitých v třetím pokusu se statisticky významně nelišila (délka těla – $F = 0,46$ a $p > 0,05$; hmotnost – $F = 0,50$ a $p > 0,05$) v rámci jednotlivých použitých hustot kořisti (Graf 9). Celková průměrná délka těla pstruha obecného byla $93,8 \pm 7,6$ mm a hmotnost $13,9 \pm 4,2$ g.



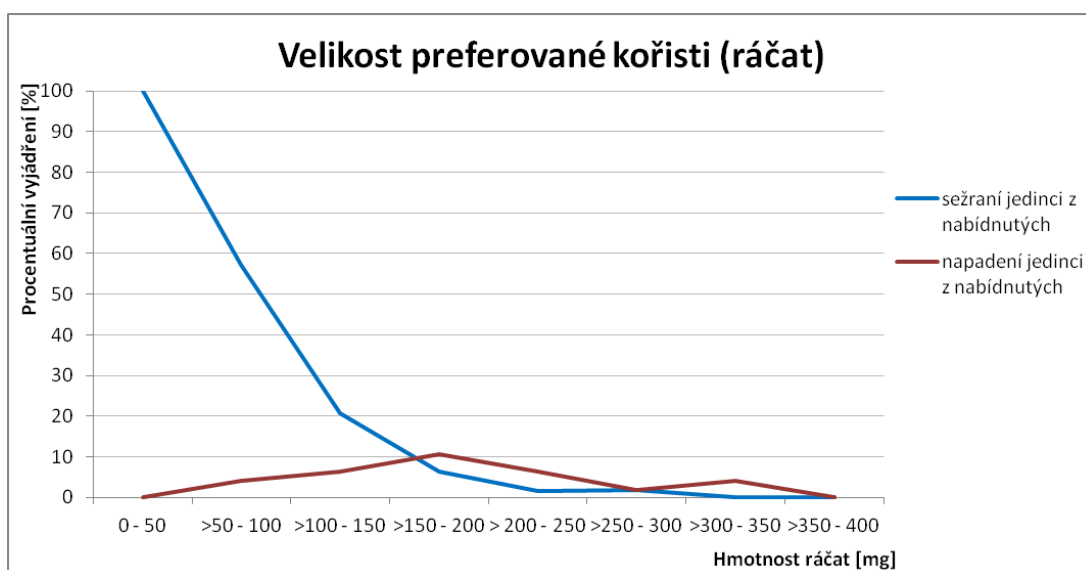
Graf 9: Délka těla a hmotnost pstruha obecného v závislosti na skupině podle počtu ráčat, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.

V následujícím Grafu 10 je znázorněno průměrné množství sežraných a napadených ráčat ve skupinách podle jednotlivých hustot kořisti tj. ráčat. V případě kontroly bylo přežití ráčat 99,1 %.



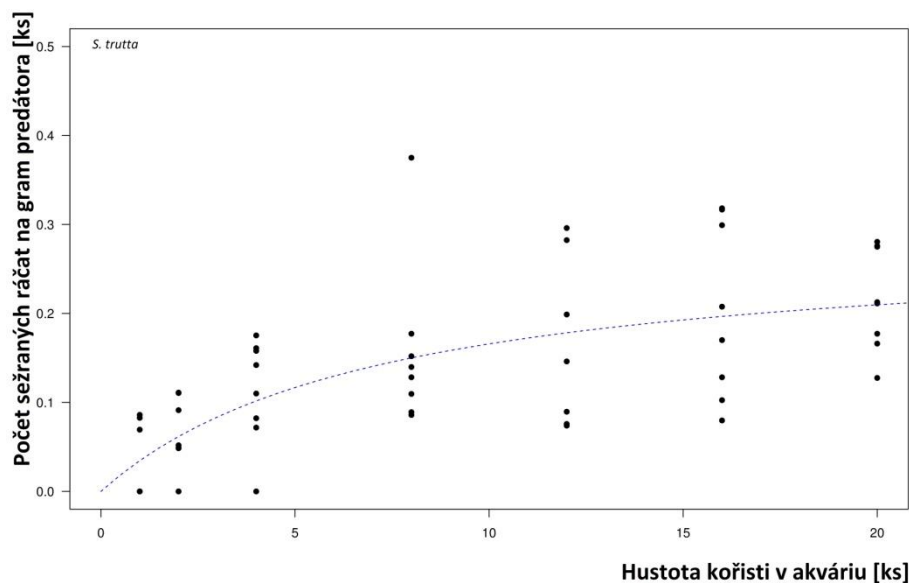
Graf 10: Počet sežraných a sežraných + napadených juvenilů raka signálního v závislosti na skupině podle počtu ráčat, průměrná hodnota ± směrodatná odchylka.

Největší množství sežraných ráčat v tomto pokusu bylo v rozmezí hmotnosti 50 – 100 mg a to konkrétně 56 kusů. Počet napadených ráčat byl největší při hmotnostech 100 – 150 mg a 150 – 200 mg, kde u obou rozpětí bylo napadeno 10 kusů. Graf s počtem nabídnutých, sežraných a napadených kusů ráčat je uveden v Příloze 7. Procentuální množství sežraných ráčat (a tedy i preference velikosti kořisti) z celkově nabídnutých jedinců klesalo exponenciálně se stoupající hmotností ráčat (viz Graf 11).



Graf 11: Procentuální vyjádření sežraných a napadených ráčat v závislosti na jejich hmotnosti.

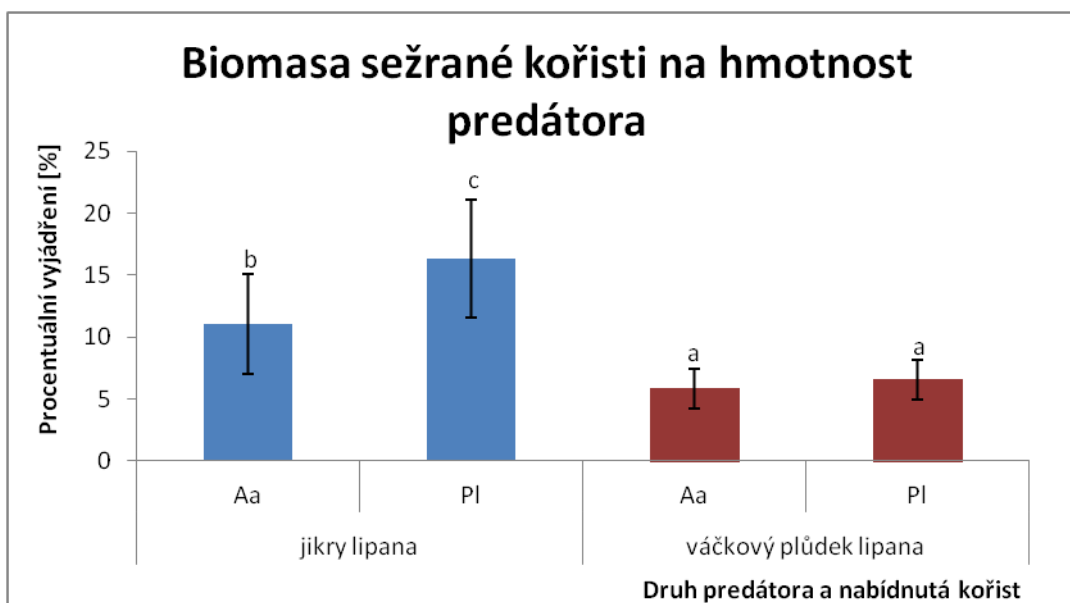
Model funkční odpovědi pro pstruha obecného je znázorněn na Grafu 12.



Graf 12: Model funkční odpovědi pro pokus s ráčaty jako kořisti pstruha obecného.

4.3 Vzájemné porovnání

V prvním pokusu s jikrami lipana podhorního jako kořisti byl statisticky významný rozdíl v biomase sežrané kořisti na hmotnost predátora mezi testovanými druhy raků ($F = 18,21$; $p < 0,05$). V pokusu s váčkovým plůdkem lipana se statisticky významný rozdíl mezi druhy raků neprokázal ($F = 2,72$; $p > 0,05$). Procentuální vyjádření těchto hodnot uvádí Graf 13 společně se statistickou analýzou mezi skupinami. Průměrná hodnota biomasy sežrané kořisti na vlastní hmotnost predátora u třetího pokusu s ráčaty jako kořisti a predátorem pstruhem obecným byla výrazně nižší, a to $3,08 \pm 1,45$ %.



Graf 13: Procentuální vyjádření biomasy sežrané kořisti na vlastní hmotnost predátora, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka. Predátor – rak říční (Aa) a rak signální (PI), kořist – jikry a váčkový plůdek lipana podhorního. Sloupce s rozdílnými indexy se od sebe statisticky významně liší ($p < 0,01$).

5 Diskuze

Raci patří mezi největší sladkovodní bentické bezobratlé a obvykle dominují jejich biomase. Často poskytují důležitý zdroj potravy pro některé sladkovodní ryby (Dorn a Mittelbach, 1999). Kvůli jejich početnosti a relativně velké velikosti těla mohou mít vztahy mezi rybami a raky velký vliv na zbytek bentického společenství (Momot, 1995; Dorn a Mittelbach, 1999). Mohou také kontrolovat biodiverzitu díky jejich dlouhověkosti či trofické specializaci nebo jednat jako ekosystémoví „inženýři“, neboť jsou obvykle klíčovými druhy sladkovodních komunit (Reynolds, 2011).

Vzhledem k širokému rozšíření invazivních druhů raků v našich vodách byla tato problematika hlavním podnětem k experimentálnímu prozkoumání reciproké predace mezi relevantními nepůvodními raky a lososovitými rybami. Tyto druhy jsou obecně pozorovány ve vztahu predátor-kořist, ale pro spoustu ryb nejsou raci tak snadnou kořistí. Jednak právě kvůli své velikosti a také pevnému krunýři. Mnoho studií ukázalo, že relativní velikost ryb a raků je hlavním faktorem ovlivňujícím právě tento vztah predátor-kořist (Dorn a Mittelbach, 1999). Raci jsou zejména zranitelní ve stádiu juvenilních jedinců anebo během svlékání, ryby pak z pohledu raků převážně jako jikry a plůdek v prvním roce života (Reynolds, 2011). To je hlavní důvod, proč byla vybrána právě tato stádia (juvenilní tohoroční ráčata, jikry a váčkový plůdek lipana) jako kořist pro predátory v pokusech mé diplomové práce. Rak signální byl vybrán z hlediska jeho podobných nároků na prostředí jako u původního raka říčního a zároveň kvůli jeho výskytu v ČR včetně lipanových a pstruhových pásem toků (Füreder a kol., 2006; Kouba a kol., 2013). Pro srovnání efektu vybraného nepůvodního druhu na vývojová stádia lipana byl jako referenční druh použit původní rak říční, který se v daných habitatech rovněž vyskytuje a s lipanem podhorním a pstruhem obecným přirozeně koexistuje (Ďuriš a kol., 2013).

Zatímco většina studií se soustředí na vliv predace rybami na raky (Blake a Hart, 1993; Nyström a kol., 2001; Stenroth a Nyström, 2003), existuje i množství případů, ve kterých mohou mít raci negativní vliv na rybí společenstva nebo produkci ryb (Savino a Miller, 1991; Lodge a kol., 2000; Peay a kol., 2009). Raci jako predátoři použít v pokusech mé diplomové práce dosahovali stejné průměrné hmotnosti, zatímco průměrná délka hlavohruďi raka říčního byla statisticky významně větší než raka signálního na hladině významnosti $p < 0,05$. To mohlo být zapříčiněno jejich

různou morfológickou stavbou těla, jak naznačují např. Vorburger a Ribí (1999). Nicméně pro tyto pokusy byla hmotnost raků důležitějším faktorem z hlediska porovnání poměru biomasy predátora a sežrané kořisti.

V prvních dvou experimentech byla teplota vody regulována na 15 °C simulující možnou teplotu vody v době před líhnutím jiker lipana podhorního a zároveň výskytu váčkového plůdku lipana pro porovnatelnost obou typů kořisti. Nižší teplota vody by zároveň mohla vést k poklesu metabolismu a aktivity raků, vyšší naopak způsobit vykulení jiker ještě před ukončením prvního pokusu. Nicméně se zvyšující se teplotou roste také predace raků na jikrách (Dorn a Mittelbach, 1999). U třetího pokusu (predace pstruha na ráčatech) byla udržována teplota vody na 17 °C, která měla simulovat teplotu prostředí na konci vegetační sezóny.

Z výsledků pokusu s jikrami jako kořisti je zřejmé, že u skupin s hustotou kořisti 2 a 8 jiker byla sežrána veškerá nabídnutá kořist oběma druhy predátorů. To bylo zapříčiněno malým množstvím nabídnuté kořisti. Ve skupině se 16 jikrami se jednalo u raka signálního o stejný případ, ale u původního raka říčního byly nalezeny u dvou jedinců nesežrané jikry. Průměrné množství sežraných jiker bylo od skupiny s počtem 35 jiker větší ve prospěch raka signálního. Nicméně statisticky významný rozdíl mezi druhy predátorů byl prokázán pouze u skupiny s hustotou 130 jiker. U větších koncentrací to bylo dáno zejména vysokou variabilitou výsledků u obou druhů, která je ovšem u podobných studií obvyklá. U této hustoty 130 jiker navíc došlo k poklesu průměrného množství sežrané kořisti oproti nižším koncentracím 60 a 90 jiker. Tento trend mohl být způsoben vysokou hustotou kořisti, která vedla ke stresování predátora nebo naopak jeho dočasným uspokojením v prostředí s nadměrným zdrojem potravy, které nebyl schopen vyčerpat. Podobný trend byl zjištěn v podobných současných studiích u raků a larev vodního hmyzu (Sentis a kol., 2017; Veselý a kol., under review). Z výsledků se dále prokázal trend zvyšujícího se množství napadané kořisti s její zvyšující se hustotou. Tento trend potvrzuje i Iacarella a kol. (2015a) a Veselý a kol. (under review). Výjimkou je opět skupina 130, kde stejně jako v případě sežrané kořisti došlo k poklesu oproti dvěma nejbližším nižším koncentracím.

Podobně, jako tomu bylo v předcházejícím případě, raci v experimentu s váčkovým plůdkem ve skupinách s množstvím 2, 8 a 16 jedinců sežrali veškerou nabídnutou kořist. Průměrné množství sežraného váčkového plůdku se ve vyšších koncentracích nepatrně odlišovalo mezi použitými druhy raků (rak signální sežral více jedinců),

ale statistická analýza odlišnosti nepotvrdila. Největší množství sežraného váčkového plůdku bylo zaznamenáno u koncentrace 60 jedinců v případě obou druhů, což je rozdílné oproti jikrám, kde tato skutečnost byla pozorována ve skupině 90 pro raka signálního a 60 pro raka říčního. U skupin s počtem 90 a 130 kusů váčkového plůdku došlo k poklesu průměrně sežraného množství, ale napadených jedinců váčkového plůdku lipana bylo nejvíce ve skupině o hustotě 90 kusů u raka říčního a ve skupině o hustotě 130 kusů plůdku pro raka signálního.

V obou experimentech tedy vykazoval rak signální o něco agresivnější chování a žravost, kdy dosáhl vyšších hodnot průměrně sežrané kořisti, než bylo pozorováno u původního raka říčního. Překvapivě ale tyto hodnoty nebyly výrazně vyšší než u raka říčního, což podporuje i statistická analýza dat, která v naprosté většině případů, nehledě na typ kořisti, nevykazuje statisticky významné rozdíly. Degerman a kol. (2007) neobjevili ve volných vodách vliv raka signálního na juvenilní jedince pstruha obecného ani při biomase raků 100 ks na 100 m² vodní plochy, ale např. Peay a kol. (2009) popsali úbytek populace pstruha obecného v závislosti na nahrazení původního druhu raka bělonohého rakem signálním. Velmi citlivé k predaci raků jsou podle literatury zejména bentické druhy ryb (Light, 2005), což například ilustruje práce Bubba a kol. (2009), kdy se nepůvodní rak signální choval signifikantně agresivněji vůči vrance obecné v porovnání s původním rakem bělonohým. V laboratorních podmínkách způsoboval tento nepůvodní druh poškození ploutví a v některých případech i úhyn napadeného jedince. Negativní vliv raků signálních na rybí společenstva popisují také Guan a Wiles (1997) s následným dopadem na rybníční ekosystém. Vliv raků na uložené jikry ryb popisují rovněž Dorn a Wojdak (2004). Změna prostředí, kompetice o potravu (Nyström, 2002; Carpenter, 2005) a úkryty (Bubb a kol., 2009), ale i predace na jikrách a plůdku ryb jsou základními negativními vlivy nepůvodních druhů raků na rybí populace (Degerman a kol., 2007). Efekt predace je podle Degermana a kol. (2007) ovlivněn prostředím, teplotou vody, chováním ryb a zda jsou jikry uloženy volně nebo zahrabány. *In situ* experiment predace raka signálního na juvenilech pstruha obecného ale neukázal významný rozdíl v přežití ryb (Stenroth a Nyström, 2003). Podobně i Degerman a kol. (2007) nenašli rozdíly v početnosti ryb ve volných vodách s výskytem nepůvodního raka signálního ani s výskytem původního raka říčního. Pokud se ale na dané lokalitě nepůvodní druhy raků vyskytují, mohou tento výsledek ovlivnit nepřímo, změnami v potravním řetězci

či změněné struktury a využití bentických nik, jak to dokázali Strenroth a Nyström (2003) pokusem ve volných vodách.

Mé pokusy naznačují, že jsou raci v experimentálních podmínkách schopni predovat na jikrách a plůdku lipana. Podobnou problematikou se zabýval i Findlay a kol. (2014), který zjistil, že juvenilové raka signálního do velikosti 14 mm délky hlavohruď (CL) nijak neovlivní inkubaci jiker lososa obecného. Jedinci použité v našem pokusu dosahovali délky $33,11 \pm 2,08$ mm a jednalo se o kulturní nebo subadultní raky, kteří již prokázali schopnost výrazně jikry poškozovat a požírat. Findlay a kol. (2014) zjistili již u raků s CL 24 mm, že významně sníží přežití nezahrabaných jiker lososa a nejmenší CL, při které byla pozorována predace jiker, byla 17,6 mm. Velikost jiker lososa v tomto experimentu byla 5,5 mm, tedy výrazně vyšší než je tomu u lipana. Jikry lipana použité v pokusech mé diplomové práce dosahovaly velikosti $4,0 \pm 0,1$ mm, z čehož vyplývá, že budou ohroženy pravděpodobně mnohem menšími jedinci, než bylo v případě jiker lososa. Stejně uvažují Findlay a kol. (2014). Místo výtěru a výskytu lipana podhorního navíc více koresponduje s výskytem raka říčního popř. raka signálního. Jelikož se větší jedinci raka signálního jeví jako nebezpeční pro jikry, Morse a kol. (2013) navrhuje jejich odstraňování z toků a snížit tak tlak, kterému jsou jikry a plůdek vystavené.

Podle Degermana a kol. (2007) však tyto výsledky nemusí odpovídat výsledkům z terénu, kde jsou simulovány přírodní podmínky a interakce mezi organismy. Například rak *Orconectes virilis* sežere méně rybích jiker v přítomnosti vranky obecné (Stelzer a Lamberti, 1999). Plůdek ryb využívá v jezerech makrofyta jako úkryt a jejich početnost může být významně ovlivněna raky a tím ovlivňovat i přežití plůdku (Dorn a Mittelbach, 1999). V řekách je však vliv makrofyt nižší než v jezerech (Reynolds, 2011) a zejména v případě lososovitých ryb, které jsou litofilní (Kubečka a kol., 2013), je tento efekt takřka nulový. V řekách invazivní rak signální, ale i původní rak říční vytvářejí nory a narušováním stability břehů mohou ovlivňovat turbiditu. Zejména u raka signálního, který vytváří hustší populace, může být tento vliv znatelný (Holdich a kol., 2009).

Pokud jde o přímé sledování souvislosti početnosti lososovitých ryb a výskytu původních a nepůvodních druhů (konkrétně raka bělonohého a raka signálního), vykonali ho Peay a kol. (2009) na horním úseku toku v Anglii za pomoci pastí a elektrického agregátu. Ve sledovaných lokalitách vypočetli, že je rak signální schopný

se šířit rychlostí 0,1 km za rok proti proudu a 0,46 km po proudu. Při porovnávání početnosti za roky 2007 a 2008 zjistili, že se snižujícím se počtem ulovených raků bělonohých narůstá počet raků signálních. Také biomasa ryb (zejména pstruha obecného) dosahovala vyšších hodnot v částech toku s původním druhem raka. V některých úsecích s výskytem raka signálního nebyly v některých případech odlovené žádné ryby na 100 m² vodní plochy. Peay a kol. (2009) zde objevili negativní korelaci v početnosti raka signálního a pstruha obecného. Ze 165 odlovených jedinců bylo 83 % menších jak 100 mm, jen 1,8 % bylo větších jak 200 mm, ale ne víc jak 250 mm. Zda rak signální způsobil pokles biomasy pstruha, což by vedlo ke snížení reciproční predace, se jim ale nepodařilo dokázat. Podobně jako Bubb a kol. (2009), i Peay a kol. (2009) pozorovali negativní vliv raka signálního na vranku obecnou. V úseku nad migrační bariérou pro ryby vranka zcela vymizela v průběhu jednoho roku, aniž by byly pozorovány změny v ekosystému, s výjimkou zvýšeného počtu invazních raků. Raci pravděpodobně vyhnali vranky z úkrytů, jak zaznamenal i Bubb a kol. (2009) a tím mohlo dojít k vystavení nechráněných jiker případnému nebezpečí, jak dokazují nejenom mé pokusy, ale i Findlaye a kol. (2014).

Několik studií už poukázalo na fakt, že rybí jikry a plůdek mohou být negativně ovlivňovány raky, ale podle Rubina a Svenssona (1993) představuje široce rozšířený pstruh obecný ve švédských vodách také potenciální riziko pro raky. Jiní autoři například uvádějí, že raci signální jsou napadáni okounem říčním (*Perca fluviatilis*), úhořem říčním (*Anguilla anguilla*; Blake a Hart, 1995), pstruhem duhovým (Nyström a kol., 2001) a pstruhem obecným (Stenroth a Nyström, 2003). V pokusu s predátorem pstruhem obecným a kořistí juvenilními jedinci raka signálního bylo zaznamenáno mírnější napadání kořisti oproti předchozím pokusům na jikrách a váčkovém plůdku. Z výsledků tohoto pokusu lze říci, že průměrný počet sežraných ráčat nepřekročil 3 kusy. Nicméně, byl pozorován mírně stoupající trend v množství sežrané kořisti v závislosti na zvyšujícím se počtu ráčat v akváriu. Tyto výsledky mohly být mírně ovlivněny zaznamenaným obranným postavením ráčat ve skupinkách s rozevřenými klepety. Díky tomuto jevu působila ráčata celkově jako mnohem větší kořist, než doopravdy byla. Tento fakt u raka signálního zaznamenali také Peay a kol., (2009), kde rak signální natahoval klepeta a snažil se vypadat větší než ústa ryby. Dalším pozorovaným parametrem byla velikost preferované kořisti pstruha obecného. Z výsledků pokusu vyplývá, že nejpreferovanější velikostí kořisti byla ráčata menší

než 50 mg (sežráno 100 % nabídnutých) a ráčata o hmotnosti 50 – 100 mg (sežráno 55 % nabídnutých). Se vzrůstající velikostí ráčat pak úspěšnost predace klesala. V případě napadených ráčat byli nejvíce poškozeni jedinci v rozmezí velikosti 100 – 150 mg a 150 – 200 mg, přičemž průměrná hmotnost napadených ráčat byla $160,03 \pm 60,59$ mg. Otázkou je, kde je skutečný velikostní limit, který je schopen pstruh v použité velikosti pozřít a zda nehraje větší roli aktivní ochranné chování ráčat. Největší sežraný jedinec měl totiž hmotnost 274 mg.

Porovnání funkční odpovědi původních a nepůvodních organismů může odhalit vliv predace invazních druhů na ty původní (Dick a kol., 2014) a předpovědět jejich dopad na ekosystém (Wootton, 1997). Alexander a kol. (2014) testovali dva invazivní a dva původní druhy ryb na hypotézu, že funkční odpověď je významně vyšší u invazivních druhů. Vliv invazního korýše na zooplankton v irských vodách sledovali Iacarella a kol. (2015a). Z jejich výsledků vyplynula funkční odpověď typu 2, stejně jako v mých experimentech a studiích MacNeila a kol. (2013) či Alexandra a kol. (2014). Námí zjištěné funkční odpovědi měli mírně vyšší mezní hodnoty u raka signálního, ale statistické porovnání s rakem říčním významný rozdíl nepotvrdilo. V experimentu Alexandra a kol. (2014) sežraly invazivní druhy významně větší množství potravy, což je vidět i v grafech funkční odpovědi. Tyto výsledky se také odrazily do doby zpracování kořisti (handling time), který byl statisticky významně nižší u dvou nepůvodních druhů. V mých experimentech se statistický rozdíl v čase potřebného ke zpracování kořisti podařilo zjistit pouze v případě jiker ve prospěch raka signálního. Tedy rak signální zpracovával jikry kratší čas a tím jich mohl sežrat více než rak říční za stejnou dobu. Ve všech námí provedených pokusech bylo vyhodnocováno i úsilí nutné pro vyhledání kořisti (search rate). Mnoho autorů, jako například Alexander a kol. (2014), Dick a kol. (2014) a Iacarella a kol. (2015a,b), ve svých pracích používají pojem „attack rate“, který charakterizuje schopnost predátora vyhledávat a chytat svou kořist. Tento pojem by mohl být částečně přirovnán právě k úsilí nutnému pro vyhledání kořisti, které se ale ani v jednom případě statisticky významně nelišilo mezi použitými druhy raků.

Při porovnání průměrně sežrané biomasy kořisti jednotlivými druhy raků (pouze u hustot kořistí, kde nedošlo k sežrání veškeré nabídnuté potravy, tj. 60, 90 a 130), statisticky významně více biomasy jiker sežral nepůvodní rak signální oproti původnímu raku říčnímu, čímž se prokázala jeho větší potenciální hrozba vůči

jikrám lososovitých ryb. Nicméně v případě váčkového plůdku se statisticky významný rozdíl mezi druhy neprokázal. Navíc procentuální hodnoty sežrané biomasy na hmotnost predátora byly statisticky významně nižší oproti hodnotám v pokusu s jikrami, což bylo pravděpodobně dáno vyšším úsilím nutným pro vyhledání a ulovení pohyblivé kořisti. Celkově jsou dané zjištěné výsledky ve srovnání s literaturou překvapivé z hlediska srovnatelného vlivu původního a invazního druhu. Schopnosti jedinců jsou tedy, zdá se, podobné či dokonce srovnatelné, ale vliv populací těchto druhů na obsádky ryb může být i tak výrazně jiný, viz Peay a kol. (2009) nebo Bubb a kol. (2009). Rak signální totiž rychleji dospívá a roste, a rychleji tvoří výrazně hustší populace než je tomu u raka říčního (Holdich a kol., 2009; Ďuriš a kol., 2013). Tlak na daný ekosystém a jeho složky může být potom několikanásobně vyšší. Důležitý je také fakt, že ačkoliv mají oba druhy raků podobné požadavky na potravu, rak signální konzumuje více živočišného materiálu než rostlinného (Lewis, 2002). Rak říční je ale o něco větší omnivor, jehož strava zahrnuje primárně vodní rostliny a detritus, který se skládá z rozkládajících se částí rostlin a živočichů, mikroorganismů a je pro něj důležitým zdrojem potravy (Skurdal a Taugbøl, 2002).

V případě porovnání vlivu pstružního plůdku na tohoroční ráčata raka signálního s vlivem raků na jikry a plůdek lípana lze konstatovat, že z hlediska dlouhodobé kompetice by pravděpodobně mohl mít navrch rak signální, neboť pstruh obecný byl schopen ulovit jen malé množství nabízených ráčat. Nicméně v přírodních podmínkách využívají ráčata úkrytových možností, které pro ně nebyly v daném experimentu dostupné. Pstruh obecný tedy nemá tak významný tlak na ráčata oproti predaci raků na jikrách a váčkovém plůdku lososovitých ryb.

6 Závěr

Bylo provedeno experimentální porovnání predace původního a nepůvodního druhu raka na jikry a váčkový plůdek lipana podhorního jako zástupce lososovitých ryb. Z výsledků těchto experimentů vyplývá, že nepůvodní rak signální vykazoval mírně agresivnější chování a žravost než původní rak říční. V naprosté většině případů ale nebyly tyto hodnoty tak výrazné, jelikož nebyly potvrzeny statisticky významné rozdíly. Nicméně byl z výsledků prokázán trend zvyšujícího se množství napadané kořisti s její zvyšující se hustotou u obou druhů raků. Pouze u nejvyšších koncentrací kořisti (130 kusů jiker, 90 a 130 kusů váčkového plůdku) došlo k poklesu oproti dvěma nejbližším nižším koncentracím. Největšího množství sežraných jiker bylo dosaženo při koncentraci 60 kusů rakem říčním a 90 kusů rakem signálním. V případě váčkového plůdku bylo pozorováno největší množství ve skupině 60 u obou druhů. Při porovnání průměrně sežrané biomasy kořisti oběma druhy raků se prokázala větší potenciální hrozba raka signálního vůči jikrám lipana podhorního. K tomuto zjištění přispěla také skutečnost, že rak signální zpracovává jikry statisticky významně kratší dobu než rak říční. Nicméně v případě váčkového plůdku se statisticky významný rozdíl mezi druhy raků neprokázal a procentuální hodnoty sežrané biomasy na hmotnost predátora byly oproti hodnotám v experimentu s jikrami statisticky významně nižší. Schopnosti jedinců obou druhů raků jsou tedy téměř srovnatelné, což je v porovnání s literaturou překvapivé. Nicméně vliv populací původního a nepůvodního druhu raka na lososovité ryby může být i tak výrazně jiný. Rak signální totiž rychleji roste a dříve dospívá, díky čemuž dokáže rychleji vytvořit mnohem hustší populaci než rak říční. Tím může dojít k několikanásobně vyššímu tlaku na daný ekosystém a tím i na lososovité ryby.

V následujícím experimentu byl zhodnocen význam juvenilních raků signálních jako kořisti pro pstruha obecného, zástupce lososovitých ryb. V tomto případě bylo pozorováno mírnější napadání kořisti než v předchozích experimentech na jikrách a váčkovém plůdku. Byl zaznamenán mírně stoupající trend v množství sežraných rácat v závislosti na zvyšujícím se počtu nabídnuté kořisti, nicméně průměrný počet sežraných rácat nepřekročil 3 kusy. Byla také pozorována závislost, kde při vzrůstající velikosti rácat klesala úspěšnost predace. Průměrná hmotnost napadených rácat byla $160,03 \pm 60,59$ mg. Z těchto výsledků lze říci, že pstruh obecný nemá

v experimentálních podmínkách tak významný tlak na ráčata oproti predaci obou druhů raků na vývojová stádia lososovitých ryb.

7 Použitá literatura

- Alderman, D.J., Polglase, J.L., 1988. Pathogens, parasites and commensals. In: Holdich, D.M. (Eds.), *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*. Croom Helm, London, pp. 167-212.
- Alexander, M.E., Dick, J.T.A., Weyl, O.L.F., Robinson, T.B., Richardson, D.M., 2014. Existing and emerging high impact invasive species are characterized by higher functional responses than natives. *Biology Letters* 10, 1-4.
- Armstrong, J.D., Kemp, P.S., Kennedy, G.J.A., Ladle, M., Milner, N.J., 2003. Habitat requirements of Atlantic salmon and brown trout in rivers and streams. *Fisheries Research* 62 (2), 143-170.
- Baran, I., Soylu, E., 1989. Crayfish plague in Turkey. *Journal of Fish Diseases* 12, 193-197.
- Baruš, V., Oliva, O., Černý, K., Gajdůšek, J., Hensel, K., Holčík, J., Kálal, L., Krupauer, V., Kux, Z., Libosvářský, J., Lom, J., Lusk, S., Moravec, F., Peňáz, M., Pivnička, K., Prokeš, M., Ráb, P., Špinar, Z., Švátora, M., Vostradovský, J., 1995. *Mihulovci – Petromyzontes a ryby – Osteichthyes* (1). Academia, Praha, 623 s.
- Beja, P.R., 1996. An analysis of otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *Journal of Applied Ecology* 33, 1156-1170.
- Blake, M.A., Hart, P.J.B., 1993. The behavioural responses of juvenile signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* to stimuli from perch and eels. *Freshwater Biology* 29, 89-97.
- Blake, M.A., Hart, P.J.B., 1995. The vulnerability of juvenile signal crayfish to perch and eel predation. *Freshwater Biology* 33, 233-244.
- Bubb, D.H., O'Malley, O.J., Gooderham, A.C., Lucas, M.C., 2009. Relative impacts of native and non-native crayfish on shelter use by an indigenous benthic fish. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 19 (4), 448-455.
- Buřič, M., Kouba, A., Polícar, T., Kozák, P., 2009. Invazní druhy raků ve vodách ČR a mechanismy jejich negativního vlivu na původní astakofaunu. *Bulletin VÚRH Vodňany*, 45 (2-3), 5-16.
- Carpenter, J., 2005. Competition for food between an introduced crayfish and two fishes endemic to the Colorado River basin. *Environmental Biology of Fishes* 72, 335-342.

- Carpenter, S.R., Lodge, D.M., 1986. Effects of submerged macrophytes on ecosystem processes. *Aquatic Botany* 26, 341-370.
- Corkum, L.D., Cronin, D.J., 2004. Habitat complexity reduces aggression and enhances consumption in crayfish. *Journal of Ethology* 22 (1), 23-27.
- Crawford, L., Yeomans, W.E., Adams, C.E., 2006. The impact of introduced signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* on stream invertebrate communities. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 16 (6), 611-621.
- Crisp, D.T., 1996. Environmental requirements of common riverine European salmonid fish species in fresh water with particular reference to physical and chemical aspects. *Hydrobiologia* 323, 201-221.
- Degerman, E., Nilsson, P.A., Nyström, P., Nilsson, E., Olsson, K., 2007. Are fish populations in temperate streams affected by crayfish? – A field survey and prospects. *Environmental Biology of Fishes* 78 (3), pp. 231-239.
- Denny, M., 2014. Buzz Holling and the functional response. *Bulletin of the Ecological Society of America* 95 (3), 200-203.
- Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Jeschke, J.M., Ricciardi, A., MacIsaac, H.J., Robinson, T.B., Kumschick, S., Weyl, O.L.F., Dunn, A.M., Hatcher, M.J., Paterson, R.A., Farnsworth, K.D., Richardson, D.M., 2014. Advancing impact prediction and hypothesis testing in invasion ecology using a comparative functional response approach. *Biological Invasions* 16, 735-753.
- DiDonato, G.T., Lodge, D.M., 1993. Species replacements among *Orconectes* crayfishes in Wisconsin lakes: the role of predation by fish. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 50 (7), 1484-1488.
- Dorn, N.J., Mittelbach, G.G., 1999. More than predator and prey: a review of interactions between fish and crayfish. *Vie et Milieu* 49 (4), 229-237.
- Dorn, N.J., Wojdak, J.M., 2004. The role of omnivorous crayfish in littoral communities. *Oecologia* 140, 150-159.
- Ďuriš, Z., Horká, I., Buřič, M., Kozák, P., 2013. Ekologie raků. In: Kozák, P. (Eds.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV, Vodňany, s. 223-248.

- Elvira, B., Gnicola, G., Almodovar, A., 1996. Pike and red swamp crayfish: a new case on predator-prey relationship between aliens in central Spain. *Journal of Fish Biology* 48 (3), 437-446.
- Errington, P.L., 1946. Predation and vertebrate populations. *The Quarterly Review of Biology* 21 (2), 144-177.
- Filipová, L., Kozubíková, E., Petrusek, A., 2006. *Orconectes limosus*. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. Český svaz ochránců přírody, Praha, s. 237-238.
- Findlay, J.D.S., Riley, W.D., Lucas, M.C., 2014. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) predation upon Atlantic salmon (*Salmo salar*) eggs. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 25 (2), 250-258.
- Fischer, D., Bádr, V., Vlach, P., Fischerová, J., 2004. Nové poznatky o rozšíření raka kamenáče v Čechách. *Živa* 2004 (2), 79-81.
- Füreder, L., Edsman, L., Holdich, D., Kozák, P., Machino, Y., Pöckl, M., Renai, B., Reynolds, J., Schulz, H., Schulz, R., Sint, D., Taugbøl, T., Trouilhé, M.C., 2006. Indigenous crayfish – habitat and threats. In: Souty-Grosset, C. (Eds.), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 25-48.
- Gamradt, S., Kats, L.B., Anzalone, C.G., 1997. Aggression by non-native crayfish deters breeding in California newts. *Conservation Biology* 11 (3), 793-796.
- Garvey, J.E., Stein, R.A., Thomas, H.M., 1994. Assessing how fish predation and interspecific prey competition influence a crayfish assemblage. *Ecology* 75 (2), 532-547.
- Gherardi, F., 2011. Towards a sustainable human use of crayfish (Crustacea, Decapoda, Astacidea). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401 (2), 1-22.
- Gherardi, F., Aquiloni, L., Diéguez-Uribeondo, J., Tricarico, E., 2011. Managing invasive crayfish: Is there a hope? *Aquatic Sciences* 73, 185-200.
- Griffiths, S.W., Collen, P., Armstrong, J.D., 2004. Competition for shelter among overwintering signal crayfish and juvenile Atlantic salmon. *Journal of Fish Biology* 65, 436-447.

- Guan, R.-Z., 1994. Burrowing behaviour of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in the River Great Ouse, England. *Freshwater Forum* 4, 155-168.
- Guan, R.-Z., Wiles, P.R., 1997. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conservation Biology* 11 (3), 641-647.
- Hamrin, S., 1987. Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Holarctic Ecology* 10 (1), 45-51.
- Hill, A.M., Lodge, D.M., 1999. Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: the roles of competition and predation. *Ecological Applications* 9 (2), 678-690.
- Hobbs, H.H., III, Jass, J.P., Huner, J.V., 1989. A review of global crayfish introductions with particular emphasis on two North American species (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 56 (3), 299-316.
- Holdich, D.M., Black, J., 2007. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae] digs into the UK. *Aquatic Invasions* 2 (1), 1-15.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Föderer, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Šmietana, P., Taugbol, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C. (Eds.), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 49-130.
- Holdich, D.M., Reynolds, J.D., Souty-Grosset, C., Sibley, P.J., 2009. A review of the ever increasing threat to European crayfish from non-indigenous crayfish species. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 11(394-395), 1-46.
- Holling, C.S., 1959a. The components of predation as revealed by a study of small-mammal predation of the European pine sawfly. *The Canadian Entomologist* 91 (5), 234-261.
- Holling, C.S., 1959b. Some characteristics of simple types of predation and parasitism. *The Canadian Entomologist* 91 (7), 385-398.
- Horwitz, P., 1995. The conservation status of Australian freshwater crayfish: review and update. *Freshwater Crayfish* 10, 70-80.
- Chobot, K., 2006. Mapování raků v AOPK ČR. *Ochrana přírody* 61 (2), 57-59.

- Iacarella, J.C., Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Ricciardi, A., 2015b. Ecological impacts of invasive alien species along temperature gradients: testing the role of environmental matching. *Ecological Applications* 25 (3), 706-716.
- Iacarella, J.C., Dick, J.T.A., Ricciardi, A., 2015a. A spatio-temporal contrast of the predatory impact of an invasive freshwater crustacean. *Diversity and Distributions*, 1-10.
- Ibbotson, A. T., Furse, M. T., 1995. Literature review of the ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* and its impacts upon the white clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. Institute of Freshwater Ecology, 35 pp.
- Jonsson, A., 1992. Shelter selection in YOY crayfish *Astacus astacus* under predation pressure by dragonfly larvae. *Nordic Journal of Freshwater Research* 67, 82-87.
- Jussila, J., Mannonen, A., 2004. Crayfisheries in Finland, a short overview. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 2, 263-273.
- Kouba, A., Buřič, M., Petrusek, A., 2013. Druhy raků v Evropě. In: Kozák, P. (Eds.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV, Vodňany, s. 75-152.
- Kouřil, J., Mareš, J., Pokorný, J., Adámek, Z., Randák, T., Kolářová, J., Palíková, M., 2008. *Chov lososovitých druhů ryb, lipana a síhů*. VÚRH JU, Vodňany, 141 s.
- Kozubíková, E., Horká, I., 2013. Nemoci, paraziti a komenzálové raků. In: Kozák, P. (Eds.), *Biologie a chov raků*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV, Vodňany, s. 249-280.
- Kubečka, J., Horký, P., Prchalová, M., Peterka, J., Jůza, T., Boukal, D., Slavík, O., 2013. Volné vody a jejich charakteristika. In: Randák, T. (Eds.), *Rybářství ve volných vodách*. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, FROV, Vodňany, s. 33-128.
- Lewis, S.D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D.M. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 511-540.
- Light, T., 2005. Behaviour effects of invaders: alien crayfish and native sculpin in a California stream. *Biological Invasions* 7 (3), 353-367.

- Lodge, D. M., Deines, A., Gherardi, F., Yeo, D. C. J., Arcella, T., Baldrige, A. K., Barnes, M. A., Chadderton, W. L., Feder, J. L., Gantz, C. A., Howard, G. W., Jerde, C. L., Peters, B. W., Peters, J. A., Sargent, L. W., Turner, C. R., Wittmann, M. E., Zeng, Y., 2012. Global introductions of crayfishes: Evaluating the impact of species invasions on ecosystem services. *The Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics* 43, 449-472.
- Lodge, D.M., Taylor, C.A., Holdich, D.M., Skurdal, J., 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. *Fisheries* 25 (8), 7-20.
- Lusk, S., Baruš, V., Vostradovský, J., 1992. *Ryby v našich vodách*. Academia, Praha, 239 s.
- Lusk, S., Skácel, L., Sláma, B., 1987. *Lipan podhorní. Český rybářský svaz*, Praha, 155 s.
- MacNeil, C., Dick, J.T.A., Alexander, M.E., Dodd, J.A., Ricciardi, A., 2013. Predators vs. alien: differential biotic resistance to an invasive species by two resident predators. *NeoBiota* 19, 1-19.
- 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 (6), 1279-1288.
- Minckley, W.L., Craddock, J. E., 1961. Active predation of crayfish on fishes. *The Progressive Fish-Culturist* 23 (3), 120–123.
- Momot, W.T., 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science* 3 (1), 33-63.
- Morse, J.W., Baldrige, A.K., Sargent, L.W., 2013. Invasive crayfish *Orconectes rusticus* (Decapoda, Cambaridae) is a more effective predator of substrate nesting fish eggs than native crayfish (*O. virilis*). *Crustaceana* 86, 387-402.
- Nyström, P., 2002. Ecology. In: Holdich, D.M. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 192-235.
- Nyström, P., Strand, J.A., 1996. Grazing by a native and an exotic crayfish on aquatic macrophytes. *Freshwater Biology* 36, 673-682.
- Nyström, P., Svensson, O., Lardner, B., Brönmark, C., Granéli, W., 2001. The influence of multiple introduced predators on a littoral pond community. *Ecology* 82 (4), 1023-1039.

- Olsen, T.M., Lodge, D.M., Capelli, G.M., Houlihan, R., 1991. Mechanisms of impact of an introduced crayfish (*Orconectes rusticus*) on littoral congeners snails and macrophytes. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 48, 1853-1861.
- Patoka, J., Buřič, M., Kolář, V., Bláha, M., Petrtýl, M., Franta, P., Tropek, R., Kalous, L., Petrusek, A., Kouba, A., 2016. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: evidences from the Czech Republic. *Biologia* (in press).
- Patoka, J., Kalous, L., Kopecký, O., 2015. Import of ornamental crayfish: the first decade from the Czech Republic's perspective. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 416 (4), 1-9.
- Peay, S., Guthrie, N., Spees, J., Nilsson, E., Bradley, P., 2009. The impact of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) on the recruitment of salmonid fish in a headwater stream in Yorkshire, England. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 12, 394-395.
- Petrusek, A., Filipová, L., Ďuriš, Z., Horká, I., Kozák, P., Policar, T., Štambergová, M., Kučera, Z., 2006. Distribution of the invasive spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) in the Czech Republic, past and present. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380-381, 903-917.
- Phillips, I.D., Vinebrooke, R.D., Turner, M.A., 2009. Experimental reintroduction of the crayfish species *Orconectes virilis* into formerly acidified Lake 302S (Experimental Lakes Area, Canada). *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 66 (11), 1892-1902.
- Policar, T., Kozák, P., 2000. Výskyt raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany*, 36 (1-2), 18-22.
- Prováděcí nařízení komise (EU) 2016/1141, kterým se přijímá seznam invazních nepůvodních druhů s významným dopadem na Unii podle nařízení Evropského parlamentu a Rady (EU) č. 1143/2014, ve znění platném k 13. 7. 2016.
- Příhoda, J., 2006. Chov lososovitých ryb. *Style*, 209 s.
- R Core Team, 2016. R: A language and environment for statistical computing. R Foundation for Statistical Computing, Vienna, Austria. URL <http://www.R-project.org/>.
- Rahel, F.J., Stein, R.A., 1988. Complex predator-prey interactions and predator intimidation among crayfish, piscivorous fish, and small benthic fish. *Oecologia* 75 (1), 94-98.

- Resetarits, W.J., Jr, 1991. Ecological interactions among predators in experimental stream communities. *Ecology* 72 (5), 1782-1793.
- Reynolds, J.D., 2011. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401 (10), 1-21.
- Rodríguez, C.F., Bécares, E., Fernandez-Aláez, M., Fernandez-Aláez, C., 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7, 75-85.
- Rubin, J., Svensson, M., 1993. Predation by the noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), on emerging fry of sea trout, *Salmo trutta* (L.). *Nordic Journal of Freshwater Research* 68, 100-104.
- Sala, O.E., Chapin, F.S., III, Armesto, J.J., Berlow, E., Bloomfield, J., Dirzo, R., Huber-Sannwald, E., Huenneke, L., Jackson, R.B., Kinzig, A., Leemans, R., Lodge, D.M., Mooney, H.A., Oesterheld, M., Poff, N.L., Sykes, M.T., Walker, B.H., Walker, M., Wall, D.H., 2000. Biodiversity scenarios for the year 2100. *Science* 287, 1770-1774.
- Savino, J.F., Miller, J.E., 1991. Crayfish (*Orconectes virilis*) feeding on young lake trout (*Salvelinus namaycush*): effect of rock size. *Journal of Freshwater Ecology* 6 (2), 161-170.
- Scheidegger, K.J., Bain, M.B., 1995. Larval fish distribution and microhabitat use in free-flowing and regulated rivers. *Copeia* 1995 (1), 125-135.
- Scott, A., 1985. Distribution, growth and feeding of postemergent grayling *Thymallus thymallus* in an English river. *Transactions of the American fisheries society* 114(4), 525-531.
- Sentis, A., Hemptinne, J.-L., Brodeur, J., 2017. Non-additive effects of simulated heat waves and predators on prey phenotype and transgenerational phenotypic plasticity. *Global Change Biology*, *in press*.
- Shave, C.R., Townsend, C.R., Crowl, T.A., 1994. Anti-predator behaviours of a freshwater crayfish (*Paranephrops zealandicus*) to a native and introduced predator. *New Zealand Journal of Ecology* 18 (1), 1-10.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 467-510.

- Solomon, M.E., 1949. The natural control of animal populations. *Journal of Animal Ecology* 18 (1), 1-35.
- Söderbäck, B., 1994. Interactions among juveniles of two freshwater crayfish species and a predatory fish. *Oecologia* 100, 229-235.
- Söderbäck, B., 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: Possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology* 33, 291–304.
- Stelzer, R.S., Lamberti, G.A., 1999. Independent and interactive effects of crayfish and darters on a benthic stream community. *Journal of the North American Benthological Society* 18, 524-532.
- Stenroth, P., Nyström, P., 2003. Exotic crayfish in a brown water stream: effects on juvenile trout, invertebrates and algae. *Freshwater Biology* 48, 466-475.
- Svobodová, Z., Gelnarová, J., Justýn, J., Krupauer, V., Máchová, J., Šimanov, L., Valentová, V., Vykusová, B., Wohlgemuth, E., 1987. *Toxikologie vodních živočichů*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 232 s.
- Šimek, Z., 1959. *Rybářství na tekoucích vodách*. Státní zemědělské nakladatelství, Praha, 476 s.
- Šrámek, V., 1998. *Biologie ryb*. In: Pokorný, J. (Eds.), *Pstruhařství*. Informatorium, Praha, s. 19-33.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. *Raci v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Taylor, C.A., 2002. Taxonomy and conservation of native crayfish stocks. In: Holdich, D.M. *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 236-257.
- Taylor, C.A., Warren, M.L., Jr., Fitzpatrick, J.F., Jr., Hobbs, H.H., III, Jezerinac, R.F., Pflieger, W.L., Robison, H.W., 1996. Conservation status of crayfishes of the United States and Canada. *Fisheries* 21, 25-38.
- Usio, N., Kamiyama, R., Saji, A., Takamura, N., 2009. Size-dependent impacts of invasive alien crayfish on a littoral marsh community. *Biological Conservation* 142 (7), 1480-1490.

- Uszko, W., Diehl, S., Pitsch, N., Lengfellner, K., Müller, T., 2015. When is a type III functional response stabilizing? Theory and practice of predicting plankton dynamics under enrichment. *Ecology* 96 (12), 3243-3256.
- Veselý, L., Boukal, D., Buřič, M., Kuklina, I., Fořt, M., Yazicioglu, B., Prchal, M., Kozák, P., Kouba, A., Sentis, A. Effects of prey availability, temperature and predator diversity on surplus killing in a freshwater food web. *Scientific Reports*, *under review*.
- Vorburger, C., Ribi, G., 1999. Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. *Freshwater Biology* 42, 111-119.
- Westman, K., 1991. The crayfish fishery in Finland – its past, present and future. *Finnish Fisheries Research* 12, 187-216.
- Wootton, J.T., 1997. Estimates and tests of per capita interaction strength: diet, abundance, and impact of intertidally foraging birds. *Ecological Monographs* 67, 45-64.
- Xinya, S., 1995. Effects of the crayfish *Procambarus clarkii* on the survival of the fry and fingerlings of fishes cultivated in China. *Freshwater Crayfish* 8, 528-532.

Internetové zdroje:

Internetový odkaz 1: Rak říční, [cit. 2017-02-12], dostupné na WWW:

<http://www.hlasek.com/astacus_astacus_ff6967.html >.

Internetový odkaz 2: Rak signální [cit. 2017-02-12], dostupné na WWW:

<http://www.hlasek.com/pacifastacus_leniusculus_fd2989.html >.

Internetový odkaz 3: Pstruh obecný, [cit. 2016-04-17], dostupné na WWW:

<http://www.hlasek.com/salmo_trutta1cs.html>.

Internetový odkaz 4: Lipan podhorní, [cit. 2016-04-17], dostupné na WWW:

<http://www.hlasek.com/thymallus_thymallus1cs.html>.

8 Seznam příloh

Příloha 1: Posuvné měřítko (foto: autor).

Příloha 2: Digitální váhy Kern & Sohn GmbH, Balingen, Německo (foto: autor).

Příloha 3: Délka hlavohrudi a hmotnost raka říčního v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.

Příloha 4: Délka hlavohrudi a hmotnost raka signálního v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka. Sloupce s rozdílnými indexy jsou statisticky významné ($p < 0,05$).

Příloha 5: Délka hlavohrudi a hmotnost raka říčního v závislosti na skupině podle počtu váčkového plůdku, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.

Příloha 6: Délka hlavohrudi a hmotnost raka signálního v závislosti na skupině podle počtu váčkového plůdku, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.

Příloha 7: Počet nabídnutých, sežraných a napadených ráčat v pokusu s pstruhem obecným.

9 Přílohy

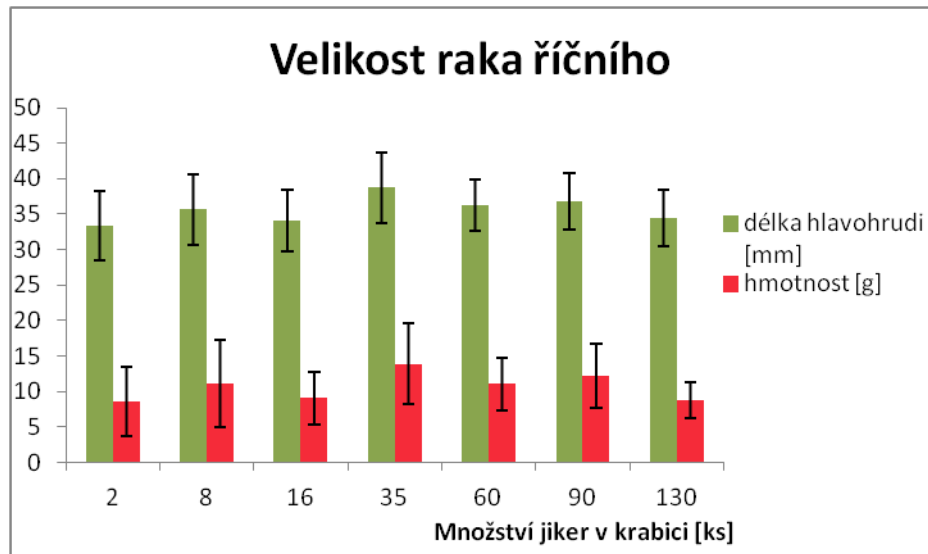
Příloha 1: Posuvné měřítko (foto: autor).



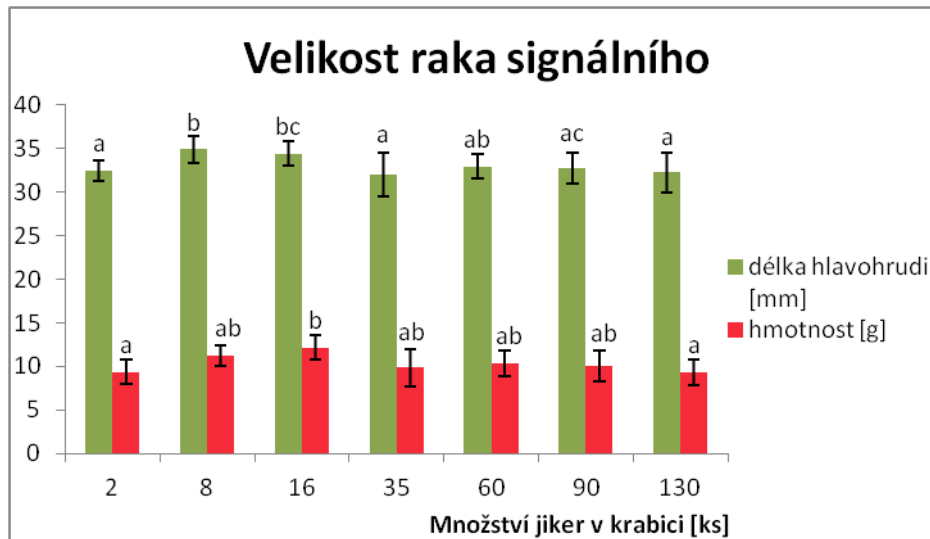
Příloha 2: Digitální váhy Kern & Sohn GmbH, Balingen, Německo (foto: autor).



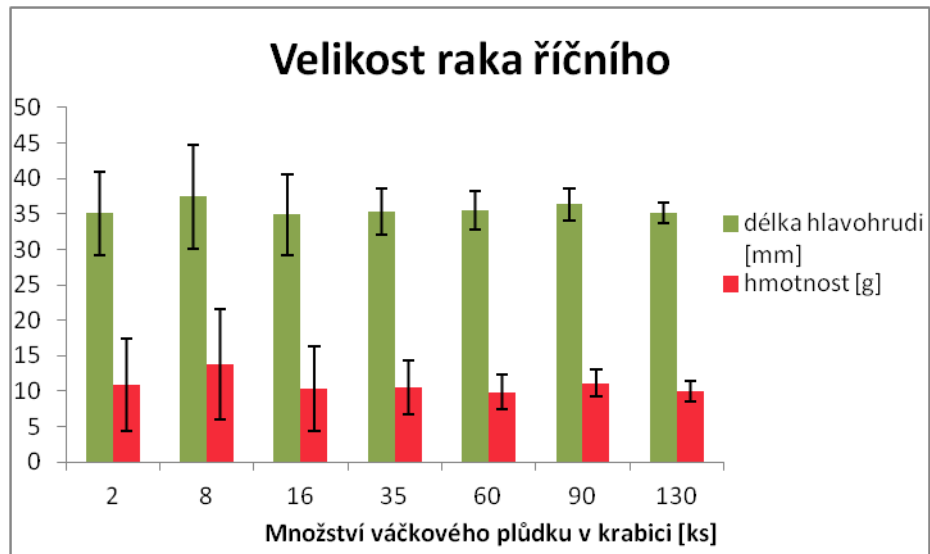
Příloha 3: Délka hlavohrudi a hmotnost raka říčního v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota ± směrodatná odchylka.



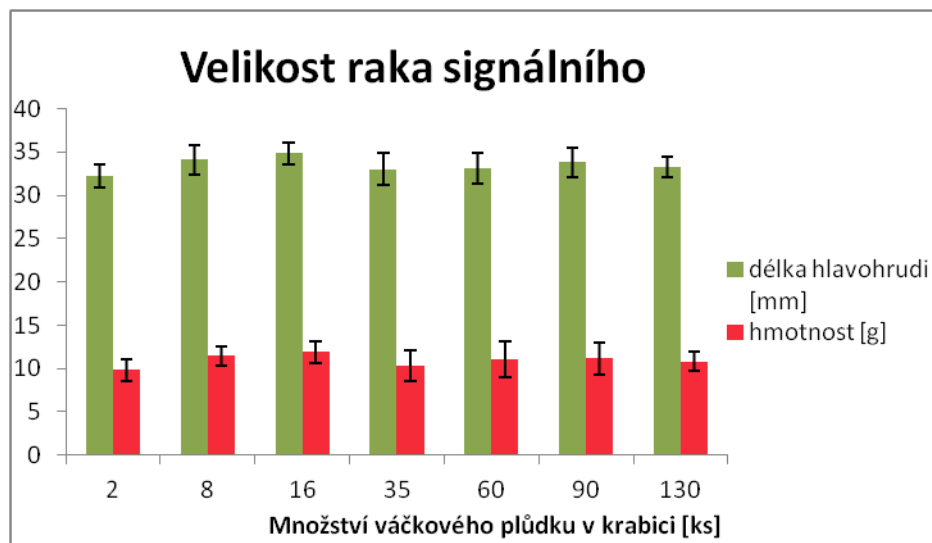
Příloha 4: Délka hlavohrudi a hmotnost raka signálního v závislosti na skupině podle počtu jiker, průměrná hodnota ± směrodatná odchylka. Sloupce s rozdílnými indexy jsou statisticky významné ($p < 0,05$).



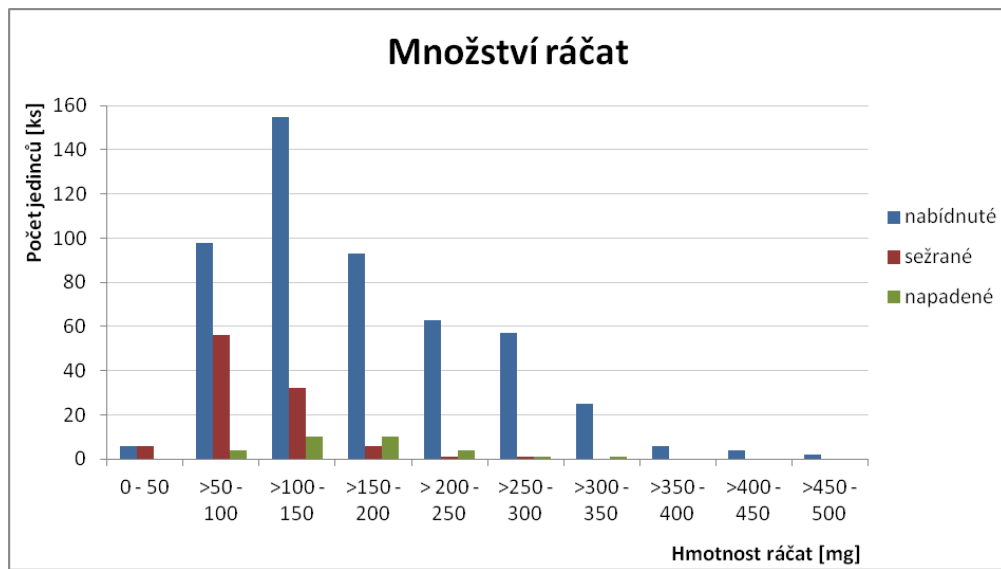
Příloha 5: Délka hlavohrudi a hmotnost raka říčního v závislosti na skupině podle počtu váčkového plůdku, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.



Příloha 6: Délka hlavohrudi a hmotnost raka signálního v závislosti na skupině podle počtu váčkového plůdku, průměrná hodnota \pm směrodatná odchylka.



Příloha 7: Počet nabídnutých, sežraných a napadených ráčat v pokusu s pstruhem obecným.



10 Abstrakt

Reciproční predace mezi nepůvodními raky a lososovitými rybami – Kdo koho žere?

Rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) je významným invazním druhem v evropských vodách. Jeho tlak na vodní organismy je z literatury znám stejně jako přímý a nepřímý vliv na rybí obsádky. Cílem této práce bylo experimentální zhodnocení vlivu nepůvodního raka signálního jako predátora vůči lososovitým rybám v porovnání s původním rakem říčním (*Astacus astacus*) a zároveň významu juvenilních raků signálních jako kořisti pro lososovité ryby. Byly provedeny pokusy s jikrami a váčkovým plůdkem lipana podhorního (*Thymallus thymallus*) jakožto kořisti pro jedince obou druhů raků. V dalším experimentu byla jako kořist použita tohoroční ráčata raka signálního pro púlročka pstruha obecného (*Salmo trutta*). Z výsledků vyplývá, že v případě porovnání mezi dvěma druhy raků se prokázala větší potenciální hrozba raka signálního vůči jikrám lipana podhorního. Rozdíly mezi raky ale byly překvapivě malé a ve většině parametrů neprůkazné. V případě váčkového plůdku se statistická významnost mezi druhy neprokázala vůbec. Schopnosti obou druhů raků v těchto experimentech jsou tedy podobné, ne-li až srovnatelné. I přes to může být vliv populací původního a nepůvodního druhu raka v přírodě výrazně jiný. Rak signální totiž dokáže vytvářet mnohem hustší populace oproti raku říčnímu díky jeho rychlejšímu růstu a dospívání. Z výsledků pokusu s ráčaty je zřejmé, že pstruh obecný jako predátor nemá tak významný tlak na ráčata v porovnání s predací raků na jikry a váčkový plůdek lososovitých ryb. Tudíž tlak lososovitých ryb na juvenilní raky není tak výrazný jako vliv raků na jikry a váčkový plůdek ryb.

Klíčová slova: rak signální, rak říční, predace, mezidruhové vztahy, lososovité ryby, ekosystém.

11 Abstract

Reciprocal predation between non-native crayfish and salmonids – Who eats whom?

Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) is important invasive species in European freshwaters. Its influence on other freshwater organisms is well known from the literature, as well as direct and indirect impact on fish assemblages. This work was focused on the experimental evaluation of non-indigenous signal crayfish as a predator of salmonids compared to indigenous noble crayfish (*Astacus astacus*). Moreover, the possible importance of young-of-the-year signal crayfish as a prey for salmonids was assessed. There were carried out experiments using eggs and hatchings of grayling (*Thymallus thymallus*) as a prey for adult and subadult specimens of both, signal and noble crayfish. Next experiment used young-of-the-year signal crayfish as a prey for young-of-the-year of brown trout (*Salmo trutta*). Results showed that the danger of signal crayfish for grayling eggs is slightly higher. However, detected differences were surprisingly lower and in the majority of parameters even insignificant. In the case of grayling hatchings, was not detected any significant difference at all. The abilities of both tested species to prey on eggs and hatchings are therefore very similar, comparable. Even so, the effect of signal crayfish can be importantly higher in natural conditions because of its more dense populations, higher growth rate and fast maturation. In accordance to our findings, it is evident that brown trout has no so high effect of crayfish juveniles compared with crayfish effect on salmonids early developmental stages. Crayfish are therefore more likely able to limit salmonids than conversely.

Key words: signal crayfish, noble crayfish, predation, inter-specific interactions, salmonids, ecosystem.