

Západočeská univerzita v Plzni

Fakulta pedagogická
Centrum biologie, geověd a envigogiky

**Fekundita raka kamenáče (*A. torrentium*)
na vybraných tocích České republiky**

Bakalářská práce

Martina Vaňková

Přírodovědná studia, obor Biologie se zaměřením na vzdělávání

Vedoucí práce: RNDr. Pavel Vlach, Ph.D.

Plzeň 2020

Prohlašuji, že jsem svou bakalářskou práci vypracovala samostatně s použitím uvedené literatury a uvedených zdrojů informací.

V Plzni, 29. června 2020

.....
vlastnoruční podpis

Poděkování

Tímto bych ráda poděkovala všem, kteří se podíleli na realizaci této práce a bez nichž by nemohla vzniknout. Jmenovitě chci poděkovat zejména RNDr. Pavlu Vlachovi, Ph.D. jak za pomoc v terénu, když jsem nedokázala na některých lokalitách nachytat dostatek vhodných jedinců, tak za velkou pomoc při zpracování a za objektivní kritiku. Dále děkuji Mgr. Davidu Fischerovi za možnost sběru dat na Padrt'ském potoce a za pomoc při zpětném dohledávání lokalit. Děkuji i Lence Klimešové, která se mnou byla na většině lokalit. A i když jí jen tak neodpustím ten výsměch, když jsem uvízla v bahně, její podíl na realizaci práce jí upřít nemohu. Nesmím opomenout poděkovat ani ředitele Gymnázia Blovice, Mgr. Marcele Šustrové, za poskytnutí prostor a vybavení pro změření vajíček.

Zadání

(dostupné v tištěné verzi)

Anotace

Cílem této bakalářské práce bylo zhodnotit plodnost kriticky ohroženého raka kamenáče na území České republiky. Fekundita byla hodnocena na celkem 6 tocích. Pro analýzu bylo odchyceno 35 samic s vajíčky (68 samic celkem). Z výsledků vyplynula pozitivní korelace mezi velikostí samice na hned dvou proměnných – počtu vajíček ve snůšce a velikosti vajíček. Podrobnější analýza dat vedla ke zjištění, že na počet a velikost vajíček působí kromě tělesných proporcí samice i externí vlivy. Dále byly vyhodnoceny reprodukční strategie analyzovaných samic. Ty byly hodnoceny ze vztahu mezi počtem a velikostí vajíček na jednotlivých tocích. Z výsledků vyplynulo, že na Bradavě, Mešenském a Mítovském potoce samice preferovaly menší počet větších vajíček. Do budoucna je pro ochranu raka kamenáče klíčové prohloubit poznatky o jeho reprodukci. Tyto data mohou totiž výrazně napomoci stanovení velikostí jednotlivých populací.

Klíčová slova: plodnost, rak kamenáč, vajíčka, snůška, reprodukční strategie

Annotation

The aim of this study was to evaluate the fecundity of the critically endangered stone crayfish in the Czech Republic. The fecundity was evaluated on 6 streams in total. 35 females carrying eggs (68 females overall) were captured and analysed. Correlations between the size of the female and the number of eggs and between the size of the female and the size of eggs were found. Further analysis led to the conclusion, that all the correlations are not influenced only by the size of the female but also by external impacts. Reproductive strategies of the females were analysed as well. They were evaluated from the relationship between the number of eggs and the size of eggs in the clutch (each stream individually). The results showed that in the Bradava, Mešenský brook and Mítovský brook females preferred a smaller number of larger eggs. In the future, it is very important for the protection of the stone crayfish to deepen the knowledge about its reproduction. These data could help to determine the sizes of individual populations.

Key words: fecundity, stone crayfish, eggs, clutch, reproductive strategy

Obsah

1	Úvod.....	3
1.1	Raci na našem území.....	3
1.1.1	Nepůvodní severoameričtí raci v ČR	3
1.1.2	Původní evropské druhy v ČR.....	4
1.2	Stavba těla raků.....	4
1.3	Rak kamenáč	5
1.3.1	Distribuce druhu.....	5
1.3.1.1	Preference raka kamenáče z hlediska toku.....	6
1.3.1.2	Další vlivy na výskyt kamenáče.....	6
1.3.1.3	Habitus raka kamenáče.....	7
1.4	Reprodukce a následný vývoj jedince.....	7
1.4.1	Vývoj raka kamenáče	8
1.4.2	Reprodukce u raka kamenáče.....	8
1.4.3	Dosažení pohlavní zralosti kamenáče	9
1.4.4	Aktivita raků.....	10
1.4.5	Potrava.....	11
1.5	Rak kamenáč a jeho ochranný status.....	11
1.6	Cíl práce	11
2	Materiál a metody.....	13
2.1	Základní charakteristika toků.....	13
2.1.1	Zubřina	13
2.1.2	Mítovský potok	13
2.1.3	Bradava.....	14
2.1.4	Příkosický potok.....	14
2.1.5	Mešenský potok.....	15
2.1.6	Padrt'ský potok	15
2.2	Sběr dat.....	16
2.3	Postup měření vajíček	16
2.4	Vyhodnocení dat	16
3	Výsledky	18
3.1	Délková struktura	18
3.2	Hodnocení početnosti vajíček ve snůškách.....	19
3.3	Velikost vajíček.....	20
3.4	Vztah délky karapaxu samic a počtu vajíček ve snůšce	21
3.5	Vztah délky karapaxu a velikostí vajíček.....	23
3.6	Vyhodnocení reprodukčních strategií	24

4	Diskuze.....	26
4.1	Délková struktura analyzovaných samic.....	26
4.1.1	Hodnocení pohlavní zralosti samic.....	26
4.2	Hodnocení počtu vajíček.....	28
4.3	Hodnocení velikosti vajíček.....	29
4.4	Vztah délky karapaxu a počtu vajíček.....	30
4.5	Vztah délky karapaxu a velikosti vajíček.....	31
4.6	Reprodukční strategie.....	32
5	Závěr.....	34
6	Seznam literatury.....	36

1 Úvod

1.1 Raci na našem území

Na území České republiky bylo zaregistrováno celkem 6 druhů raků, přičemž právě polovina z nich se řadí mezi původní evropské druhy. Zbývající tři druhy byly introdukovány ze Severní Ameriky (Kouba et al. 2014; Patoka et al. 2016).

Raci se řadí mezi korýše (Crustacea). Dle jejich příslušnosti k dané polokouli jsou členěni na 2 nadčeledi, a to jižní Parastacoidea a severní Astacoidea (Crandall & De Grave 2017).

Taxony severní polokoule jsou omezeny na Nearktickou a západní Palearktickou oblast (bez Afriky) (Crandall & De Grave 2017), nevezmeme-li v potaz expanzi v posledních letech (Štambergová et al. 2009).

Nadčeď Astacoidea, zahrnuje 4 čeledi, a to Astacidae, Cambaridae, Cambaroididae a Cricoidoscelosidae. Druhy vyskytující se na našem území jsou zařazovány pouze do čeledí Astacidae a Cambaridae (Crandall & De Grave 2017).

Ze všech přítomných druhů na našem území pouze dva patří do čeledi Cambaridae, jejíž původní areál se nachází jen na území Nearktické oblasti. Jedná se o raka pruhovaného (*Faxonius limosus*) a raka mramorovaného (*Procambarus virginalis*). Čeď Astacidae, do níž se řadí i rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium*), osidluje území Evropy a část Severní Ameriky (Crandall & De Grave 2017).

1.1.1 Nepůvodní severoameričtí raci v ČR

Mezi invazivní severoamerické druhy se řadí rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) a již zmiňovaný rak pruhovaný (*F. limosus*) s rakem mramorovaným (*P. virginalis*).

Rak signální se na naše území dostal ze Švédska (Souty-Grosset et al. 2006). U nás je distribuován na jihu a jihovýchodě republiky. Obývá podobné biotopy jako rak říční (Souty-Grosset et al. 2006) a zároveň je více tolerantní k nepříznivým podmínkám (Štambergová et al. 2009).

Rak pruhovaný osidluje jak větší, tak i malé toky. Preferuje zejména zpevněné, regulované vodoteče. Své úkryty si hledá v mezerách mezi kameny (Štambergová et al. 2009). Na našem území byl uměle vysazován jako náhrada raka říčního poté, co jeho populace zasáhl račí mor (Souty-Grosset et al. 2006). Zpravidla se dožívá méně než čtyř let a jeho klepeta jsou malá (Holdich & Black 2007). Při setkání s jinými raky ale dokáže rak pruhovaný konkurenta

svými klepety imobilizovat, přičemž jeho sevření nepovolí, dokud znehybněný jedinec nezahyne (Vlach 2017).

V případě raka mramorovaného byly na našem území zaznamenány dvě zcela oddělené populace (Patoka et al. 2016). Jedná se o partenogenetickou formu raka mramorovaného (*P. fallax*) (Martin et al. 2010). Do volné přírody se zřejmě dostal z akvarijního chovu. Vzhledem k jeho schopnosti partenogeneze se předpokládá, že jen jediný příslušník tohoto druhu je schopný založit novou populaci. Vezmeme-li v potaz i jeho vysokou plodnost, může se zároveň stát značnou hrozbou pro naše autochtonní raky. Nelze opomenout ani raka mramorovaného jako potenciálního přenašeče račího moru (Scholtz et al. 2003).

1.1.2 Původní evropské druhy v ČR

Prvním z původních evropských druhů v České republice je rak bahenní (*Pontastacus leptodactylus*). Vyskytuje se nejen v mělkých a hlubokých jezerech, ale i v řekách a potocích s různým substrátem. Byl zaznamenán na 40 lokalitách ve středních a severních Čechách. I v případě tohoto druhu byl na našem území zaregistrován syntopický výskyt s jinými druhy, a to s rakem říčním i rakem kamenáčem (Štambergová et al. 2009).

Z původních evropských druhů jsou v České republice pouze dva považovány za autochtonní. Prvním z nich je rak říční (*Astacus astacus*). Ten upřednostňuje pomaleji tekoucí potoky s dostatečným množstvím vhodných úkrytů. Tyto úkryty jsou často přirozeně vytvářeny kořeny stromů, které zasahují do břehů (Štambergová et al. 2009). Na devíti tocích byl na našem území zaznamenán i syntopický výskyt raka říčního s naším druhým původním rakem, rakem kamenáčem (*A. torrentium*) (Štambergová et al. 2009), na kterého směřuje svou pozornost tato práce.

1.2 Stavba těla raků

Raci mají své tělo kryté pevným chitinovým krunýřem, inkrustovaným vápenatými solemi. Slouží jako opora těla a ochrana před poškozením (Štambergová et al. 2009). Kutikula bývá v určitých intervalech svlékána, tzn. dochází k ekdyzi. Jedná se o hormonálně řízený proces, kdy je stará kutikula nahrazena novou (Štambergová et al. 2009). U juvenilních jedinců dochází k ekdyzi častěji (Maguire & Klobučar 2011).

Tělo je diferencováno na hlavohruď (cephalothorax) a zadeček (abdomen). Dorzální část hlavohruď kryje karapax, vybíhající kraniálně v rostrum. V hlavové části se rovněž

vyskytuje různý počet postorbitálních lišt v závislosti na konkrétním druhu (Štambergová et al. 2009).

Hlavohrud' raků nese nepřeborné množství tělních externitů. Jedná se o dva páry tykadel, kusadla a dva páry čelistí v kraniální oblasti. Na hrudi mají tři páry příústních nožek a pět párů kráčivých končetin, tzv. pereopodů (Štambergová et al. 2009).

Vzhled karapaxu raků je proměnlivý v závislosti na druhové příslušnosti. Na spodní straně abdomenu samic jsou patrné cementové neboli bílkovinné žlázy (Štambergová et al. 2009), jejichž rozvoj bývá pozorován v období od srpna do října (Dakic & Maguire 2016). Vývoj cementových žláz ale závisí i na stupni výživy samice (Maguire et al. 2005).

Abdominální články mají po jednom páru nožek, tzv. pleopodů. První dva páry samců jsou adaptovány ke kopulaci, zatímco u samic došlo k jejich zakrnění. Ploché lupínkovité nožky 6. zadečkového článku se nazývají uropody a mají vylučovací funkci. Poslední článek neboli telson tvarem připomíná lupínek bez končetin a ústí v něm řitní otvor. Spolu s uropody tvoří telson ocasní ploutvičku, která umožňuje rakům plavat směrem dozadu (Štambergová et al. 2009).

1.3 Rak kamenáč

1.3.1 Distribuce druhu

Centrum výskytu raka kamenáče se nachází ve střední a jihovýchodní Evropě. Kouba et al. (2014) zaznamenali hranice evropského rozšíření druhu. Na našem území byl rak kamenáč zjištěn na více než 50 lokalitách (Fischer & Vlach 2018). V ČR je výskyt raka kamenáče soustředěn ve středních a západních Čechách, objevují se ale i jeho izolované populace v Podkrkonoší a v Českém středohoří (Vlach et al. 2009a).

V některých publikacích autoři uvádějí i distribuci druhu vztaženou k nadmořské výšce. Rak kamenáč se běžně vyskytuje i ve vyšších nadmořských výškách (Maguire et al. 2002; Maguire et al. 2011), a to i přes 1000 m. n. m., jako je tomu např. v Rakousku (Weinländer & Füreder 2010) nebo v Bulharsku (Hubenova et al. 2010; Todorov et al. 2014).

I v českých publikacích se objevuje informace o distribuci druhu vzhledem k tomuto faktoru. Fischer et al. (2004) stanovili ve své studii její rozsah v České republice pro tento druh mezi 360 a 630 m. n. m., zatímco u Vlacha et al. (2009b) se objevilo rozpětí 235–

640 m. n. m. Zde se ale výrazně lišil počet monitorovaných lokalit, kdy u Fischera et al. (2004) bylo předmětem studie 17 toků a v případě Vlacha et al. (2009b) se jednalo o 46 toků.

1.3.1.1 Preference raka kamenáče z hlediska toku

Rak kamenáč, jak již jeho název napovídá, osidluje toky s kamenitým až balvanitým dnem, ve kterých vyhledává úkryty pod volnými kameny (Fischer et al. 2004; Vlach et al. 2009a). Obvykle se rovněž vyskytuje v meandrujících tocích bez zetlelého materiálu. Místy se ale objevuje i v pomalu tekoucích vodách (Huber & Schubart 2005; Štambergová et al. 2009; Weinländer & Füreder 2010).

S rostoucím obsahem rozpuštěného kyslíku ve vodě roste i abundance raků na lokalitě. Naopak s rostoucím obsahem vápníku ve vodě početnost raků na lokalitě klesá. Výskyt raků je výrazně limitován i hodnotou pH, když např. v Rumunsku jejich preference směřují k hodnotám pH 8,4 (Pârvulescu & Zaharia 2013).

1.3.1.2 Další vlivy na výskyt kamenáče

Podstatný vliv na výskyt raka kamenáče mají například i populace invazních druhů, jako je rak signální nebo rak pruhovaný. Nejen, že se jedná o silné konkurenty původních raků, ale jsou to zároveň i přenašeči račího moru (Svobodová et al. 2012; Svobodová et al. 2016; Svobodová et al. 2008). Z hlediska preferovaného mesohabitatu není ale rak pruhovaný přímým konkurentem raka kamenáče. Kamenáč se na rozdíl od něj vyskytuje spíše na horních částech toků (Huber & Schubart 2005).

Význam má jak stupeň trofie prostředí, tak i teplota, chemismus vody nebo druhy ryb osidlující daný tok. Limitující pro výskyt kamenáče mohou být shledávány i nevhodné úpravy toků (Fischer et al. 2004), ačkoli jeho populace neohrožují přímo a záleží spíše na způsobu úpravy (Fischer & Vlach 2018).

Dalším významným činitelem je predace alochtonním norkem americkým (*Neovison vison*) nebo znečištění toku. O znečištění pojednávají i jiné studie (Svobodová et al. 2008). Některé práce naopak informují o vyšší odolnosti kamenáče vůči některým formám znečištění (Štambergová et al. 2009). Dokonce se často uvádí, že má velmi podobné nároky na kvalitu vody jako rak říční (Svobodová et al. 2012; Svobodová et al. 2008).

Překážkou se může stát i vyschnutí toku. Ačkoli je rak kamenáč schopen určitou dobu ve vyschlém korytě přežít, je velmi pravděpodobné, že část populace může v důsledku vyschnutí zemřít nebo se může udusit v bahně (Fischer & Vlach 2018).

Zcela nejzásadnější vliv na výskyt raka kamenáče má jistě račí mor, onemocnění, které způsobuje hnileček račí (*Aphanomyces astaci*). Spory této řasovky mohou být přenášeny vodou nebo na špatně vydezinfikovaném rybářském vybavení. Velkou hrozbou pro původní druhy raků jsou zejména severoameričtí invazní raci, kteří po kontaktu s račím morem neumírají a stávají se trvalými přenašeči (Fischer & Vlach 2018). O způsobech přenosu račího moru pojednává Oidtmann et al. (2002). O vážnosti račího moru vypovídá i počet vymřelých populací z minimálně 11 toků na našem území (Fischer & Vlach 2018).

1.3.1.3 Habitus raka kamenáče

Rak kamenáč se od ostatních druhů liší zejména v oblasti cephalothoraxu. Rostrum je v jeho případě krátké, po stranách hladké a jeho podélný kýl buďto chybí, nebo je pouze nepatrný. Spodní okraj jeho antenální šupiny má pilovitý vzhled. V oblasti hlavy se mimo jiné vyskytuje i jeden pár postorbitálních lišt, které jsou nízké a distálně se zkracují (Štambergová et al. 2009).

Karapax kamenáče je jemně zrnitý, bez trnů nebo jakýchkoli výrazných hrbolků. Chelicery jsou drsné, široké a v porovnání s jiným původním rakem u nás, rakem říčním, menší. Jejich svrchní strana je zbarvená jako zbytek těla. Spodní strana klepet je naopak světlá. Barevný rozdíl je patrný i v případě břišní a hřbetní strany těla kamenáče. Ventrální strana těla je totiž v kontrastu s dorzální mnohem světlejší (Štambergová et al. 2009).

V porovnání s ostatními druhy roste rak kamenáč pomaleji, což však souvisí i s jeho velikostí. Kamenáč se totiž řadí mezi nejmenší druhy raků. Na jeho růst mají ale vliv i jiné faktory, mezi něž se řadí i hustota populací na toku, genetické pozadí nebo kvalita a dostupnost potravy (Maguire & Klobučar 2011).

1.4 Reprodukce a následný vývoj jedince

Dostupnost potravy společně s populační denzitou mohou mít zároveň zásadní vliv na reprodukci (Scalici & Gibertini 2011). Dochází k ní na podzim; Štambergová et al. (2009) konkrétně uvádí od konce října do začátku listopadu, období je ale mnohem širší a zpravidla začíná již v září (RNDr. Pavel Vlach, Ph.D., ústní sdělení). V období páření mezi sebou jednotliví samci bojují a větší jedinci jsou v těchto soubojích zpravidla úspěšnější (Vlach & Valdmanová 2015).

Při kopulaci jsou k sobě jedinci natočeni ventrální stranou těla. Samec si takto samici přetáčí svými klepety (Štambergová et al. 2009). Existuje tedy souvislost mezi velikostí samčích

klepet a následnou větší možností k páření s většími samicemi, které disponují širším abdomenem (Vlach & Valdmanová 2015). Samec ukládá své spermatofoxy samici do její hrudní oblasti, kde zůstávají až do naklazení vajíček. K němu dochází v řádech hodin od páření. Cementové žlázy samic vylučují sekret, který rozpouští stěnu spermatoforů. Následně se samice obrací na záda a vytlačuje vajíčka z pohlavních otvorů na bázi 3. páru pereopodů. Nakladená vajíčka jsou poté oplodněna nepohyblivými spermii ze spermatoforů. Okolní hmota postupně ztuhne, čímž upevní vajíčka k pleopodálním nožkám samice, která je po celou dobu inkubace, tzn. do jara následujícího roku, urovnává a pohybem nohou jim zajišťuje přísun dostatečného množství kyslíku (Štambergová et al. 2009).

1.4.1 Vývoj raka kamenáče

Vylíhnutí jedinci se po několik prvních svlékání přidrží brv na nožkách samice pod jejím ohnutým abdomenem (Štambergová et al. 2009). Jejich první stádium je imobilní a je vyživované ze žlutkového váčku. Nemá ještě vyvinuty uropody a jeho telson je zcela bez štětin (Reynolds 2002 cit. Štambergová et al. 2009). Období po vylíhnutí je pro juvenilní jedince nejzásadnější, jelikož se přizpůsobují novým podmínkám (Blake & Hart 1993 cit. Policar et al. 2004). Rovněž se obvykle u raků objevuje mateřská teritorialita, tj. že samice brání své potomky (Figler et al. 2001).

Pohlavní dimorfismus jedinců se standardně začíná projevovat již v jejich juvenilním stádiu, a to v podobě různé šířky abdomenu a délky klepet (Vlach & Valdmanová 2015). Zatímco u samců po dosažení pohlavní zralosti rostou klepeta nerovnoměrně, u samic je to naopak (Streissl & Hödl 2002).

Na intenzitu alometrického růstu klepet však působí různé vlivy. Významným faktorem může být například velikost ráčka po vylíhnutí. Podstatný vliv ale může mít i věk nebo velikost jedince při dosažení zralosti (Scalici et al. 2010).

1.4.2 Reprodukce u raka kamenáče

Četnost vajíček raka kamenáče na samici se pohybuje mezi 40 a 100 vajíčky. Reálně toto číslo však ve většině případů nepřesáhne 60 (Bohl 1989 cit. Huber & Schubart 2005). Vyskytují se ale případy, kdy byly nalezeny samice, které nesly přes 100 vajíček (Hubenova et al. 2010; Huber & Schubart 2005; Maguire et al. 2002; Maguire et al. 2005). Dokonce v Chorvatsku byla zaznamenána snůška čítající 141 vajíček (Dakic & Maguire 2016). Jedna

z největších snůšek kamenáče na našem území byla zaznamenána na Zákolanském potoce a čítala 90 vajíček (Veselovský & Bricheín 2017).

Variabilita v počtu vajíček je přímo úměrná stavu samice (Huber & Schubart 2005). Záleží ale nejen na velikosti samice, ale i na přírodních podmínkách dané lokality (Reynolds 2002 cit. Maguire et al. 2005).

Ve srovnání s rakem kamenáčem je například fekundita u invazního raka signálního vyšší. Samice raka signálního standardně naklade více malých vajíček, která jsou zároveň více nahuštěná (Huber & Schubart 2005). Evropské populace tohoto druhu nakladou v průměru přes 400 vajíček. Obdobně vysokou plodností disponují i ostatní invazivní raci na našem území (Štambergová et al. 2009). Rovněž je potřeba zmínit, že například u zmiňovaného raka signálního dochází k líhnutí vajíček dříve než v případě kamenáče. To dává raku signálnímu proti našemu autochtonnímu rakovi značnou konkurenční výhodu (Huber & Schubart 2005).

Zhruba v polovině června dochází u kamenáče k líhnutí vajíček (Huber & Schubart 2005). Ještě před ním se samice instinktivně vydávají proti proudu (Light 2003). Samice se tak patrně snaží vyhnout tomu, aby juvenilní jedince odnesl proud příliš daleko (Huber & Schubart 2005).

1.4.3 Dosažení pohlavní zralosti kamenáče

Velikost jedince úzce souvisí s jeho pohlavní zralostí. Kamenáči standardně dospívají ve 2. až 4. roce života při celkové délce 35–50 mm (Štambergová et al. 2009). Jiní autoři ovšem pohlavní zralost samic vzhledem k délkové struktuře raka hodnotí rozdílně, navíc s přihlédnutím k pohlaví jedince.

U samců, jejichž délka těla převyšuje 50 mm, byl zaregistrován intenzivnější růst klepet, což je hlavním znakem dosažení pohlavní zralosti. Pohlavně zralá samice dosahuje celkové délky 59 až 65 mm (Streissl & Hödl 2002). Celková délka, při níž samice pohlavně dospívají se liší napříč publikacemi. Na našem území není výjimkou, že je u samic pozorována pohlavní dospělost již při 45 mm TL (RNDr. Pavel Vlach, Ph.D., ústní sdělení). V Bulharsku se ale vyskytla například zmínka o dosažení pohlavní dospělosti při 62–64 mm s délkou karapaxu minimálně 29 mm (Hubenova et al. 2010).

Celkově na stanovení pohlavní zralosti samic jsou různé úhly pohledu. Může být stanovena na hodnotu, ve které polovina samic nese vajíčka, jako tomu bylo u Scalici & Gibertini

(2011). Zralost lze ale určit i podle přítomnosti cementových žlázek (Grandjean et al. 1997a). Dalším způsobem určení pohlavní zralosti raků mohou být i pozorovatelné změny na gonádách (Scalici & Gibertini 2011).

Ve srovnání se samci jsou samice anatomicky zralé mnohem dříve. Funkčně je tomu ale naopak (Grandjean et al. 1997a). Například rozšiřování abdomenu u samic začíná ještě před dosažením pohlavní zralosti. Viditelné však bývá často velmi rychle až po jejím dosažení (Grandjean et al. 1997b). Samci zároveň rostou rychleji než samice. Byl u nich zaregistrován větší přírůstek do délky na jedno svlékání (Streissl & Hödl 2002). Objevují se i informace o zkracování rostra jedinců v době dosažení pohlavní zralosti (Skurdal et al. 2011).

Na samotné dosažení pohlavní zralosti jedinců mají významný vliv i externí faktory. Důležitými vlivy jsou dostupnost potravy, dostatek vhodných úkrytů, populační hustota nebo přírodní podmínky daného biotopu. Od těchto faktorů se případně odvíjí i výsledná energie jedinců vložená do reprodukce (Grandjean et al. 1997a; Scalici & Gibertini 2011; Skurdal et al. 2011). Z tohoto faktu vyplývají i samotné reprodukční strategie samic, které jsou jak fitness-dependentní, tak jsou ovlivněny i přírodními podmínkami habitatu (Galeotti et al. 2006; Skurdal et al. 2011).

1.4.4 Aktivita raků

V průběhu roku se aktivita dospělých jedinců mění. Existuje přímá úměrnost mezi aktivitou raků a teplotou, přičemž nejvíce aktivní jsou uprostřed léta (Bubb et al. 2004). Důvodem jsou zvyšující se metabolické pochody a lokomoce raků (Ackefors 1999 cit. Dakic & Maguire 2016). Po sezóně páření se skrývají v norách až do líhnutí vajíček (Bohl 1989 cit. Huber & Schubart 2005).

V období, kdy samice nesou vajíčka, jsou samy výrazně méně aktivní. V této době často nějaká vajíčka i ztratí. Důvodem může být jejich špatné uchycení k samici (Maguire et al. 2005). Mezi další faktory patří disturbance či kontakt s jinými raky (Reynolds 2002 cit. Maguire et al. 2005).

V případě nejmenších raků jejich velkou aktivitu zaznamenáváme zpravidla na podzim, kdy nejmladší jedinci přijímají tolik potravy, aby byli schopni vydržet zimní hladovění (Parkyn et al. 2002 cit. Maguire & Klobučar 2011).

1.4.5 Potrava

Raci disponují relativně širokým potravním spektrem. Živí se měkkýši, larvami hmyzu, drobnými korýši, pulci nebo filtrují řasy a detrit. Filtraci ovšem upřednostňují zejména při ekdyzi (Pârvulescu et al. 2011; Štambergová et al. 2009). Rostlinnou stravu preferují v jarních měsících, a to zejména z důvodu doplnění živin a minerálů po zimním období. V létě opět přecházejí na stravu živočišnou. Ta je rovněž upřednostňována juvenilními jedinci (Štambergová et al. 2009).

1.5 Rak kamenáč a jeho ochranný status

Ochrana raka kamenáče je ukotvena jak legislativně, tak v řadě mezinárodních úmluv. Je zařazen do červeného seznamu ohrožených druhů ČR se statutem kriticky ohroženého druhu. V mezinárodním červeném seznamu je však zařazen pouze jako druh zranitelný.

Legislativně je chráněn Evropským společenstvím směrnicí č. 92/43/EEC, která pojednává o ochraně stanovišť, volně žijících živočichů a planě rostoucích rostlin. Kamenáč zde patří mezi druhy, které vyžadují zvláštní územní ochranu.

Dále je chráněn zákonem 114/1992 Sb., o ochraně přírody a krajiny, kde je zařazen mezi druhy vzácné a ohrožené a ve vyhlášce MŽP ČR č. 395/1992 Sb., spadající pod tento zákon, je ustanoven jako druh kriticky ohrožený.

Z mezinárodních úmluv lze zmínit např. Bernskou úmluvu či Ramsarskou úmluvu (Štambergová et al. 2009).

1.6 Cíl práce

Cílem této bakalářské práce je jak kvalitativně, tak i kvantitativně zhodnotit plodnost kriticky ohroženého raka kamenáče na vybraných tocích České republiky. Jedná se o důležitá data, která do budoucna umožňují například zhodnotit velikosti populací na našem území (Hubenova et al. 2010).

Tato studie si klade za cíl nalézt korelace mezi velikostí samic a počtem a velikostí jejich vajíček. Rovněž se snaží zjistit, zda raci uplatňují různé strategie, tzn. zda preferují buď velký počet malých vajíček, nebo menší počet velkých vajíček.

Výzkum byl prováděn v rámci monitoringu raka kamenáče, pod vedením RNDr. Pavla Vlacha, Ph.D. Sběr dat na Padrťském potoce byl proveden pod vedením Mgr. Davida Fischera.

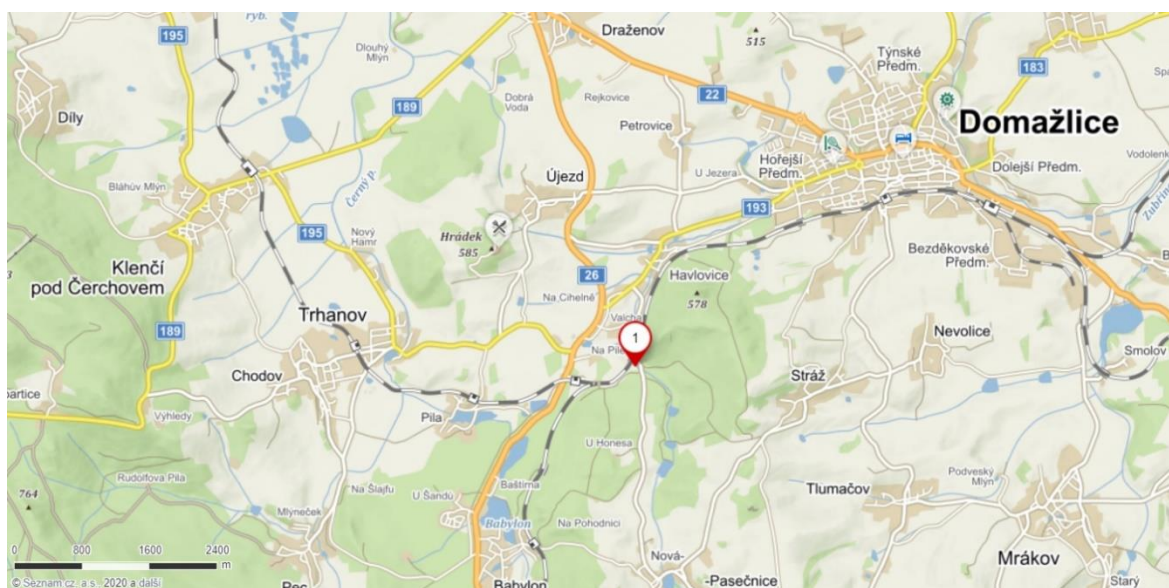
2 Materiál a metody

Terénní sběr dat proběhl mezi 17. říjnem a 25. listopadem 2019 na celkem 6 tocích. Jednalo se konkrétně o tyto potoky: Zubřina, Mítovský, Příkosický, Mešenský, Padrt'ský a Bradava, přičemž na Padrt'ském byla získána data ze 4 profilů a na Bradavě ze 3. Na většině lokalit byl odchyt proveden na 150 úkrytů. Výjimku tvořil jen Padrt'ský potok, na kterém bylo díky nízkému počtu odchycených samic s vajíčky vždy prohledáno 200–300 úkrytů.

2.1 Základní charakteristika toků

2.1.1 Zubřina

Jediný tok vybraný pro tuto práci, který spadá do povodí řeky Radbuzy, je Zubřina. Se svou délkou 33,1 km zabírá plochu 213,7 km². Její pramen se vyskytuje v nadmořské výšce 552 m. n. m. a nachází se jihovýchodním směrem od obce Pasečnice a ústí do Radbuzy u obce Staňkov ve výšce 355 m. n. m. (Vlček et al. 1984). Na toku byl zaznamenán sympatrický výskyt s rakem říčním (Vlach et al. 2009b). Sběr dat byl proveden na souřadnicích S 49°25'7.873" a V 12°53'6.226" (viz obr. 1.)



Obr. 1: Mapa s vyznačeným místem odchyty raků na Zubřině.

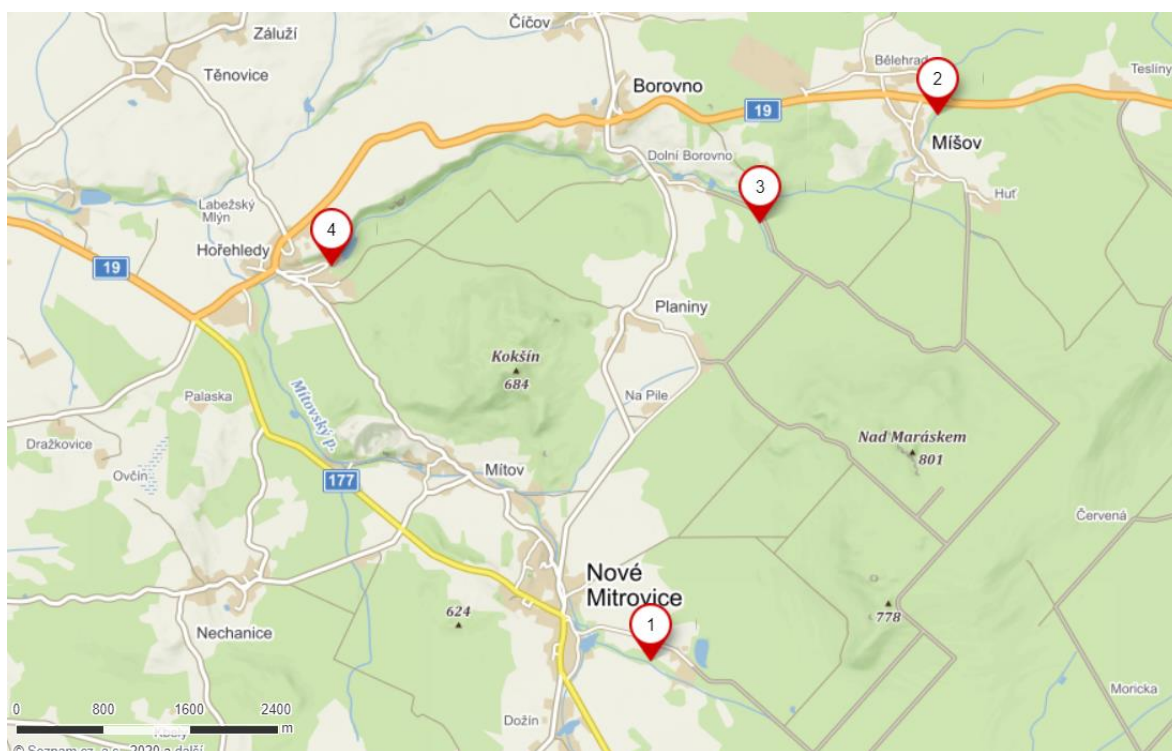
2.1.2 Mítovský potok

Mítovský potok pramení v nadmořské výšce 672 m. n. m. severovýchodním směrem od obce Chynín a řadí se do povodí řeky Úslavy. Jeho celková plocha zabírá 32,6 km² a po 8,6 km se vlévá do Bradavy u Hořehled (Vlček et al. 1984). Na toku byl rovněž zaznamenán

sympatrický výskyt s rakem říčním (Vlach et al. 2009b). Data byla získána na souřadnicích S 49°34'32.009", V 13°41'42.614" (obr. 2).

2.1.3 Bradava

Bradava se se svými 20,4 km řadí do povodí řeky Úslavy, do níž ústí zprava u Nezvěstic. Pramení v nadmořské výšce 670 m. n. m. nedaleko obce Míšov a rozprostírá se na území o velikosti 103,1 km² (Vlček et al. 1984). Ani Bradava není výjimkou a řadí se mezi toky, kde byl zaregistrován sympatrický výskyt kamenáče s rakem říčním (Vlach et al. 2009b). Pro odchyt na Bradavě byly vybrány 3 lokality. Data z Bradavy byla získána na GPS souřadnicích: S 49°36'30.634", V 13°39'14.607"; S 49°37'15.805", V 13°43'54.939" a S 49°36'33.613", V 13°42'38" (obr. 2).



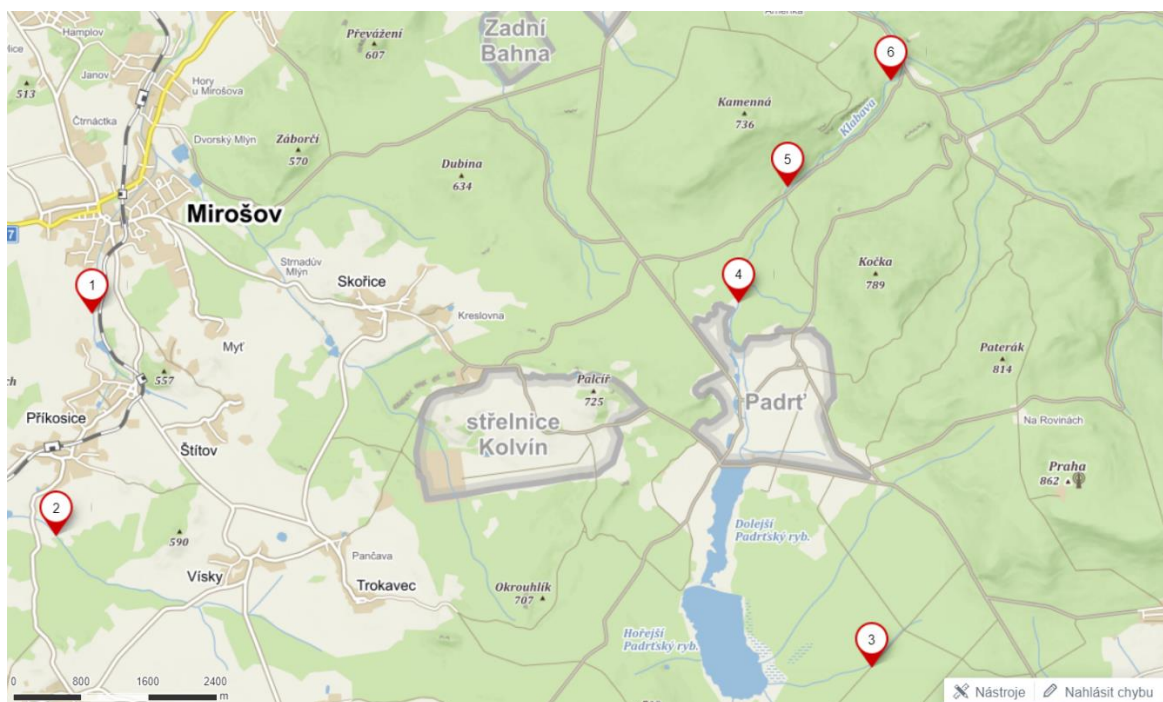
Obr. 2: Mapa s vyznačenými místy odchytu raků (1 – Mítovský potok, 2–4 – Bradava).

2.1.4 Příkosický potok

Příkosický potok pramení v nadmořské výšce 500 m. n. m. a ve 435 m. n. m. se po 3,5 km vlévá do Padrt'ského potoka. I na Příkosickém potoce byl zaregistrován sympatrický výskyt s rakem říčním (Vlach et al. 2009b). GPS souřadnice místa odchytu: S 49°40'37.379", V 13°39'28.685" (viz obr. 3).

2.1.5 Mešenský potok

Mešenský neboli Kornatický potok spadá rovněž do povodí řeky Úslavy. Se svou délkou 16,2 km zaujímá plochu 51 km². Pramení v nadmořské výšce 595 m. n. m. a u Štáhlavic se vlévá do řeky Úslavy (Vlček et al. 1984). V roce 2015 byla na toku prokázána přítomnost račího moru (Svobodová et al. 2016). Raci byli odchyceni na souřadnicích S 49°39'12.444" a V 13°39'6.573" (viz obr. 3).



Obr. 3: Mapa s vyznačeným místem odchyty raků (1 – Příkosický potok, 2 – Mešenský potok, 3–6 Padrt'ský potok).

2.1.6 Padrt'ský potok

Padrt'ský potok (Klabava) pramení v nadmořské výšce 678 m. n. m. Potok měří 49 km a jeho plocha zabírá území o velikosti 372,3 km² (Vlček et al. 1984). Svým druhovým obsazením na našem území je specifický. Byl zde prokázán sympatrický výskyt raka kamenáče, raka říčního i raka bahenního (Vlach et al. 2009b). Potok se vyskytuje na území Brd, tedy oblasti, která je dlouho využívána k těžbě železné rudy. Právě těžba má velký podíl i na acidifikaci toku (Svobodová et al. 2017). Po zvýšení intenzity chovu kaprů na Padrt'ských rybnících došlo zároveň k výrazné změně na populacích raka kamenáče. Po jejich vypouštění se vždy koryta potoku znatelně zanesla bahnitým sedimentem a populace raka kamenáče na toku byly díky tomu výrazně redukovány (Fischer et al. 2004). Na Padrt'ském potoce byla data získána z celkem 4 lokalit. GPS souřadnice jednotlivých úseků jsou (viz obr. 3):

S 49°38'21.456'', V 13°47'11.396''; S 49°40'41.871'', V 13°45'52.449''; S 49°42'8.044''
a V 13°47'25.825''; S 49°41'24.073'', V 13°46'20.628''.

2.2 Sběr dat

Odchyt raků byl prováděn jak ručním prohledáváním úkrytů, tak s použitím sítě. Na každé lokalitě byl odchycen co největší počet jedinců, u kterých bylo následně určeno pohlaví a byl stanoven poměr samic a samců ve zkoumaném vzorku.

Na většině toků se podařilo odchytit alespoň 6 samic s vajíčky. Výjimku tvořil jen Padrt'ský potok, na němž byly v součtu nalezeny pouze 3 samice nesoucí vajíčka.

Každá samice byla změřena posuvným měřítkem. Byla určena délka těla (TL) a délka karapaxu (CL). U samic bez vajíček byla zhodnocena přítomnost aktivovaných cementových žlázek. U samic s vajíčky bylo mimo jiné určeno, zda je jejich snůška úplná, či nikoli. Počet vajíček byl odhadnut jako průměr 3 nezávislých přepočítání. Každé samici byly nadále odebrány 2 (v několika případech 3) vajíčka, která byla uložena do 70% roztoku ethanolu pro pozdější analýzu. Jednotlivé vzorky byly řádně označeny příslušným číslem.

2.3 Postup měření vajíček

Jednotlivá vajíčka byla nafocena s využitím binokulární lupy (zvětšení 30×) s kamerou (URANUS MDC 320) a následně byla změřena pomocí programu Motic Images Plus 2.0 ML. U každého vajíčka byly stanoveny 2 rozměry, které byly následně zprůměrovány, aby byly co nejvíce eliminovány nepravidelnosti každého jednotlivého vzorku.

2.4 Vyhodnocení dat

Získaná data byla statisticky vyhodnocena v programu NCSS 9. Všechny testy byly provedeny na hladině významnosti 95 %. Rozložení dat bylo analyzováno Kolmogorov-Smirnovovým testem. V případě normálního rozdělení ($P > 0,05$) bylo provedeno vyhodnocení jednocestnou parametrickou analýzou rozptylu (ANOVA) a Tukey-Kramerovým testem. Pokud nebylo zjištěno jejich normální rozložení ($P < 0,05$), byla data vyhodnocena neparametrickou analýzou (Kruskal-Wallis ANOVA).

Jednotlivé vztahy (délka karapaxu vs. počet vajíček, délka karapaxu vs. velikost vajíčka) v rámci celého souboru dat byly vyhodnoceny v NCSS lineární regresí.

Vztahy mezi CL a počtem vajíček, resp. velikostí vajíček na jednotlivých tocích byly vyhodnoceny v programu MS Excel 2019. Vyhodnocení reprodukčních strategií bylo provedeno na základě vztahu mezi počtem vajíček a jejich velikostí na jednotlivých tocích a bylo rovněž realizováno v MS Excel.

Pro vyhodnocení, která souvisela s počtem vajíček, byla vyřazena jediná snůška z celého souboru, která byla zhodnocena jako neúplná.

3 Výsledky

Fekundita raka kamenáče byla vyhodnocena z dat získaných na 6 tocích České republiky – Zubřině, Mítovském potoce, Příkosickém potoce, Mešenském potoce, Padrt'ském potoce a Bradavě.

Poměr pohlaví odchycených jedinců se lišil v závislosti na daném toku. Na Zubřině, Bradavě a na Padrt'ském a Mešenském potoce byl poměr samic a samců v odchyceném vzorku téměř rovnocenný. Pouze na Mítovském a Příkosickém potoce bylo vždy nalezeno zhruba jednou tolik samic než samců.

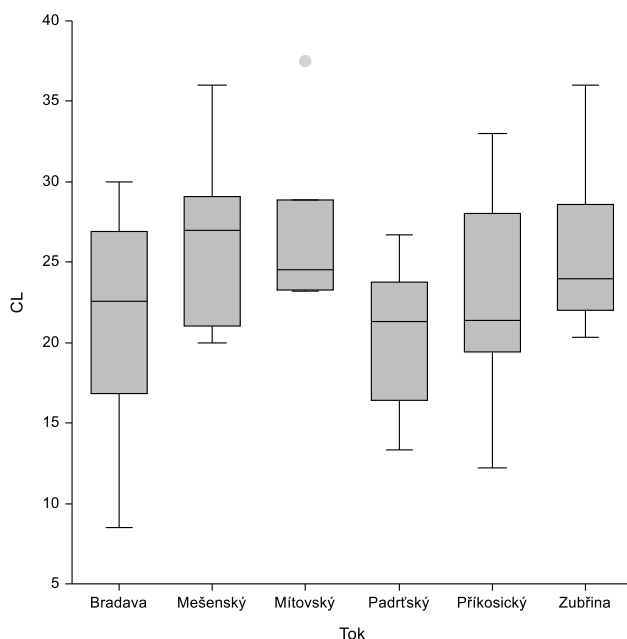
Celkem bylo odchyceno 68 samic, přičemž pouze 35 z nich neslo vajíčka. Každé samici byly odebrány alespoň 2 (ve 3 případech byly odebrány 3) vajíčka. V součtu bylo odebráno k analýze a následně změřeno 73 vajíček.

3.1 Délková struktura

Průměrná velikost samic byla 47,70 mm pro celkovou délku těla (TL) a 23,46 mm pro délku karapaxu (CL). Nejmenší odchycená samice pocházela z Bradavy a byla u ní zaznamenána délka těla 17,6 mm a její karapax dosahoval délky 8,5 mm. Zcela největší samice byla nalezena na Zubřině. Délka jejího těla činila 73 mm a její karapax měřil 36 mm. Totožná délka karapaxu však byla v jednom případě ještě naměřena na Mešenském potoce. U této samice byla rovněž zaznamenána druhá největší délka těla (TL 72 mm).

Samice s vajíčky se velikostně pohybovaly mezi 44,4 a 73 mm TL, přičemž nejmenší byla zaznamenána na Bradavě (23 mm CL, se 44 vajíčky) a největší na Zubřině (36 mm CL, 119 vajíček).

Rozložení dat, konkrétně délky karapaxu na jednotlivých tocích, bylo vyhodnoceno Kolmogorov-Smirnovovým testem. Výsledky testu ukázaly na normální rozložení dat. Jednocestnou analýzou rozptylu (ANOVA) byly prokázány signifikantní rozdíly v datech ($P = 0,041$). Tukey-Kramerův test však neshledal rozdíly významnými (kritická hodnota 4,16). Vycházíme-li však z obecného předpokladu, že rozdělení jedinců na toku dle velikosti není normální (RNDr. Pavel Vlach, Ph.D., ústní sdělení), můžeme pro vyhodnocení použít neparametrickou Kruskal-Wallis ANOVA. Ani ta neshledala rozdíly v CL samic významnými ($P = 0,067$, $H = 10,29$). Délkové struktury samic na jednotlivých tocích znázorňuje obr. 4.



Obr. 4: Boxploty znázorňující rozložení délek karapaxu (CL) samic na jednotlivých tocích (medián, interkvartilové rozpětí – IQR, nejbližší nižší hodnota než $1,5 \times \text{IQR}$, nejbližší vyšší hodnota než $-1,5 \times \text{IQR}$, nejbližší nižší hodnota než $3 \times \text{IQR}$): osa x – toky, osa y – délka karapaxu (CL v mm).

3.2 Hodnocení početnosti vajíček ve snůškách

Při vyhodnocování snůšek byla v celém souboru pouze jedna shledána jako neúplná. Tato snůška byla objevena u samice ze Zubřiny. Data o této samici byla vyřazena z hodnocení vztahujících se k početnosti vajíček ve snůšce.

Ze všech samic, které nenesly vajíčka, jich pouze 5 mělo vyvinuto cementové žlásky. Jednalo se o jednu samici ze Zubřiny, tři z Mešenského a jednu z Padrťského potoka.

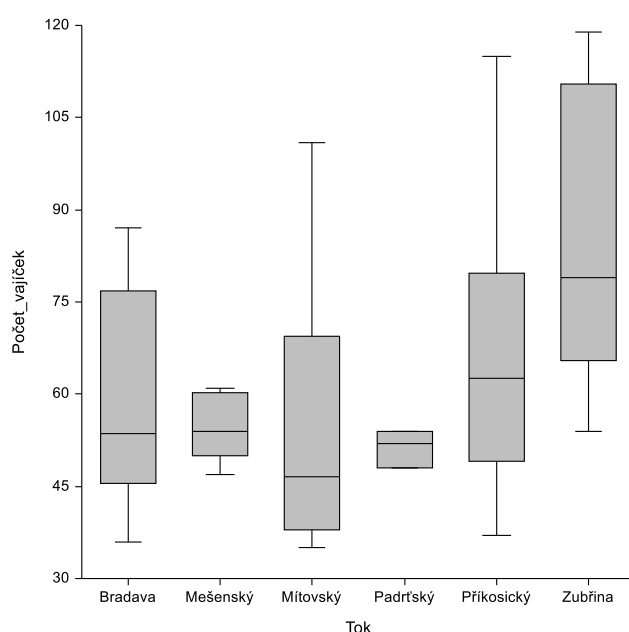
Samice ze Zubřiny, u které byl zaznamenán rozvoj cementových žlázek, dosahovala délky karapaxu 22 mm. Na tomto toku nebyla dále zaregistrována jiná samice, jejíž velikost by byla větší než u zmíněné, a která nenesla vajíčka ani neměla rozvinuté žlásky.

Na Mešenském potoce se velikost samic pouze s cementovými žlázkami pohybovala mezi 25,3 a 36 mm CL. Dvě z těchto samic byly dokonce největšími odchycenými samicemi na toku.

Na Padrťském potoce byla nalezena poslední samice pouze s přítomnými cementovými žlázkami z celého souboru dat. Tato samice dosahovala délky karapaxu 24,2 mm. Nejmenší samice nesoucí vajíčka na tomto toku dosahovala 21,7 mm CL (52 vajíček), což byla zároveň nejmenší nalezená samice s vajíčky ze všech analyzovaných toků.

Průměrný počet vajíček ve zkoumaném vzorku byl stanoven na 61,9 vajíček na samici. Nejméně vajíček bylo napočítáno na Mítovském potoce (35), nejvíce jich naopak bylo zjištěno na Zubřině (119). Více než 100 vajíček bylo naměřeno dokonce ve čtyřech případech. Jednalo se ještě o jednu samici ze Zubřiny a o samice na Příkosickém a Mítovském potoce.

Kolmogorov-Smirnovův test rozložení dat v případě počtu vajíček na jednotlivých tocích nezaznamenal jejich normální rozložení. Při hodnocení Kruskal-Wallis ANOVA analýzou nebyly v souboru dat nalezeny významné odlišnosti ($P = 0,14$, $H = 8,25$). Počet vajíček zjištěných na jednotlivých tocích je znázorněn na obr. 5.

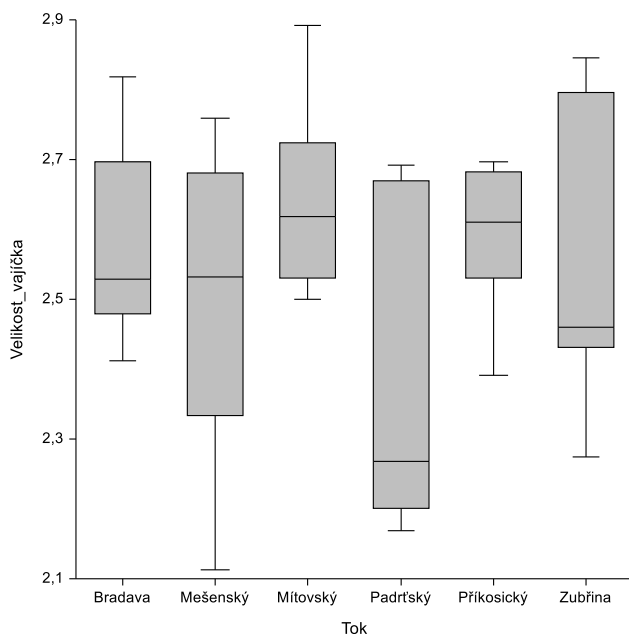


Obr. 5: Boxploty znázorňují velikosti snůšek analyzovaných samic na jednotlivých tocích (medián, interkvartilové rozpětí – IQR, nejbližší nižší hodnota než $1,5 \times$ IQR, nejbližší vyšší hodnota než $-1,5 \times$ IQR): osa x – tok, osa y – počet vajíček.

3.3 Velikost vajíček

Velikost vajíček v analyzovaném vzorku se pohybovala mezi 2,11 a 2,89 mm. Průměrná velikost vajíčka byla stanovena na 2,55 mm. Nejmenší vajíčko ze souboru bylo odebráno na Mešenském potoce u samice, jejíž karapax dosahoval velikosti 23,6 mm a nesla 47 vajíček. Naopak zcela největší změřené vajíčko, u kterého byl změřen průměr zmíněných 2,89 mm, bylo odebráno samici z Mítovského potoka (37,5 mm CL, 101 vajíček). Průměrné velikosti na jednotlivých tocích se pohybovaly mezi 2,37 a 2,63 mm.

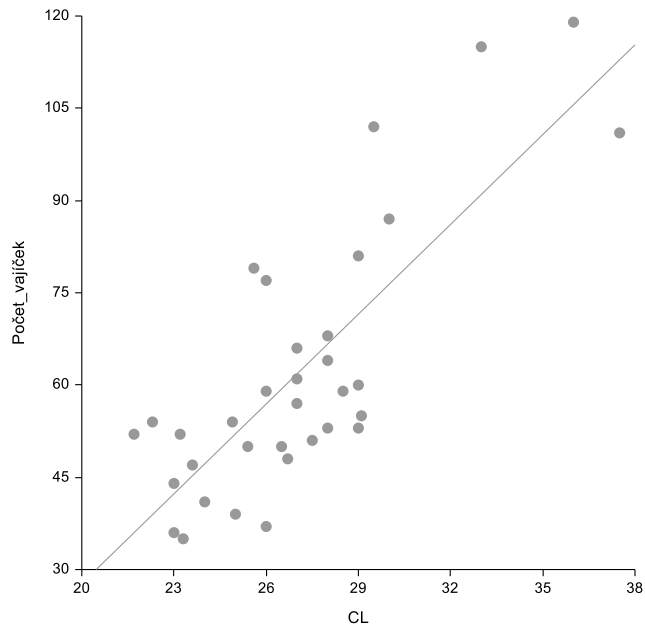
Kolmogorov-Smirnovův test vyhodnotil rozložení velikostí vajíček v souboru jako normální. Analýza rozptylu (ANOVA) zaznamenala signifikantní rozdíly v datech ($P = 0,02$). Tukey-Kramerův test našel významné odlišnosti na Padrt'ském a Mítovském potoce (kritická hodnota 4,15). Zatímco na Mítovském potoce byla průměrná velikost vajíčka 2,63 mm, na Padrt'ském potoce byl průměr 2,37 mm. Velikosti vajíček na jednotlivých tocích zobrazují boxploty na obr. 6.



Obr. 6: Boxploty zobrazující velikosti vajíček na jednotlivých tocích (medián, interkvartilové rozpětí – IQR, nejbližší nižší hodnota než $1,5 \times$ IQR, nejbližší vyšší hodnota než $-1,5 \times$ IQR): osa x – tok, osa y – velikost vajíčka.

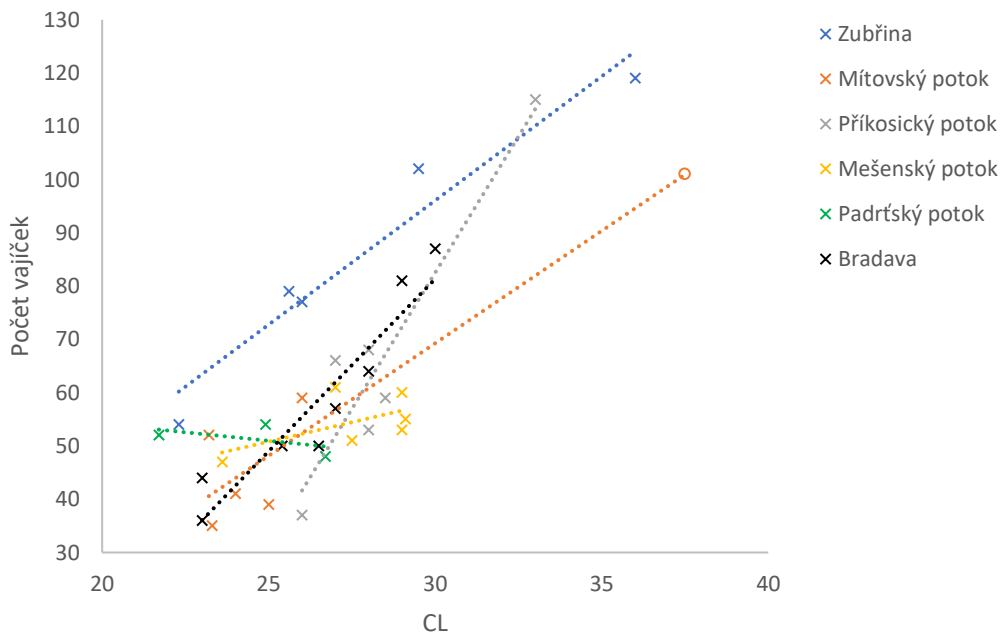
3.4 Vztah délky karapaxu samic a počtu vajíček ve snůšce

Vyhodnocení počtu vajíček k délce karapaxu ukázalo na silnou pozitivní korelaci ($y = 4.8743x - 69.8513$, $t = 7,41$, $P < 0,05$). Závislost počtu vajíček na délce karapaxu vyplývá z obr. 7. Z grafu je jasně patrné, že větší samice produkují početnější snůšky.



Obr. 7: Vztah mezi CL (v mm, osa x) a počtem vajíček (osa y).

Podrobná analýza tohoto vztahu na jednotlivých tocích poukázala na individuální rozdíly. Významná odchylka byla shledána u Padrťského potoka, kdy počet vajíček s délkou karapaxu mírně klesal. V případě ostatních toků byl pokaždé zaznamenán pozitivní trend (tab. 1, obr. 8).



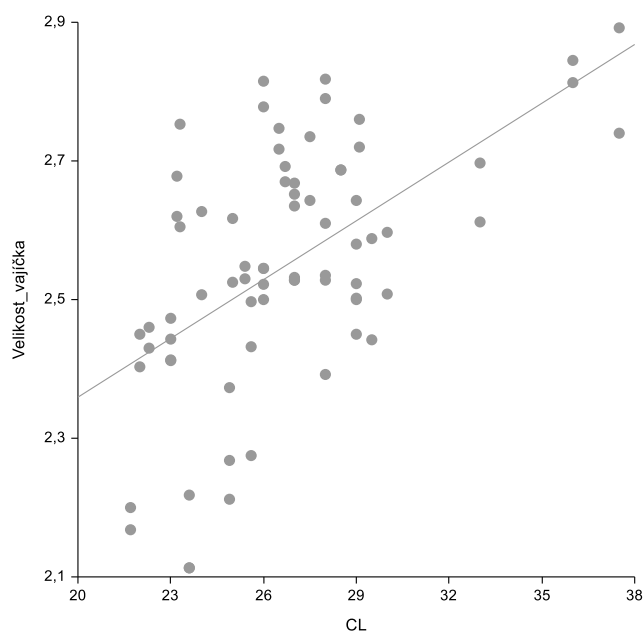
Obr. 8: Vztah délek karapaxu samic (osa x, v mm) a počtu vajíček (osa y) na jednotlivých tocích.

Tab. 1: Vztahy mezi velikostí karapaxu (CL) a počtem vajíček (y – počet vajíček, x – CL).

Tok	Rovnice přímky
Zubřina	$y = 4,6604x - 43,733$
Mítovský potok	$y = 4,2212x - 57,363$
Příkosický potok	$y = 10,225x - 224,24$
Mešenský potok	$y = 1,4569x + 14,386$
Padrťský potok	$y = -0,6341x + 66,826$
Bradava	$y = 6,4734x - 112,84$

3.5 Vztah délky karapaxu a velikostí vajíček

Při hodnocení vztahu mezi délkou karapaxu samice a velikostí vajíčka byla zjištěna přímá úměrnost mezi proměnnými ($y = 0.0282x + 1.7956$, $t = 5,7691$, $P < 0,05$). Ze závislosti tedy vyplývá, že velikost vajíčka roste s velikostí samice. Pozitivní vývoj trendu je zřetelný z obr. 9.

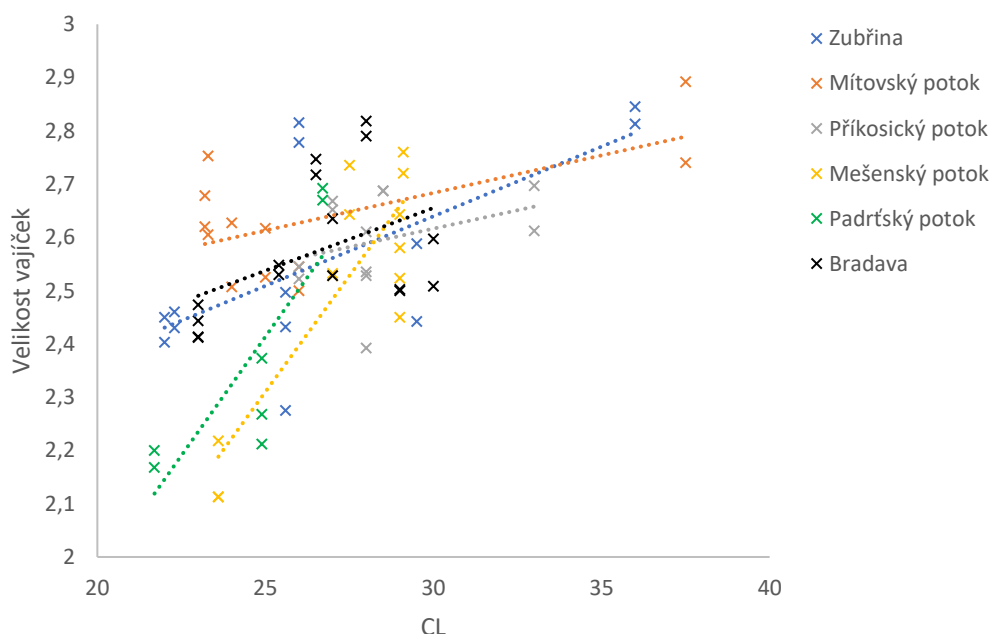


Obr. 9: Vztah mezi CL (v mm, osa x) a velikostí vajíčka (v mm, osa y)

Podrobnější analýza i v tomto případě ukázala dílčí rozdíly v trendech mezi jednotlivými toky. Velikost vajíček silně korelovala s CL samic na Mešenském a Padrťském potoce. V ostatních případech byl sice rovněž spatřen pozitivní trend mezi proměnnými, avšak nebyl tak silně pozitivní jako ve zmíněných dvou případech (viz tab. 2). Jednotlivé závislosti jsou patrné z obr. 10.

Tab. 2: Vztahy mezi CL samice a velikostmi vajíček na jednotlivých tocích (y – velikost vajíčka, x – CL).

Tok	Rovnice přímky
Zubřina	$y = 0,0261x + 1,8554$
Mítovský potok	$y = 0,0141x + 2,2606$
Příkosický potok	$y = 0,0138x + 2,203$
Mešenský potok	$y = 0,0871x + 0,1325$
Padrťský potok	$y = 0,0893x + 0,1814$
Bradava	$y = 0,0236x + 1,9484$



Obr. 10: Vztahy mezi CL (v mm, osa x) a velikostmi vajíček (v mm, osa y) v kontextu jednotlivých toků.

3.6 Vyhodnocení reprodukčních strategií

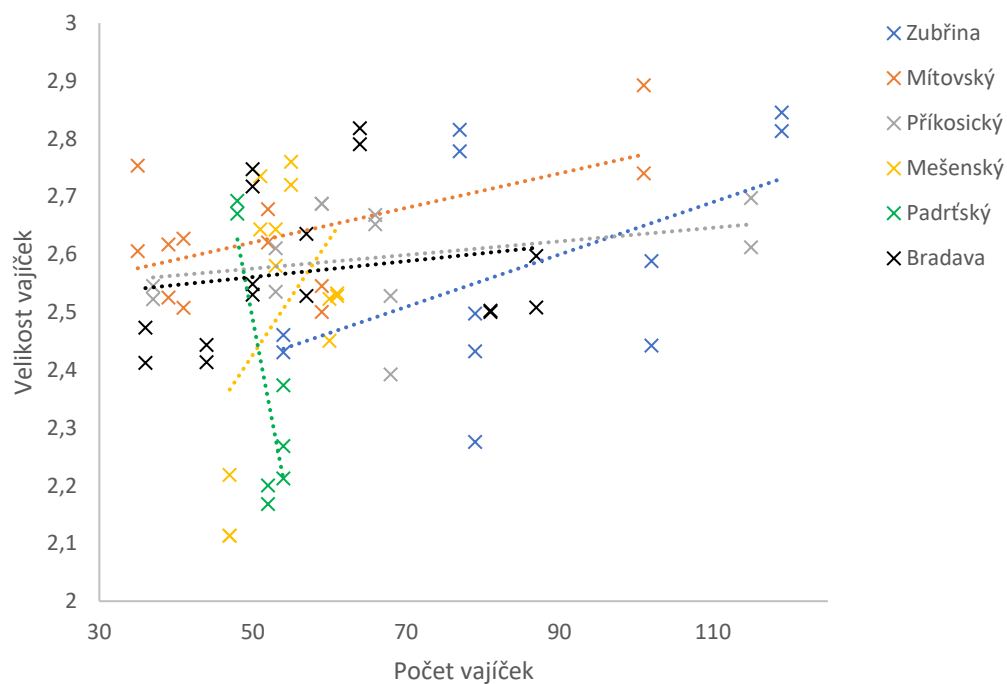
Při hodnocení vztahu mezi počtem vajíček a jejich velikostí byly zaznamenány rozdíly mezi jednotlivými lokalitami. Ve většině případů byly nalezeny pozitivní korelace mezi počtem a velikostí vajíček. Nejsilnější pozitivní vztah byl shledán na Mešenském potoce. Nejslaběji naopak korelovala data z Bradavy a Příkosického potoka.

Pouze v jednom případě z výsledků vyplynula negativní korelace, tj. že s rostoucím počtem vajíček klesla jejich velikost, a to na Padrťském potoce (viz tab. 3).

V případě Mešenského potoka, Mítovského potoka a Bradavy byla zaznamenána největší denzita dat v rozmezí 35–64 vajíček a průměru 2,4 – 2,8 mm (viz obr. 11). Data z ostatních toků byla více dispergovaná.

Tab. 3: Vztah počtu a velikostí vajíček na jednotlivých tocích (y – velikost vajíčka, x – počet vajíček).

Tok	Rovnice přímky
Zubřina	$y = 0,0045x + 2,1921$
Mítovský potok	$y = 0,003x + 2,4714$
Příkosický potok	$y = 0,0012x + 2,5165$
Mešenský potok	$y = 0,02x + 1,4262$
Padrt'ský potok	$y = -0,0692x + 5,9461$
Bradava	$y = 0,0014x + 2,4922$



Obr. 11: Vztah mezi počtem vajíček (osa x) a velikostí vajíček (v mm, osa y) na jednotlivých tocích.

4 Diskuze

Tato bakalářská práce byla zaměřena na plodnost raka kamenáče, kriticky ohroženého druhu raka, původního v ČR. Plodnost byla hodnocena na vzorku 68 samic (z toho 35 samic s vajíčky) z 6 toků České republiky. Předmětem hodnocení byla délková struktura, počet a velikost vajíček analyzovaných samic. Byly hledány korelace mezi velikostí samice a počtem vajíček, která nese. Dále byly hledány souvislosti mezi velikostí vajíček a délkou samice. Předmětem zájmu byly ale i reprodukční strategie, které tento druh uplatňuje. Ty byly hodnoceny na základě vztahu mezi počtem a velikostí vajíček.

4.1 Délková struktura analyzovaných samic

Jak již bylo zmíněno ve výsledcích, rozložení délkových struktur na jednotlivých tocích bylo vyhodnoceno Kolmogorov-Smirnovovým testem jako normální. A jelikož se stanoviska parametrické analýzy rozptylu a Tukey-Kramerova testu lišily, rozptyl dat mohl být testován neparametrickou Kruskal-Wallis ANOVA. Z logiky věci není totiž rozložení jedinců na toku dle velikosti normální (RNDr. Pavel Vlach, Ph.D., ústní sdělení), tzn. převládají menší jedinci. Zde však může mít zásadní vliv na podobu souboru dat i jejich sběr.

Z výsledků rovněž vyplynulo, že mezi jednotlivými toky nebyly v délkových strukturách samic nalezeny statisticky významné rozdíly. I tomto případě hrál velkou roli samotný sběr dat. Na velikost raků mají však nezanedbatelný vliv i přírodní podmínky habitatu. Maguire & Klobučar (2011) uvádějí, že růst je podmíněn zejména hustotou populací na toku, genetickým pozadím nebo kvalitou a dostupností potravy. Skurdal et al. (2011) zde přidávají i vliv teploty. Ve své práci zaznamenali s rostoucí teplotou vody i nárůst ve velikostech odchycených samic. Na základě těchto dat tedy můžeme usoudit, že na analyzovaných tocích mohou panovat relativně podobné podmínky.

4.1.1 Hodnocení pohlavní zralosti samic

Pohlavní zralost samic byla hodnocena zejména dle přítomnosti cementových žlázek, resp. vajíček. Tímto způsobem hodnotili plodnost i jiní autoři (Grandjean et al. 1997a; Maguire et al. 2002). Časté je však i hodnocení pohlavní zralosti z délkové struktury jedince (Hubenova et al. 2010; Streissl & Hödl 2002; Štambergová et al. 2009).

Ze změřených délkových struktur v této práci lze predikovat, které samice tedy byly proporčně schopné nést vajíčka. Ze všech potenciálně plodných samic jich však část vajíčka nenesla ani neměla vyvinuty cementové žlásky.

Samice nesoucí vajíčka, respektive samice s vyvinutými žlázkami se napříč souborem dat velikostně pohybovaly mezi 21,7 a 37,5 mm CL. Tato data korespondují se závěry Huber & Schubart (2005), u kterých se dospělí jedinci nejčastěji pohybovali mezi 27,5–30 mm CL. Jejich nejmenší odchycená samice s vajíčky čítala 22,5 mm (45 mm TL, 63 vajíček). V našem případě nejmenší samice s vajíčky měřila 21,7 mm (49 mm TL, 52 vajíček). Tato samice pocházela z Padrťského potoka. Dále nebyla zaregistrována menší samice, která by byla eventuálně schopná vajíčka nést. Tato práce koresponduje i s výsledky Streissl & Hödl (2002), v jejichž souboru dat se dospělí jedinci pohybovali mezi 28,6–31,5 mm CL. U Hubenova et al. (2010) byly jako pohlavně zralé samice identifikovány ty, jejichž karapax přesahoval velikost 29 mm, což je rovněž v souladu s naším zjištěním.

Autoři často hodnotili plodnost vzhledem k délkové struktuře pouze s využitím celkové délky těla (TL). V tomto případě je potřeba srovnat jejich výsledky s odpovídajícími daty z této práce, tj. 44,4–73 mm TL. Maguire et al. (2002) provedli výzkum na třech tocích a jejich nejmenší plodná samice měřila 54 mm. U Dakic & Maguire (2016) měřila nejmenší samice s vajíčky 64,2 mm. Ani jeden z autorů neudává velikost karapaxu odchycených jedinců. A ačkoli vezmeme v potaz, že velikost karapaxu těchto chorvatských samic bude patrně korespondovat s daty v této práci, je nasnadě poukázat na více než centimetrový rozdíl u nejmenších plodných samic, které byly odchyceny. To vysvětlují Huner & Romaine (1978) v Maguire & Klobučar (2011). Pohlavně zralí jedinci jsou podle nich za příhodných podmínek větší.

Velikost jedince se podepisuje i na vývoji gonád, jak o tom píše Scalici & Gibertini (2011), tedy má zcela nejzásadnější vliv na dosažení pohlavní zralosti. Ve své studii zaregistrovali úplný vývoj gonád až po dosažení 18 mm CL u samice a 22 mm u samce. Menší jedinci zpravidla gonády neměli, nebo jejich gonády byly v redukované formě. Kompletní zralost dle nich nastává teprve po dosažení 23, respektive 27 mm CL. V tomto momentě mají teprve gonády s vyvíjejícími se gametami. Jelikož byla ale jak v našem případě, tak i v jiných (Huber & Schubart 2005) nalezena samice s vajíčky menší než tato stanovená hranice, je možná na místě brát tuto hodnotu spíše jako orientační.

Grandjean et al. (1997a) zmiňovali například i externí faktory působící na dosažení pohlavní zralosti, jakými mohou být teplota vody, potrava nebo například hustota populace na toku.

Možná by mohla vyvstat otázka, proč některé samice, které očividně dosáhly dostatečné velikosti, nenesly žádná vajíčka, resp. neměly vyvinuty cementové žlázy. Skurdal & Taugbol 2002 ve Scalici & Gibertini (2011) vysvětlují, že samice raka říčního může vstoupit do reprodukce buď každý rok, nebo každé dva roky. Není důvod, proč by tomu tak nemohlo být i v případě raka kamenáče. Scalici & Gibertini (2011) v kontextu s touto informací později diskutují i možný vliv teploty vody a dostupnosti potravy na vytváření dostatečných energetických rezerv, které samice pro reprodukci vyžadují.

4.2 Hodnocení počtu vajíček

Počet vajíček se pohyboval mezi 35 a 119. Pouze jedna snůška však byla shledána jako neúplná. Ta byla později vyřazena z veškerých hodnocení početnosti vajíček ve snůškách.

Ačkoli nebyly ve snůškách na jednotlivých tocích shledány statisticky významné rozdíly, je vhodné poukázat na poměrně velký rozptyl dat na Zubřině, Mítovském a Mešenském potoce. Ačkoli Bohl (1989) v Huber & Schubart (2005) tvrdí, že samice raka kamenáče jen stěží vyprodukuje snůšku o velikosti 100 vajíček, byla v této práci dokonce čtyřikrát nalezena samice se snůškou čítající více než 100 vajíček. Tyto samice byly právě nalezeny na dvou z výše zmíněných tocích, tj. Zubřině a Mítovském potoce (jedna z těchto samic byla ještě nalezena na Příkosickém potoce). Tato data korespondují i se zahraničními studii.

Patrně největší snůšku raka kamenáče zaznamenali Dakic & Maguire (2016) v Chorvatsku (141 vajíček). Pozadu nezůstalo ani Bulharsko se snůškou o objemu 125 vajíček (Hubenova et al. 2010). Dokonce i Huber & Schubart (2005) objevili snůšku čítající více než 100 vajíček.

Velikost snůšky může být pozitivně ovlivněna příhodnými podmínkami dané lokality. Hubenova et al. (2010) uvádějí jako podstatný faktor dostatek úkrytů. Zde lze interpretovat i další informaci, kterou uvádějí – na plodnost má vliv i predace a konkurence na toku. Obdobně se k tomu staví i Skurdal et al. (2011). Podle nich je energie vložená do reprodukce přímo úměrná například dostupnosti potravy a množství úkrytů.

Snadno zde může ale vyvstat otázka, kolik vajíček je samice reálně schopna donosit. Tím se rovněž zabývali Hubenova et al. (2010), kteří po opakovaném sběru na jaře vypočetli ztráty větší než 50 %. Je proto nasnadě provést obdobný výzkum i na našich populacích raka

kamenáče. Tyto data by mohla poskytnout realističtější pohled na plodnost kamenáče. Výsledky by v tomto případě dále umožnily přesněji predikovat velikosti populací na jednotlivých tocích.

4.3 Hodnocení velikosti vajíček

Velikosti vajíček se pohybovaly mezi 2,11 a 2,89 mm. Tento výsledek je ve shodě i s obdobnými pracemi. Rozpětí průměrů u Dakic & Maguire (2016) se pohybovalo mezi 2,16 a 2,97 mm. Maguire et al. (2005) naměřili hodnoty 2,4–3,4 mm. Ani u Hubenova et al. (2010) nebyly nalezeny významnější rozdíly (2,8–3,2 mm). Trochu větší vajíčka změřili Veselovský & Břichcín (2017). Velikosti se v jejich případě pohybovaly mezi 3,02–3,32 mm.

Vyskytují se práce, které dávají velikost vajíček do kontextu s proporcemi samice a ani tato práce není výjimkou (viz dále). Velikost vajíčka ale nemusí záviset jen na velikosti samice. Huber & Schubart (2005) našli například rozdíl v průměrech vajíček u jedinců ve studené a teplé vodě. Ve studené vodě se velikosti pohybovaly okolo 2,47 mm. V případě teplejší vody naměřili průměrně 2,91 mm. S tímto tvrzením pracují i Hubenova et al. (2010). Větší vajíčka dle nich mohou skutečně souviset s teplejší vodou a zdůvodňují to pokročilostí vývoje jedince.

Přihlédneme-li tedy k rozdílům teplot vody v průběhu inkubace, mohou se vůbec lišit velikosti vajíček na podzim po naklazení a na jaře před vylíhnutím? Na tuto otázku se snažili odpovědět Huber & Schubart (2005) a Scalici & Gibertini (2011). Zatímco Huber & Schubart (2005) našli ve velikostech z podzimních a jarních snůšek rozdíly, Scalici & Gibertini (2011) udávají, že velikost vajíčka se v průběhu vývoje nezvětšila. Tato otázka je problematická už jen z důvodu nepravidelnosti vajíček. I v případě této práce bylo nutné každé vajíčko změřit dvakrát a získané hodnoty byly zprůměrovány. V žádném z případů nebyly naměřeny dvě stejné hodnoty pro jedno vajíčko.

Z naměřených dat je rovněž jasné, že velikost vajíček se liší nejen mezi jednotlivými snůškami, ale i v rámci jedné snůšky, tzn. samice nese vajíčka o různých velikostech. Toto tvrzení lze opřít například o jednu snůšku ze Zubřiny, která byla zároveň nejextrémnějším případem, kdy byly odebrány celkem 3 vajíčka pro analýzu a jejich velikost se pohybovala mezi 2,27–2,5 mm. Tyto rozdíly velikostí vajíček ve snůšce se v rámci celého souboru dat standardně pohybovaly v rádech desetin milimetru. Tato informace koresponduje

se zjištěním Veselovský & Brichtcín (2017), kteří rovněž v několika případech zaznamenali markantní rozdíl ve velikostech vajíček z jedné snůšky.

Porovnáme-li průměrné velikosti vajíček na jednotlivých tocích (2,37–2,63 mm), je zřejmé, že se jejich velikosti lišily. Statisticky významný rozdíl byl však shledán pouze mezi snůškami z Mítovského a Padrťského potoka. Zde však mohl hrát roli i počet odebraných vajíček na těchto tocích. Na Mítovském potoce bylo odebráno 12 vajíček, zatímco na Padrťském, na kterém byla zaznamenána zcela nejmenší průměrná velikost vajíčka, to bylo pouze 7.

Nelze však opomenout ani vliv podmínek daných lokalit. Padrťský potok se od Mítovského výrazně lišil přítomností obrovského množství bahna v korytě. To se v potoku ocitlo po vypouštění nedalekých chovných rybníků. Dle Fischera et al. (2004) mělo zvýšení intenzity chovu negativní vliv na stávající populace. Tento impakt se mohl významně promítnout i na reprodukci. Bohužel vzhledem k velmi nízkému počtu odebraných vajíček na daném toku, nelze na tuto hypotézu spolehlivě interpretovat data z této práce.

4.4 Vztah délky karapaxu a počtu vajíček

Při hodnocení vztahu mezi délkou karapaxu samice a počtu vajíček byla nalezena pozitivní korelace mezi proměnnými. Toto zjištění je ve shodě hned s několika pracemi, a to i u jiných druhů, než jakým je rak kamenáč. Scalici & Gibertini (2011) se zaměřovali na plodnost raka bělonohého (*Austropotamobius pallipes*) v Itálii s totožným výsledkem. Na stejném druhu se stejným závěrem byla provedena obdobná studie i ve Španělsku (Sáez-Royuela et al. 2006). Pozadu nezůstali ani Skurdal et al. (2011) u norských populací raka říčního. I oni našli pozitivní korelaci mezi velikostí snůšky a délkou samice.

Na hodnocení vztahu mezi velikostí samice a počtem vajíček ve snůšce u raka kamenáče se zaměřili především v Chorvatsku. Maguire et al. (2002) i Maguire et al. (2005) zjistili rovněž pozitivní trend mezi danými faktory. Výjimkou však byla práce Dakic & Maguire (2016), kteří prováděli výzkum na dvou chorvatských tocích. Na jednom ze zkoumaných toků nenalezli žádnou korelaci mezi délkou samice a počtem vajíček.

Na našem území byla tímto způsobem hodnocena plodnost raka kamenáče zatím jen jednou, a to v práci Veselovský & Brichtcín (2017). I v tomto případě našli ve vzájemném vztahu těchto proměnných pozitivní trend. Studie Dakic & Maguire (2016) se zdá být v tomto

ohledu spíše výjimečnou a výsledky ostatních autorů by mohly být teoreticky brány jako dogma, ale je potřeba zhodnotit vliv i jiných faktorů.

Dle Huber & Schubart (2005) se na finální podobě snůšky podepíše i samotný způsob nahuštění vajíček pod abdomenem. A jak zmiňuje Reynolds (2002) v Kozákovi et al. (2006), vztah mezi velikostí snůšky a délkou samice je silně ovlivněn přírodními podmínkami. I z tohoto důvodu se dílčí korelace na analyzovaných tocích v této práci signifikantně lišily.

Největší rozdíl byl zaznamenán na Padrt'ském potoce. Zde byla v případě vztahu mezi délkou karapaxu samice a počtem vajíček zaregistrována velmi slabá negativní korelace. A ačkoli se podmínky na Padrt'ském potoce od ostatních lokalit výrazně lišily (přítomností velkého množství bahna v korytě), nelze na základě tohoto výsledku tvrdit, že podmínky na toku negativně ovlivnily vztah mezi velikostí samice a počtem vajíček, z důvodu zcela nedostatečného množství dat (3 samice s vajíčky).

Nejsilnější pozitivní korelace byla zaregistrována na Příkosickém potoce. Výsledky v tomto případě výrazně ovlivnila samice se snůškou čítající 115 vajíček (33 mm CL). Snůšky ostatních samic na toku čítaly do 70 vajíček a jejich karapax nepřesáhl 28 mm.

Samice z Mítovského potoka se 101 vajíčky (37,5 mm CL) ovlivnila vztah mezi proměnnými stejným způsobem jako u Příkosického potoka. V tomto případě však byla zaznamenána slabší korelace než u předchozí lokality.

Na ostatních tocích byla data počtu vajíček v závislosti na velikosti karapaxu lépe rozložena. Data jedné samice tudíž nemohla takto významně ovlivnit podobu trendu (jako v předchozích případech) a výsledky z těchto toků lze považovat za směrodatné. Pro získání objektivnějších výsledků by však bylo vhodné získat větší množství dat.

4.5 Vztah délky karapaxu a velikosti vajíček

Společně s hodnocením vztahu délky těla samic a počtu vajíček byl hledán vzájemný vztah i v případě velikosti samice a jejich vajíček. I v tomto případě byla nalezena pozitivní korelace mezi proměnnými.

Tento výsledek opět podporuje zjištění jiných autorů. Maguire et al. (2005) i zde našli pozitivní trend u chorvatských populací raka kamenáče. Slabou tendenci, že větší samice produkují větší vajíčka zjistili Huber & Schubart (2005) v Německu. V České republice byl u raka kamenáče tento vztah potvrzen i v práci Veselovský & Břichcín (2017).

Hubenova et al. (2010) však nenalezli v souvislosti s velikostí vajíčka žádnou korelaci. Vzájemný vztah v tomto případě nezjistili ani Dakic & Maguire (2016), ani Sáez-Royuela et al. (2006). Tento vztah je všeobecně diskutabilní po přihlédnutí k externím vlivům.

Huber & Schubart (2005) dávají proměnlivost dat do souvislosti se stavem samice. Dle Hubenova et al. (2010) velikost vajíčka ale souvisí například s teplotou vody nebo dostupností potravy.

Ve vztahu délky karapaxu a velikosti vajících v rámci této práce byla pozorována variabilita mezi jednotlivými toky, což může potvrzovat tezi Hubenova et al. (2010). Na výsledky je však potřeba podívat se komplexněji.

V případě všech analyzovaných toků byla zaznamenána pozitivní korelace mezi CL samice a velikostí vajíčka. Nejsilnější vztah byl pozorován na Mešenském a Padrt'ském potoce. Podoba trendu na Mešenském potoce byla výrazně ovlivněna nejmenší odchycenou samicí na toku (23,6 mm CL, velikost vajících 2,113–2,218 mm). U ostatních samic na toku byla zaregistrována až o 0,5 cm větší délka karapaxu a jejich vajíčka byla rovněž znatelně větší (2,523–2,76 mm).

Z výsledků vyplývá, že na Padrt'ském potoce velikost vajících významně roste s velikostí samice. V případě Padrt'ského potoka však podobu trendu stanovují data pouze 3 odchycených samic (7 vajících). Z tohoto důvodu nemůže být výsledek na tomto toce brán jako relevantní, i přes relativně dobře rozložená data.

4.6 Reprodukční strategie

Reprodukční strategie byly vyhodnoceny ze vztahu mezi počtem vajících ve snůšce a velikostí vajících na dílčích tocích.

Nejsilnější pozitivní korelace byla vyhodnocena na Mešenském potoce, kdy s rostoucím počtem vajících významně vzrostla i jejich velikost. Na ostatních tocích byly nalezeny slabší, ale stále pozitivní korelace mezi proměnnými.

Pouze v jednom případě bylo shledáno, že s rostoucím počtem vajících klesá jejich velikost. Tento výsledek byl zaznamenán na Padrt'ském potoce. Jak již ale bylo několikrát zmíněno výše, na Padrt'ském potoce bylo odchyceno zcela nejmenší množství samic s vajíčky (3). K analýze bylo tedy v tomto případě použito pouze 7 vajících. Z tak malého počtu výzkumných dat nelze dělat relevantní závěry.

Největší podíl dat počtu vajíček v celém souboru se pohyboval mezi 30 a 70 vajíčky. U velikosti vajíček se jednalo o rozpětí 2,4–2,8 mm. V tomto sektoru byly výrazně nahuštěny data z Bradavy, dále Mešenského a Mítovského potoka. Dle Galeotti et al. (2006) samice raků produkují buď početnější snůšky s menšími vajíčky, nebo méně větších vajíček. Při interpretaci získaných dat na tuto tezi můžeme dospět k závěru, že v případě zmíněných toků mohly samice upřednostnit spíše menší počet větších vajíček.

Galeotti et al. (2006) ve své studii dále uvádějí velikost vajíčka v závislosti na jejich počtu do kontextu i s proporční velikostí samce. V rámci své studie zjistili, že samice měly málo velkých vajíček s malými samci s velkými klepety a více malých vajíček s velkými samci s malými klepety. Dle Reynolds (2002) v Galeotti et al. (2006) juvenilní jedinci z větších vajíček mají po vylíhnutí mnohem větší šanci na přežití. Samice ve zmíněném výzkumu tedy preferovaly menší samce s velkými klepety. Hypotézu, že reprodukční strategie závisejí na fitness samců však v rámci této práce z logických důvodů nebylo možné ověřit.

Na reprodukční strategie samic mají bezesporu vliv i přírodní podmínky na lokalitě. Parker & Begon (1986) ve Skurdal et al. (2011) uvádějí, že samice produkují méně větších ráčků za horších podmínek. Jak již bylo zmíněno, Skurdal et al. (2011) se zmiňují, že energie samic vložená do reprodukce tedy významně závisí na dostupnosti potravy a množství úkrytů. Tyto faktory totiž determinují možnost přežití.

5 Závěr

Cílem této bakalářské práce bylo zhodnotit plodnost populací kriticky ohroženého raka kamenáče na vybraných tocích České republiky. Mezi analyzované toky patřily Zubřina, Bradava, Mítovský, Příkosický, Padrtůvský a Mešenský potok. Terénní výzkum probíhal od 17. října do 25. listopadu 2019. Při odchytu raků byla získána data 68 samic, přičemž pouze 35 z nich neslo vajíčka.

Plodnost byla hodnocena zejména na základě těchto dat – délka karapaxu (CL), počet vajíček ve snůšce a velikost vajíček. Významným faktorem byl ve většině vyhodnocení i tok, na kterém byla daná samice nalezena. Vyjma přítomnosti vajíček byl vždy zaznamenán i výskyt, respektive absence cementových žláz samic. Jejich přítomnost u samic byla mimo jiné považována jako známka pohlavní zralosti.

Jako pohlavně dospělé samice byly označeny ty, jejichž karapax dosahoval délky alespoň 21,7 mm (nejmenší odchycená samice s vajíčky). Ve spektru dat však byly nalezeny i samice, které dle délkové struktury byly pohlavně zralé, ale nenesly vajíčka, ani neměly rozvinuté cementové žlázy. Tyto samice podle všeho do této reprodukční sezóny nevstoupily z důvodu svých nedostatečných energetických rezerv. Na vytváření těchto rezerv se bezesporu podílí podmínky panující na daném toku, zejména dostatek potravy.

Pro výpovědní hodnotu některých vyhodnocení (především těch, týkajících se početnosti vajíček) byla podstatná i úplnost snůšky. V celém souboru dat byla však pouze jedna z analyzovaných označena za neúplnou. Tato snůška byla proto z některých hodnocení vyřazena, aby nedošlo ke zkreslení výsledků.

Počet vajíček v jednotlivých snůškách v rámci této práce kolísal mezi 35 a 119. Počty vajíček ve snůškách se mezi jednotlivými toky statisticky nelišily, ačkoli byly v několika případech nalezeny i samice s nadprůměrně velkou snůškou, tj. přes 100 vajíček. Takto velké snůšky však nejsou ojedinělé, a i v zahraniční literatuře se lze setkat s obdobnými daty.

V rámci této práce byly hodnoceny i velikosti vajíček. Ty se pohybovaly mezi 2,11 a 2,89 mm. Při hodnocení tohoto faktoru byly mimo rozdílů ve velikostech vajíček mezi jednotlivými snůškami, zjištěny rozdíly ve velikostech vajíček i v rámci jedné snůšky.

Ze získaných dat byla lineární regresi vyhodnocena i závislost délky samice na počtu vajíček a na velikosti vajíček. Subjektem práce však byly i reprodukční strategie samic, odrážející se ze vztahu mezi početností snůšky a velikostí vajíček.

Z hodnocení závislostí mezi velikostí samice a počtem vajíček, resp. velikostí vajíček vyplynula pozitivní korelace mezi jednotlivými daty. Zde je však potřeba zmínit i externí faktory ovlivňující tento vztah. Těmito vlivy se myslí zejména přírodní podmínky habitatu. I z tohoto důvodu se dílčí vztahy na jednotlivých tocích významně lišily.

Z výsledků je dále možné vyčíst, že na některých tocích samice upřednostnily méně větších vajíček. Reprodukční strategie mohou být však silně ovlivněny podmínkami jednotlivých toků. Hovoří se ale i o vlivu tělesných proporcí samců. Tento faktor však nemohl být v rámci této práce potvrzen, ani vyvrácen.

I přes relativně malý výzkumný vzorek, mohou výsledky předkládané práce významně přispět svými daty ochraně raka kamenáče na našem území. Tato práce totiž poskytuje komplexní pohled na problematiku plodnosti tohoto kriticky ohroženého druhu v České republice.

Výzkum by se však měl v budoucnu důkladněji zaměřit na samice s cílem stanovit, kolik vajíček je samice do konce inkubačního období schopna donosit. Rozhodně by bylo vhodné i rozšířit působnost studie pro získání mnohem ucelenějšího pohledu na plodnost raka kamenáče. Primárně by měla být směřována v tomto ohledu větší pozornost přírodním podmínkám daných lokalit.

Výzkum plodnosti raka kamenáče by však měl být směřován i na samce, nikoli jen na samice. Protože jak se již objevilo v zahraniční literatuře, plodnost raků zřejmě závisí i na fitness samců. Je tedy příhodné stanovit, do jaké míry ji ovlivňují.

6 Seznam literatury

- BUBB, D. H., THOM, T. J. a LUCAS, M. C. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater biology*. 2004, **49**(3), 357-368.
- CRANDALL, K. A. a DE GRAVE, S. An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list. *Journal of Crustacean Biology*. 2017, **37**(5), 615-653.
- DAKIC, L. a MAGUIRE, I. Year cycle and morphometrical characteristics of *Austropotamobius torrentium* from two karstic rivers in Croatia. *Natura Croatica*. 2016, **25**(1), 87.
- FIGLER, M. H., BLANK, G. S. a PEEKE, H. V. Maternal territoriality as an offspring defense strategy in red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard). *Aggressive Behavior: Official Journal of the International Society for Research on Aggression*. 2001, **27**(5), 391-403.
- FISCHER, D., BÁDR, V., VLACH, P. a FISCHEROVÁ, J. Nové poznatky o rozšíření raka kamenáče v Čechách. *Živa*. 2004, **52**(90), 2.
- FISCHER, D. a VLACH, P. Hlavní příčiny ohrožení raka kamenáče na území ČR. *Ochrana přírody*. 2018, 2-5.
- GALEOTTI, P., RUBOLINI, D., FEA, G., GHIA, D., NARDI, P. A., GHERARDI, F. a FASOLA, M. Female freshwater crayfish adjust egg and clutch size in relation to multiple male traits. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*. 2006, **273**(1590), 1105-1110.
- GRANDJEAN, F., ROMAIN, D., SOUTY-GROSSET, C. a MOCQUARD, J. Size at sexual maturity and morphometric variability in three populations of *Austropotamobius pallipes pallipes* (Lereboullet, 1858) according to a restocking strategy. *Crustaceana*. 1997a, 454-468.
- GRANDJEAN, F., SOUTY-GROSSET, C., AVILA-ZARZA, C., ROMAIN, D., BRAMARD, M. a MOCQUARD, J. Morphometry, sexual dimorphism and size at maturity of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes pallipes* (Lereboullet) from a wild French population at Deux-Sèvres (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*. 1997b, **70**(1), 31-44.
- HOLDICH, D. a BLACK, J. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817)[Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. *Aquatic Invasions*. 2007, **2**(1), 1-15.
- HUBENOVA, T., VASILEVA, P. a ZAIKOV, A. Fecundity of stone crayfish *Austropotamobius torrentium* from two different populations in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Science*. 2010, **16**, 387-393.
- HUBER, M. a SCHUBART, C. Distribution and reproductive biology of *Austropotamobius torrentium* in Bavaria and documentation of a contact zone with the alien crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2005, (376-377), 759-776.
- KOUBA, A., PETRUSEK, A. a KOZÁK, P. Continental-wide distribution of crayfish species in Europe: update and maps. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2014, (413), 05.
- KOZÁK, P., BUŘIČ, M. a POLICAR, T. The fecundity, time of egg development and juvenile production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2006, (380-381), 1171-1182.
- LIGHT, T. Success and failure in a lotic crayfish invasion: the roles of hydrologic variability and habitat alteration. *Freshwater biology*. 2003, **48**(10), 1886-1897.

- MAGUIRE, I., ERBEN, R., KLOBUČAR, G. a LAJTNER, J. Year cycle of *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in streams on Medvednica mountain (Croatia). *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2002, (367), 943-957.
- MAGUIRE, I., JELIĆ, M. a KLOBUČAR, G. Update on the distribution of freshwater crayfish in Croatia. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2011, (401), 31.
- MAGUIRE, I. a KLOBUČAR, G. Size structure, maturity size, growth and condition index of stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in North-West Croatia. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2011, (401), 12.
- MAGUIRE, I., KLOBUČAR, G. a ERBEN, R. The relationship between female size and egg size in the freshwater crayfish *Austropotamobius torrentium*. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2005, (376-377), 777-785.
- MARTIN, P., DORN, N. J., KAWAI, T., VAN DER HEIDEN, C. a SCHOLTZ, G. The enigmatic Marmorokrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contributions to Zoology*. 2010, **79**(3), 107-118.
- OIDTMANN, B., HEITZ, E., ROGERS, D. a HOFFMANN, R. W. Transmission of crayfish plague. *Diseases of aquatic organisms*. 2002, **52**(2), 159-167.
- PÂRVULESCU, L., PACIOGLU, O. a HAMCHEVICI, C. The assessment of the habitat and water quality requirements of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) and noble crayfish (*Astacus astacus*) species in the rivers from the Anina Mountains (SW Romania). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2011, (401), 03.
- PÂRVULESCU, L. a ZAHARIA, C. Current limitations of the stone crayfish distribution in Romania: implications for its conservation status. *Limnologica-Ecology and Management of Inland Waters*. 2013, **43**(3), 143-150.
- PATOKA, J., BUŘIČ, M., KOLÁŘ, V., BLÁHA, M., PETRTÝL, M., FRANTA, P., TROPEK, R., KALOUS, L., PETRUSEK, A. a KOUBA, A. Predictions of marbled crayfish establishment in conurbations fulfilled: evidences from the Czech Republic. *Biologia*. 2016, **71**(12), 1380-1385.
- POLICAR, T., SIMON, V. a KOZÁK, P. Egg incubation in the noble crayfish (*Astacus astacus* L.): The effect of controlled laboratory and outdoor ambient condition on hatching success, growth and survival rate of juveniles. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2004, (372-373), 411-423.
- SÁEZ-ROYUELA, M., CARRAL, J., CELADA, J., PÉREZ, J. a GONZÁLEZ, A. Pleopodal egg production of the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* Lereboullet under laboratory conditions: relationship between egg number, egg diameter and female size. *Bulletin Francais de la Peche et de la Pisciculture*. 2006, (380-381), 1207-1214.
- SCALICI, M. a GIBERTINI, G. Reproduction in the threatened crayfish *Austropotamobius pallipes* (Decapoda, Astacidae) in the Licenza brook basin (central Italy). *Italian journal of zoology*. 2011, **78**(2), 198-208.
- SCALICI, M., MACALE, D. a GIBERTINI, G. Allometry in the ontogenesis of *Austropotamobius pallipes* species complex (Decapoda: Astacidae): The use of geometric morphometrics. *Italian journal of zoology*. 2010, **77**(3), 296-302.

- SCHOLTZ, G., BRABAND, A., TOLLEY, L., REIMANN, A., MITTMANN, B., LUKHAUP, C., STEUERWALD, F. a VOGT, G. Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature*. 2003, **421**(6925), 806-806.
- SKURDAL, J., HESSEN, D., GARNÅS, E. a VØLLESTAD, L. Fluctuating fecundity parameters and reproductive investment in crayfish: driven by climate or chaos? *Freshwater biology*. 2011, **56**(2), 335-341.
- SOUTY-GROSSET, C., HOLDICH, D., NOEL, P., REYNOLDS, J. D., a P. HAFFNER. *Atlas of crayfish in Europe*. Paris: Museum national d'Histoire, 2006. 187 s.
- STREISSL, F. a HÖDL, W. Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia*. 2002, **477**(1-3), 201-208.
- SVOBODOVÁ, J., DOUDA, K., FISCHER, D., LAPŠANSKÁ, N. a VLACH, P. Toxic and heavy metals as a cause of crayfish mass mortality from acidified headwater streams. *Ecotoxicology*. 2017, **26**(2), 261-270.
- SVOBODOVÁ, J., DOUDA, K., ŠTAMBERGOVÁ, M., PICEK, J., VLACH, P. a FISCHER, D. The relationship between water quality and indigenous and alien crayfish distribution in the Czech Republic: patterns and conservation implications. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems*. 2012, **22**(6), 776-786.
- SVOBODOVÁ, J., FISCHER, D., SVOBODOVÁ, E. a VLACH, P. Periodické vysychání toků: další faktor negativně ovlivňující populace našich raků. *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace*. 2016, **58**(3), 34-38.
- SVOBODOVÁ, J., ŠTAMBERGOVÁ, M., VLACH, P., PICEK, J., DOUDA, K. a BERÁNKOVÁ, M. Vliv jakosti vody na populace raků v České republice – porovnání s legislativou ČR. *Vodní hospodářství*. 2008, **12**, 1-5.
- ŠTAMBERGOVÁ, M., SVOBODOVÁ, J. a KOZUBÍKOVÁ, E. *Raci v České republice*. Edition ed.: Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, 2009. ISBN 8087051785.
- TODOROV, M., ANTONOVA, V., HUBENOV, Z., IHTIMANSKA, M., KENDEROV, L., TRICHKOVA, T., VARADINOVA, E. a DELTSHEV, C. Distribution and current status of stone crayfish populations *Austropotamobius torrentium* (Decapoda: Astacidae) in Natura 2000 protected areas in Bulgaria. *Acta Zoologica Bulgarica*. 2014, **66**(2), 181-202.
- VESELOVSKÝ, M. a BRICHČÍN, J., 2017. *Fekundita raka kamenáče (Austropotamobius torrentium) v České republice*. Blovice. Středoškolská odborná činnost. Gymnázium Blovice.
- VLACH, P. Invazní druhy raků v České republice. *Fórum ochrany přírody*. 2017, 35-40.
- VLACH, P., FISCHER, D. a HULEC, L. Microhabitat preferences of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2009a, (394-395), 15.
- VLACH, P., HULEC, L. a FISCHER, D. Recent distribution, population densities and ecological requirements of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in the Czech Republic. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2009b, (394-395), 13.
- VLACH, P. a VALDMANOVÁ, L. Morphometry of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in the Czech Republic: allometry and sexual dimorphism. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*. 2015, (416), 16.
- VLČEK, V. *Zeměpisný lexikon ČSR*. Vodní toky a nádrže. 1. vydání. Praha: Academia, 1984. 316 s.

WEINLÄNDER, M. a FÜREDER, L. The ecology and habitat requirements of *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803) in small forest streams in Carinthia (Austria). *Freshwater Crayfish*. 2010, **17**, 221-226.