

Kozák a kol., 2013

DRUHY RAKŮ V EVROPĚ

A. Kouba, M. Buřič, A. Petrusek

Kozák a kol., 2013

DRUHY RAKŮ V EVROPĚ

A. Kouba, M. Buřič, A. Petrusek

V současné době známe okolo 600 druhů raků s tím, že každoročně je popsáno několik druhů nových (kapitola 2). Příslušníci této skupiny desetinohých korýšů mají rozsáhlý areál původního rozšíření, přesto se nevyskytují v kontinentální Africe, v podstatné části Asie a Jižní Ameriky a na Antarktidě (Hobbs, 1988; viz též kapitoly 2 a 3). Většina račích druhů se vyskytuje v nearktické zoogeografické oblasti (především jihovýchodní část Severní Ameriky), kde je dnes známo přes 400 druhů náležících nejčastěji do čeledi Cambaridae (viz kapitola 2). Druhým centrem výskytu raků je australská oblast s více než 150 druhy čeledi Parastacidae (Crandall a Buhay, 2008). Evropská část palearktické oblasti je naopak na druhy raků relativně chudá a je reprezentována pouze třemi původními druhy náležícími k rodu *Astacus* a dvěma z rodu *Austropotamobius* (některé z nich jsou však považovány za druhové komplexy, viz níže). Naopak počet nepůvodních raků, často značně agresivních a invazivně se šířících, narůstá a ve volných vodách Evropy se dnes můžeme setkat s více než deseti takovými druhy (Holdich a kol., 2009; Filipová a kol., 2011a; Jaklič a Vrezec, 2011). Těmi jsou především zvláště nebezpečné severoamerické druhy přenášející račí mor, vůči němuž jsou všichni raci nepocházející z tohoto kontinentu značně citliví.

Následující sekce původních evropských raků je vnitřně členěna na popis jednotlivých druhů, vymezení rozšíření s charakterizací biotopů, které obývají, a jejich životní cyklus. Distribuce račích druhů v Evropě je shrnuta v tabulce 5.1.

5.1. PŮVODNÍ RACI EVROPY

5.1.1. Rak říční

Astacus astacus

Noble crayfish

„Rak říční (*Astacus fluviatilis*) rozšířen jest po celé Evropě; celkem možno rozeznávat dvě odrůdy var. *torrentium* a var. *nobilis*, z nichž lid náš prvou jménem kamenáč, a druhou pak jménem běháč označuje.“

A. Scribani, Zemský rybářský věstník, 1898

Popis druhu

Rak říční (obr. 5.1.) se svou velikostí řadí spíše mezi větší druhy raků. Celková délka těla samců (měřená od špičky čelního trnu – rostra – po konec středového segmentu ocasního vějíře – telsonu) zpravidla nepřesahuje 15 cm a hmotnost 250 g. Jsou však známi i jedinci blížící se 20 cm s hmotností přes 300 g. Samice jsou menšího vzrůstu a obvykle nedosahují délky přes 15 cm, resp. hmotnosti nad 200 g. Raci tohoto druhu se mohou dožít i více než dvaceti let a stejně jako některé další račí druhy tak patří mezi nejdéle žijící sladkovodní bezobratlé.

Zbarvení těla raka říčního je na hřbetní straně obvykle světlé až tmavohnědé, někdy až výrazně tmavé, což však může být do určité míry způsobeno nárosty epibiontů nebo organickým zatížením lokality. Břišní strana je světlejší, nejčastěji béžové až olivově hnědá. V našich populacích se též můžeme vcelku běžně setkat s modrošedě až jasně modře zbarvenými jedinci (viz obr. 6.2. v následující kapitole). Velmi vzácně bylo dokumentováno také červené zbarvení. Barva těla je tedy značně proměnlivá a jako taková není dostatečným determinačním znakem.

Hlavohrud' (cephalothorax, carapax) začíná výrazně špičatým středně dlouhým rostrem, jehož okraje jsou hladké a víceméně rovnoběžné. Střední rýha na vrcholu rostra je jemně ozubená. Povrch hlavohrudí je relativně hladký a nenese výraznější trny. Přední část hlavohrudí před týlní (cervikální) brázdou je vybavena dvěma páry postorbitálních lišt.

Tab. 5.1. Výskyt volně žijících populací původních a nepůvodních druhů raků v evropských teritoriích (*sensu* Holdich a kol., 2009). Převzato tamtéž, upraveno a aktualizováno dle Janského a Mutkoviče (2010), Benejama a kol. (2011), Filipové a kol. (2011a), Jakliče a Vrezece (2011), Paavera (os. sděl., 2011), Schletterera a kol. (2012), Souty-Grossetové (os. sděl., 2012) a podkapitoly 4.8.

Zkratky: ASA – *Astacus astacus*, ASL – *Astacus leptodactylus*, ASP – *Astacus pachypus*, APP – *Austropotamobius pallipes*, APT – *Austropotamobius torrentium*, OCI – *Orconectes immunis*, OCJ – *Orconectes juvenilis*, OCL – *Orconectes limosus*, OCV – *Orconectes virilis*, PCA – *Procambarus acutus acutus*, PCC – *Procambarus clarkii*, PCF – *Procambarus fallax f. virginialis*, PCZ – *Procambarus zonangulus*, PFL – *Pacifastacus leniusculus*, CXD – *Cherax destructor*, CXQ – *Cherax quadricarinatus*

	PŮVODNÍ DRUHY					NEPŮVODNÍ DRUHY										
TERITORIUM	ASA	ASL	ASP	APP	APT	OCI	OCJ	OCL	OCV	PCA	PCC	PCF	PCZ	PFL	CXD	CXQ
Albánie	+				+											
Andora	+															
Anglie	+	+		+				+	+		+			+		?
Arménie		+														
Ázerbajdžán		+	+													
Azory											+					
Belgie	+	+						+						+		
Bělorusko	+	+						+								
Bosna a Herzeg.	+	+		+	+											
Bulharsko	+	+			+											
Černá Hora	+			+	+											
Česká republika	+	+			+			+						+		
Dánsko	+	+												+		
Estonsko	+													+		
Finsko	+													+		
Francie	+	+		+	+	+	+	+			+			+		
Gruzie	+	+														
Chorvatsko	+	+		+	+			+						+		
Irská republika				+												
Itálie	+	+		+	+			+			+	+		+	+	?
Kaliningrad	+	+						+						+		
Kazachstán		+	+													
Korsika				+				+								
Kypr	+										+					
Lichtenštejnsko	+			+												
Litva	+	+						+						+		
Lotyšsko	+	+						+						+		
Lucembursko	+	+		+				+						+		
Maďarsko	+	+		+				+						+		
Makedonie	+				+											
Mallorca											+					
Moldavsko	+	+														
Německo	+	+		+	+	+		+			+	+		+		?
Nizozemí	+	+						+	+	+	+	+	+	+		?
Norsko	+													+		
Polsko	+	+						+						+		
Portugalsko											+			+		
Rakousko	+	+		+	+			+			+			+		
Rumunsko	+	+			+			+								
Rusko (evr. část)	+	+	+											+		
Řecko	+	+			+									+		
Sardinie				+							+					
Severní Irsko				+												
Sicilie											+					
Skotsko				+										+		
Slovensko	+	+			+			+				+		+		
Slovinsko	+			+	+									+		+
Srbsko	+	+			+			+								
Španělsko				+				+			+			+		?
Švédsko	+													+		
Švýcarsko	+	+		+	+			+			+			+	?	
Tenerife											+					
Turecko (evr. část)		+			+											
Ukrajina	+	+	+		+											
Wales				+										+		
CELKEM	39	32	4	18	21	2	1	22	2	1	15	4	1	29	1	1



Obr. 5.1. Rak říční (*Astacus astacus*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto M. Buřič a A. Kouba).

U samců jsou klepeta velká a robustní, na svrchní straně hrbolkatá a zpravidla stejné barvy jako tělo. Kloub pohyblivého a nepohyblivého prstu klepeta je charakteristický různě intenzivním červeným zbarvením. Na spodní straně jsou klepeta obvykle červená až tmavě hnědá, u modrošedě a modře zbarvených jedinců nabývají světlejších odstínů. Na vnitřní straně nepohyblivého prstu klepeta jsou dva vzdálené výrůstky, mezi nimiž je mělká prohlubeň. U samic jsou klepeta menší. Morfologie tohoto druhu (zejména hlavohrudi a klepet) je značně plastická (Hager, 1996; Skurdal a Taugbøl, 2002; Pöckl a kol., 2006; Gherardi a Acquistapace, 2007; Kozák a kol., 2009).

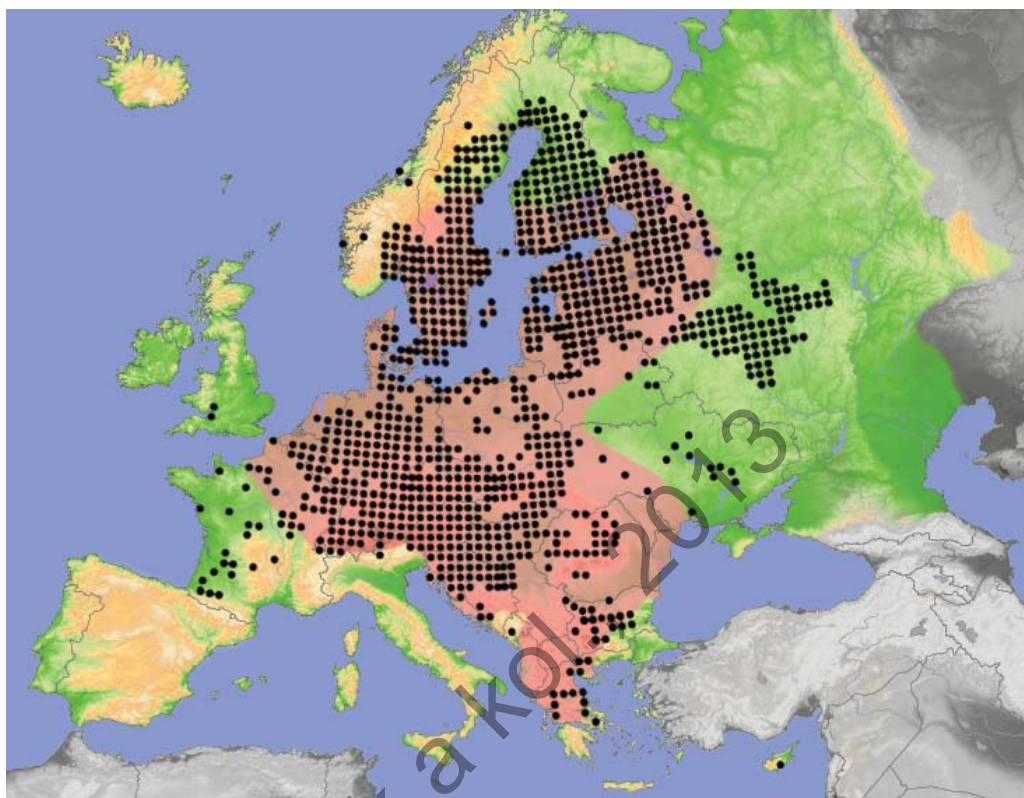
Rozšíření a popis biotopu

Podle Holdicha a kol. (2009) se rak říční vyskytuje ve volných vodách 39 teritorií¹ evropského kontinentu s centrem svého výskytu v zemích střední a severní Evropy (tab. 5.1., obr. 5.2.). Původní areál jeho výskytu je východně ohraničen Ruskem, Běloruskem, Ukrajinou a Gruzii. Západně je původní distribuce ohraničena Francií, ačkoliv byl pravděpodobně do této země, stejně jako do Nizozemska, Belgie, Lucemburska a Švýcarska vysazen v minulosti člověkem. V jižním směru je hranice jeho výskytu představována Řeckem a Albánií. Severní hranicí původního výskytu je Finsko. Do Norska a Švédska byl rak říční introdukovan nejspíše ve středověku, přesto je zde v současné době považován za původní druh. Od třicátých let dvacátého století byl rak říční opakovaně vysazován do marockých vod, kde se úspěšně aklimatizoval a v současné době se vyskytuje v několika tamních řekách a jezerech (Benabid a Khodari, 2000). Introdukce do Španělska na počátku šedesátých let minulého století (Habsburgo-Lorena, 1978), stejně jako opakované pokusy o introdukci na lokality sibiřské části Ruska však byly neúspěšné. V sedmdesátých letech minulého století byli raci původem z Dánska vysazeni na Kypru. Na lokalitách původního vysazení nebyla introdukce úspěšná, je však popsán jeho výskyt v přehradě Lefkara (Stephanou, 1987). Recentně pak byl rak říční vysazen také do Anglie a Lucemburska, kde je na něj však nahlíženo jako na druh nepůvodní (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).

Výskyt raka říčního na území České republiky byl sledován v rámci plošného astakologického průzkumu koordinovaného projektem Agentury ochrany přírody a krajiny ČR v letech 2004–2005, který v omezené míře pokračuje dodnes. V rámci této akce bylo zmapováno 12 670 z celkového počtu 13 110 předem stanovených mapovacích míst. Distribuce raka říčního na našem území byla shledána jako víceméně rovnoměrná a druh byl potvrzen na 1 082 mapovacích místech, což představuje 550 lokalit (Chobot, 2006; Štambergová a Kučera, 2009). Rak říční je tedy nejrozšířenějším původním račím druhem u nás.

Rak říční obývá široké spektrum biotopů zahrnujících různé velké potoky a řeky i stojaté vody. V ČR se tento druh kromě tekoucích vod často vyskytuje v hlubších a chladnějších rybnících, v zatopených lomech a pískovnách, náhonech a v přehradních nádržích různého typu, pokud nejsou příliš intenzivně hospodářsky či rekreačně využívány (Dyk, 1977; Krupauer, 1982). Vyhovují mu lokality s břehy porostlými vegetací a stabilizovanými kořeny stromů (nejčastěji olší a vrb). Kořenové systémy, stejně jako hrubý substrát dna a prostory pod kameny a kládami využívají tito raci jako úkryty. Úkryt je nejčastěji představován jednoduchou mělkou norou, přičemž větší raci se vyskytují pod většími kameny a zároveň si vytváří hlubší nory. Nory si raci říční budují i v dostatečně soudržných (nejčastěji jílovitých) březích, a to především při nedostatku jiných úkrytů. Bahnitému dnu se jako stanovišti vyhýbají, využívají je však jako prostor pro vyhledávání potravy (Skurdal a Taugbøl, 2002; Holdich a kol., 2006).

¹ Za teritoria jsou v tomto smyslu nejčastěji považovány jednotlivé státy, ale i jiné územní celky, jako jsou například ostrovy. Počet osídlených teritorií tak nezávážně převyšuje počet fakticky obývaných států.



Obr. 5.2. Distribuce raka říčního (*Astacus astacus*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km. Barevně je zvýrazněn předpokládaný původní areál².

Životní cyklus

Samci raka říčního pohlavně dospívají ve třetím roce života při celkové délce těla okolo 70 mm. Samice dospívají o rok později (Abrahamsson, 1966; Mackevičienė a kol., 1999). Velikost pohlavně dospělých samic se liší mezi lokalitami a obvykle se pohybuje od 70 do 95 mm (Huner a Linquist, 1986; Skurdal a kol., 1993). Věk a velikost při dosažení pohlavní dospělosti je ovlivněna mnoha faktory. Jedná se nejen o teplotu a kvalitu vody, ale i o potravní nabídku a hustotu dané populace (Westman a kol., 1993). K páření raků říčních dochází na konci září a v průběhu října (Huner a Lindqvist, 1986; Westin a Gydemo, 1986), kdy teplota vody klesá pod 8–12 °C (Taugbøl a Skurdal, 1990). Období páření trvá zpravidla 2 až 3 týdny. Po několika hodinách až šesti týdnech od páření dochází ke kladení a oplodnění vajíček a jejich připevnění na pleopody (Skurdal a Taugbøl, 2002). Ovariální plodnost přepočtená na délku samice 90 mm se pohybuje v rozmezí 113–231 oocytů II. řádu, pleopodální plodnost je obvykle mezi 87–154 vajíčky (vysvětlení termínů jednotlivých plodností je uvedeno v kapitole 7). Velikost vajíček nabývá hodnot od

² Distribuční mapy původních druhů raků, raka signálního, červeného a pruhovaného vycházejí z kapitoly o druzích v publikaci *Atlas of Crayfish in Europe* (Holdich a kol., 2006). Tyto a zbývající byly dále doplněny o výsledky recentně publikovaných prací a aktualizovány širokou skupinou přispěvatelů (viz poděkování).

2,8 do 3,1 mm v průměru s tím, že se během embryonálního vývoje mírně zvyšuje (Skurdal a Taugbøl, 1994; Savolainen a kol., 1996; Vozgirdaitė, 1998). Délka inkubace tohoto druhu je ovlivněna především teplotou (Huner a Lindqvist, 1986). K líhnutí dochází obvykle v červnu a v červenci (Ackefors a kol., 1989; Faller a kol., 2006). V podmínkách skandinávských zemí trvá inkubace 8 až 9 měsíců, což je reprezentováno cca 1 900 denními stupni. Tato hodnota je částečně dána poměrně dlouhým obdobím diapauzy. V odchovných podmínkách však lze dobu inkubace díky vhodné teplotní manipulaci podstatně zkrátit, a to až na 1 300 denních stupňů a dobu 4 měsíců (Westin a Gydemo, 1986; Hessen a kol., 1987). Vylíhlá ráčata obvykle váží 18–25 mg a v závislosti na teplotě se po 5 dnech až 2 týdnech svlékají do druhého vývojového stádia (30–40 mg), které začíná přijímat potravu a je samostatné (Kanta, 2007). Velikost raků říčních se na konci prvního roku života pohybuje okolo 15–23 mm, ve druhém roce 25–48 mm, ve třetím roce 50–70 mm a ve čtvrtém roce 60–80 mm (Abrahamsson, 1971). Dospělí samci a dospívající samice se zpravidla svlékají dvakrát ročně, samice v daném roce inkubující vajíčka pouze jednou (Skurdal a Qvenild, 1986).

5.1.2. Rak bahenní

Astacus leptodactylus

Narrow-clawed crayfish

„V Haliči a západním Rusku žije rak bahenní (Astacus leptodactylus), který moru nepodléhá tak snadno, jako náš A. Fl. Nobilis. Proto ho na mnoha místech osadili, ale nedočkali se na něm velkých radostí. Jest sice mnohem plodnější, ale má neúhledná, příliš štíhlá klepeta a tenký ocásek a málo chutné maso, tak že nesnese soutěž s naším rakem ušlechtilým, a kde tento je k dostání, neudrží se na trhu.“
A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

Popis druhu

Z pohledu zoologické nomenklatury je situace tohoto druhu doposud nevyjasněná – jako samostatné druhy bylo popsáno přes deset různých forem, často rozlišovaných ve východoevropské literatuře (např. Starobogatov, 1995), jež ale zatím nebyly obecně uznány astakologickou komunitou (Holdich a kol., 2006). Dnes je v podstatě jisté, že se jedná o druhový komplex, jehož systematika bude moci být vyjasněna až za použití genetických metod (více v kapitole 4). Rak bahenní je velký druh, u kterého mohou samci dosáhnout v ojedinělých případech celkové délky těla až 30 cm, běžně je to však pouze 15 cm. Dožívá se více než deseti let (Köksal, 1988; Holdich a kol., 2006).

Zbarvení raka bahenního (obr. 5.3.) je značně variabilní a je podstatně ovlivněno prostředím. Barva těla je nejčastěji olivově zelená až medově hnědá, může však kolísat od zelenohnědé do tmavohnědé. Znamé je také modré zbarvení.

Hlavohrud' je poměrně úzká, její tvar je vejčitý až hruškovitý. Boky a svrchní strana hlavohrudi jsou pokryty mnohými trnitými hrbolky, díky kterým je značně drsná. Nejvíce patrný je jeden pár prominentních trnů vyrůstající z hlavohrudi těsně za týlní brázdou. Z hlediska drsnosti krunyře se tak rak bahenní výrazně liší od ostatních evropských druhů a v tomto ohledu se tak podobá raku pruhovanému. Tloušťka krunyře, jenž nese u tohoto druhu dvě postorbitální lišty, je tenčí než je obvyklé u ostatních příslušníků této čeledi, což je během manipulace patrné i při mírném stisku prsty na jeho bocích. Rostrum je dlouhé s víceméně rovnoběžnými okraji opatřenými drobnými trny a je zakončeno výrazným a ostrým hrotem.

Klepeta raka bahenního jsou zpravidla značně dlouhá a úzká, což je patrné především u dospělých samců. V případě malých samců a samic jsou však tyto proporce méně patrné. Z horní strany jsou klepeta zbarvena podobně jako krunyř. Spodní strana klepet je obvykle světle žlutá a na svém povrchu méně hrbolkatá. Vnitřní hrany pevného i pohyblivého prstu klepeta jsou zpravidla rovné, nevykrojené a bez výraznějších hrbolků, čímž se odlišují od raka říčního. Morfologicky se jedná o nejvíce plastický původní evropský druh, což je patrné především u klepet a hlavohrudi (Skurdal a Taugbøl, 2002; Pöckl a kol., 2006; Kozák a kol., 2009).



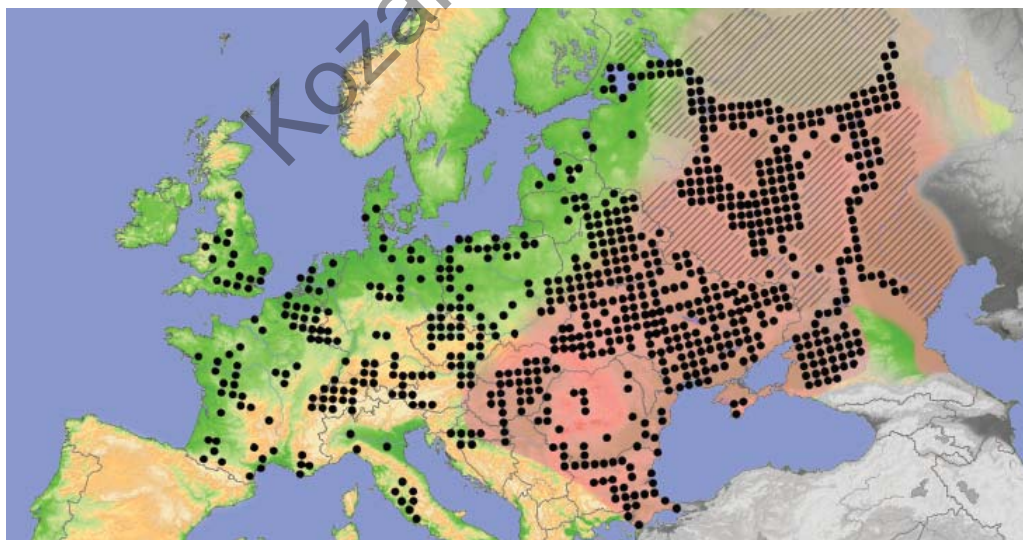
Obr. 5.3. Rak bahenní (*Astacus leptodactylus*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto M. Buřič a A. Kouba).

Rozšíření a popis biotopu

Rak bahenní je druhem pontokaspické oblasti. Původní areál rozšíření tohoto druhu tedy spadá do úmoří Černého, Azovského a Kaspického moře. Hlavním centrem výskytu byly a stále jsou východoevropské a blízkovýchodní populace. Jižní hranicí původního výskytu druhu jsou v evropské části Eurasie Řecko a Turecko. Západní hranici představuje povodí Dunaje, resp. linie západní Ukrajiny, jiho-východního Polska, Slovenska, východní části Rakouska, Chorvatska a Bosny a Hercegoviny. Tento druh byl dále introdukovan na západ a vyskytuje se prakticky v celé Evropě. V tomto jsou výjimkami např. jihozápadní Balkán, Pyrenejský poloostrov, Irsko a Skandinávie. V současné době je znám z 32 evropských teritorií (tab. 5.1., obr. 5.4.) (Pöckl a kol., 2006; Holdich a kol., 2006, 2009).

Rak bahenní byl vysazen na naše území v roce 1892, a to do rybníků na Loučeňsku, Mladoboleslavsku, Chlumecku a Blatensku (Štěpán, 1932–33; Lohninský, 1984). Dyk (1953) však zmiňuje, že se rak bahenní vyskytoval na našem území již před tímto vysazením, a to mezi Blatnou a Sedlicí. Obecně je přijímáno, že introdukovaní raci pocházeli z východní Haliče (historická oblast na pomezí Polska a Ukrajiny) z povodí řeky Dněstru. Odtud také dříve používaný název tohoto druhu – rak „polský“ nebo „haličský“. V současné době je jeho výskyt ostrůvkovitý a v rámci plošného mapování AOPK ČR byl zaznamenán na 38 lokalitách, především v okolí Nymburka, Brandýsa nad Labem, Loun, Blatné, Příbrami, Jindřichova Hradce, Moravských Budějovic, Mostu a Karviné. Vzhledem k tomu, že tato monitorovací akce byla zaměřena především na vodní toky, lze předpokládat, že skutečný počet lokalit tohoto druhu na našem území bude vyšší.

Ve svém původním areálu se rak bahenní obvykle vyskytuje v hlubších i mělkých jezerech, menších potocích i velkých řekách a v brakických vodách jejich ústí. Na našem území obvykle raky bahenní nalézáme v různých typech stojatých vod, jako jsou rybníky, zatopené lomy, důlní odkaliště a říční tůň. Rak bahenní je odolnější vůči organickému zatížení vody a nižším koncentracím rozpustěného kyslíku než rak říční a je dobře adaptovaný i na zvýšenou salinitu. Zároveň dobře snáší vyšší zabahnění stanoviště, a můžeme jej tak nalézt na lokalitách s nejrůznějším substrátem dna. (Horká, 2006; Chobot, 2006; Holdich a kol., 2006; Štambergová a Kučera, 2009).



Obr. 5.4. Distribuce raka bahenního (*Astacus leptodactylus*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km. Barevně je zvýrazněn předpokládaný původní areál. Druh je ve vyšrafované oblasti široce rozšířený, údaje o konkrétních populacích však chybí. Hranice původního areálu v severním Rusku jsou nejasné.

Životní cyklus

Samci i samice raka bahenního obvykle dosahují pohlavní dospělosti ve svém třetím, popř. čtvrtém roce života, při celkové délce těla od 75 do 85 mm (Skurdal a Taugbøl, 2002; Balík a kol., 2005). Nejmenší zralá samice odchycená ve Švýcarsku měla délku hlavohrudi pouze 34 mm a obdobně velká samička s vajíčky (celková délka 66 mm) byla pozorována v Polsku (Stucki, 1999; Holdich a kol., 2006). Načasování rozmnožování se v rámci Evropy liší. V našich podmínkách a u východoevropských populací dochází k páření v průběhu října a na začátku listopadu při 6–12 °C. Kladení vajíček se uskutečňuje o několik dnů až 6 týdnů později a líhnutí ráčat pozorujeme v květnu až červnu (Alekhnovich a Kulesh, 1996; Kovačeva, 1998; Kozák a kol., 2009). Ve Švýcarsku se například páření odehrává až ve druhé polovině prosince, kladení se uskutečňuje zpravidla do konce měsíce a ráčata se líhnou od konce května do poloviny června, kdy je teplota vody 17–19 °C (Stucki, 1999). V Turecku je pak páření nejčastěji pozorováno od poloviny prosince do poloviny ledna (4–5 °C) a inkubace trvá 4 až 5 měsíců. K líhnutí dochází na konci května a v červnu při teplotě 22–24 °C (Balík a kol., 2005). Jsou však popsány i případy, kdy na Ukrajině docházelo k páření až v únoru či březnu (Skurdal a Taugbøl, 2002; Holdich a kol., 2006). Obvyklá pleopodální plodnost tohoto druhu je na úrovni 200 až 400 vajíček. Například Harlioğlu a kol. (2004) popisuje průměrnou pleopodální plodnost 306 vajíček u samic s délkou hlavohrudi 47–76 mm, kdy největší plodnosti dosahovala samice s hlavohrudí měřící 72 mm, která měla 588 vajíček, a Balík a kol. (2005) udává průměrnou plodnost samic raka bahenního z tureckého jezera Eğirdir na úrovni 209 vajíček při značné variabilitě mezi samicemi (rozmězí 1 až 570 vajíček). Existují však i záznamy o samicích s plodností 700 až 800 vajíček (Köksal, 1988; Skurdal a Taugbøl, 2002). Početní zastoupení takto velkých samic však není v populacích nikdy vysoké a Hubenová a kol. (2002) proto považují za rozhodující reprodukční potenciál populace samice o velikosti 99–112 mm (20–50 g) s průměrnou plodností 206–296 vajíček. Velikost vajíček je 2,2–3,3 mm s průměrem 2,7 mm (Alekhnovich a Kulesh, 1996; Stucki, 1999). Vajíčka o průměrné velikosti 2,8 a 3,0 mm dosahují hmotnosti 12,4 a 13,6 mg (Vasileva a kol., 2006). Vylíhlá ráčata obvykle váží 19–23 mg a v závislosti na teplotě se po 5 až 15 dnech svlékají do druhého vývojového stádia (cca 30–40 mg) (Kanta, 2007). Rak bahenní je poměrně rychle rostoucí druh a jeho velikost na konci prvního roku života se v závislosti na lokalitě obvykle pohybuje od 35 do 75 mm. Ve třetím roce života dosahují zpravidla celkové délky těla 85–110 mm.

5.1.3. *Astacus pachypus*

Thick-clawed crayfish

Popis druhu

Astacus pachypus (obr. 5.5.) obvykle dorůstá celkové délky těla 10–12 cm a při porovnání s rakem říčním nebo bahenním je tedy menším příslušníkem rodu *Astacus*. Pozice tohoto druhu však není z taxonomického hlediska doposud přesně určena a oproti západoevropskému pojetí jej východoevropští autoři zařazují různě. Například Starobogatov (1995) ve své poslední studii navrhuje jeho vyčlenění do samostatného rodu *Caspiastacus*. O biologii tohoto druhu jsou dostupné pouze kusé informace. Lze však předpokládat, že se stejně jako rak bahenní dožívá více než deseti let (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).

Jedná se o jednoho z nejvybarvenějších raků čeledi Astacidae. Ačkoliv ve zbarvení obvykle dominuje tmavě hnědá, horní část hlavohrudi a zadečku bývá narůžovělá, našedlá či zelenohnědá, někdy s okrsky nafialovělých odstínů. V období páření jsou u obou pohlaví patrné sytě červené skvrny na povrchu krunýře.

Hlavohrud je relativně hladká a svým povrchem připomíná raka říčního. Dobře patrné jsou dva páry postorbitálních lišt. První pár bývá často výrazněji vyvinut a je zakončen trnem. Rostrum má podobný

tvár jako u raka bahenního. Je typické víceméně rovnoběžnými okraji s drobnými trny a je mírně zahnuté vzhůru. Klepeta jsou kuželovitá se zakulacenými okraji, jemně hrbkatá a nesou relativně krátké prsty. Výrůstky na klepetech a klouby kráčivých nohou jsou v době páření oranžové až ohnivě červené. Na spodní straně jsou klepeta obvykle žlutá, na svém okraji ale často přecházejí v obdobné zbarvení jako okraje kloubů ostatních kráčivých nohou, které může být až intenzivně červené. Ventrální strana vlastního těla je světlejší než spodní strana klepet. Na rozdíl od naprosté většiny ostatních račích druhů je zbarvení tohoto raka typické a dosti výrazné, a proto je jedním ze základních znaků využívaných při druhové determinaci. Především u samců mohou dosahovat klepeta značných rozměrů a jsou popsány případy, kdy délka klepet představuje 60–70 % celkové délky těla, resp. až 54 % celkové hmotnosti raka. Od tohoto výrazného znaku je také odvozen i jeho anglický název (thick = silný, tlustý) (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).



Obr. 5.5. Rak *Astacus pachypus* ve svém přirozeném prostředí (foto V. B. Ushivtsev).

Rozšíření a popis biotopu

Astacus pachypus je pravděpodobně nejméně rozšířeným původním druhem raka evropského kontinentu (tab. 5.1., obr. 5.6.), pokud ovšem pomineme možné doposud nepopsané kryptické druhy omezené na drobná povodí (viz podkapitola 4.3.). Ačkoliv jsou informace o jeho aktuálním současném

rozšíření velice špatně dostupné, jsou známy jeho černomořské a azovské populace z pobřeží Ukrajiny a Ruska. Zároveň proniká daleko proti proudu vlévajících se řek (např. Dněpr a Don). V osmdesátých letech však v řece Don kvůli silnému znečištění prakticky vymizel. Z území Gruzie nebyl jeho výskyt nahlášen a v případě Bulharska se jedná o doposud neověřenou zprávu (Holdich, 2002). Populace v Kaspickém moři byly hlášeny z pobřežních vod Ázerbájdžánu, Ruska, Kazachstánu a Turkmenistánu. Populace v západní části Kaspického moře byly pravděpodobně značně zdecimovány znečištěním souvisejícím s těžbou ropy a jejím transportem. Nejsilnější výskyt je doposud znám z pobřeží a volné vody východní části tohoto jezera, na kterém jsou některé populace doposud loveny (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Gherardi a Souty-Grosset, 2010; Schletterer, os. sděl., 2012).

Tento druh se vyskytuje ve sladké i brakické vodě (salinita Kaspického moře je 12–14 ‰). Jedná se o stenobiontní chladnomilný druh, který se vyhýbá mělkým vodám, které se mohou prohřívat na více než 22–26 °C a u nichž lze předpokládat rychlé změny teploty. Žije v hloubkách od 5 do 50 metrů, ale může se vyskytovat až ve sto metrech. Obvykle jej však můžeme nalézt v hloubce do deseti metrů při teplotě vody 8–21 °C. Je citlivý na obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě (preferuje saturaci vyšší než 85 %) a 30% nasycení je pro něj již letální. Obývá širokou škálu substrátů a na rozdíl od raka bahenního silně preferuje kamenitý podklad porostlý vodní vegetací (ruduchy, „mořské trávy“ rodu *Zostera* sp.) a s dostatkem potravy, již jsou v brakické vodě zejména svijonožci, mliži, mnohoštětinatí červi apod. Zastoupení takovýchto habitatů značně vzrostlo po regulaci Volhy, které vedlo ke zvýšení hladiny Kaspického moře a souvisejícím zaplavením přilehlých strmých břehů. To mělo na některých lokalitách za následek až šestinásobný pokles populací raka bahenního a patnáctinásobný nárůst početnosti *A. pachypus*. Nárůst početnosti *A. pachypus* je také dáván do souvislosti s úbytkem predátorů, především jeseterů a tuleňů kaspických (Sokolsky a kol., 1999; Füderer a kol., 2006; Holdich a kol., 2006). U populace v Kaspickém moři bývá také zmiňováno pravidelné kolísání početnosti populace mezi 1,5 a 14 miliony a to každé tři roky (Cherkashina, 1999). O černomořské populaci je v tomto ohledu, ale i obecně, známo podstatně méně.



Obr. 5.6. Distribuce raka *Astacus pachypus*. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km. Barevně je zvýrazněn předpokládaný původní areál. Status populací na Donu (původní/vysazené) je nejasný.

Životní cyklus

Raci tohoto druhu dosahují pohlavní dospělosti ve třetím roce života. Z pohledu úspěšného rozmnožování je za minimální velikost samic považována celková délka těla 55 mm. Není tedy překvapivé, že pouze 16 % samic o celkové délce těla 51–60 mm nese snůšku vajíček, avšak samice větší kohorty (61–70 mm) mají vajíčka ve více než 92 % případů. K páření dochází od listopadu do prosince při teplotě vody 8–12 °C. Období páření se však může u některých populací protáhnout až do března či počátku dubna. Ke kladení vajíček dochází v průběhu března či dubna (při teplotě vody 8–14 °C). Toto období se ale může značně lišit a při teplých zimách byly v Donu pozorovány samice s vajíčky již v prosinci. Termín líhnutí úzce souvisí s teplotou vody. Samice s vajíčky preferují v jarním období mělčí (0,5–1 m hluboké) prohřáté vody a k masovému líhnutí zpravidla dochází při teplotě 19–21 °C. Plodnost druhu se výrazně liší mezi populacemi a úzce souvisí s velikostí samic. V případě Kaspického moře, řeky Don a Dněpersko-bužské vodní cesty byly pozorovány průměrné ovariální plodnosti 70, 110 a 239 vajíček. Pleopodální plodnost pak byla na úrovni 27, 50 a 30 vajíček, resp. 15, 27 a 20 ráčat v prvním vývojovém stádiu. Vylíhlá ráčata mají délku okolo 11 mm a hmotnost asi 26 mg. Jsou pestře vybarvená, hlavohrud a klepeta jsou červená a kráčivé nohy mají citronově žluté zbarvení. Na konci první vegetační sezóny dosahují celkové délky 38 mm a hmotnosti 3,2 g. Dospělí samci se poprvé svlékají na přelomu května a června při teplotě vody 18–20 °C. Druhá vlna svlékání samců a první svlékání samic se odehrává na přelomu června a července (19–21 °C). Změny v načasování svlékání, páření a líhnutí způsobené meziročními rozdíly v průběhu teplot mohou být až tři týdny. Je uváděno, že *A. pachypus* se zřejmě kříží s rakem bahenním. Tato skutečnost však nebyla prozatím exaktně potvrzena (Cherkashina, 1999; Holdich a kol., 2006).

5.1.4. Rak kamenáč

Austropotamobius torrentium

Stone crayfish

„Se strany zoologického oddělení vídeňského musea sleduje se věc s interessem, aby zjištěno bylo, ve kterých krajinách mocnářství rakouského rak skalní se vyskytuje, vůbec jak jest v Rakousku rozšířen.“

K. Polák, Vesmír, 1886

Popis druhu

U raka kamenáče (obr. 5.7.) jsou v současné době nejčastěji zmiňovány tři poddruhy – *dalmatinus*, *danubicus* a *macedonicus*. Genetická struktura populací tohoto druhu je ale složitější a tyto poddruhy zjevně nejsou monofyletické, tj. sdílející každý jednoho společného předka (viz podkapitola 4.7.). Molekulární studie (např. Trontelj a kol., 2005) také naznačují, že některé evoluční linie blízké raku kamenáči jsou natolik divergentní, že si možná zaslouží status odlišného druhu (viz podkapitola 4.3.).

Dospělí samci mohou dosahovat hmotnosti 55 g a celkové délky těla 12 cm. Obvyklá horní hranice vzrůstu samců je však zpravidla 8–10 cm. Samice jsou ještě menší (celková délka těla 6–9 cm). Z tohoto důvodu je tento druh také označován za nejmenšího a nejpomaleji rostoucího evropského raka. Prokazatelně se dožívá více než 10 let.

Zbarvení svrchní části těla raka kamenáče je dosti proměnlivé a může nabývat různých odstínů hnědé, olivově zelené nebo béžové, ojediněle až oranžové. Spodní strana těla je světlejší. Hlavohrud je jemně zrnitá, bez výraznějších trnů či výčnělků a to i na bocích za týlní brázdou. Tento druh je mimo jiné charakteristický pouze jedním párem postorbitálních lišt a pilovitým vzhledem ventrálního okraje antenální šupiny (*scaphoceritu*) (viz Štambergová a kol., 2009). Posledně jmenovaný znak však bývá velmi variabilní co do počtu i velikosti výběžků a u některých jedinců je antenální šupina hladká (Kozák, nepublikováno). Rostrum je krátké a obvykle tupé, se špičkou připomínající rovnostranný trojúhelník.



Obr. 5.7. Rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto M. Buřič a A. Kouba).

Vnější okraje rostra jsou hladké. Klepeta jsou robustní a v porovnání s tělem dosti velká, u samic menší než u samců. Především u dobře vyvinutých dospělých samců jsou na svrchní straně silně hrbolkatá s velkými zuby na vnitřní straně obou prstů. Na nepohyblivém prstu bývají dominantní především dva zuby, mezi nimiž je mělká prohlubeň. Barva spodní strany klepet je nejčastěji béžová, narůžovělá nebo lehce oranžová (nikdy ne červená nebo špinavě hnědá). Kloub klepet je obvykle světle červený (Laurent 1988; Magiure a kol., 2002; Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Maguire a Klobučar, 2011).

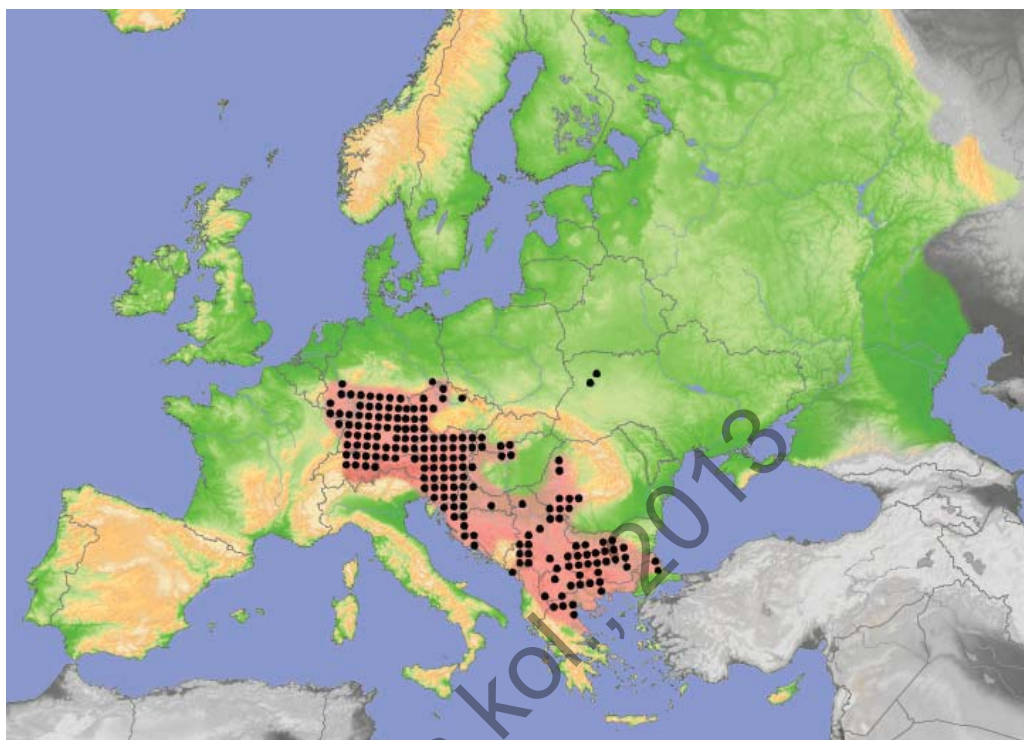
Rozšíření a popis biotopu

Tento původní druh raka je v současné době znám ze zemí střední a jihovýchodní Evropy. Severní hranice rozšíření prochází Českem a Německem (nejseverněji položená populace byla nedávno objevena v Sasku nedaleko Drážďan; Martin a kol., 2008). Na jihovýchodě je jeho areál ohraničen Rumunskem, Bulharskem, Řeckem a evropskou částí Turecka (Harlioğlu a Güner, 2007; Perdikaris a kol., 2007), na západě pak Lucemburskem (Holdich a kol., 2006, 2009). Centrem genetické diverzity tohoto druhu jsou populace na jihu Balkánského poloostrova a na základě dosavadních studií můžeme do budoucna počítat s jeho označením za druhový komplex (Trontelj a kol., 2005; podkapitoly 4.3. a 4.7.). V současné době je znám z 20 evropských teritorií (tab. 5.1., obr. 5.8.) (Holdich a kol., 2009).

Rak kamenáč byl ještě donedávna považován v České republice za druh na hranici naprostého vymizení a jeho výskyt byl potvrzen pouze na čtyřech lokalitách (Polícar a Kozák, 2000; Ďuriš a kol., 2001; Kozák a kol., 2002). V průběhu posledního desetiletí však byly nalezeny další populace (Fischer a kol., 2004; Chobot, 2006) a v současnosti je u nás rak kamenáč znám ze 45 lokalit (Štambergová a kol., 2009). I tak však zůstává naším nejvzácnějším původním druhem raka s centrem výskytu ve středních a západních Čechách, a to v povodích řek Úslavy, Úhlavy, Radbuzy, Střely, Klabavy, Berounky a Zubříny. Omezený výskyt je též hlášen z území CHKO České středohoří, z Podkrkonoší a Domažlicka. S výjimkou populace v Lučním potoce v Podkrkonoší, zjevně introdukované člověkem, jsou české populace raků kamenáčů geneticky poměrně uniformní (podkapitola 4.8.).

Rak kamenáč obývá potoky a malé řeky v horských a podhorských oblastech, jejichž dno je tvořeno hrubým kamenitým substrátem, v němž nalézá dostatek úkrytů. Bahnitým sedimentům se vyhýbá. Příležitostně si buduje i jednoduché nory v jílovitých březích. Vyhovují mu přirozeně meandrující potoky s proměnlivou hloubkou a šířkou toku. Šířka osídlených toků je zpravidla menší než 10 m a nacházejí se v nadmořské výšce do 800 m. V Černé Hoře je však například známa populace z řeky Lim, která má šířku 40 m a v Bulharsku byla popsána populace v nadmořské výšce 1 700 m. V podmínkách ČR se pak jedná o toky o šířce 40 cm až 8 m v nadmořské výšce od 360 do 630 m. Raci kamenáči dobře snášejí vyšší rychlost proudu, místům s rychlostí nad 25 cm s⁻¹ se však vyhýbají. Za optimum jsou považovány hodnoty do 5 cm s⁻¹. Za vhodnou letní teplotu vody je považováno 14 až 18 °C. Při dostatečné saturaci vody kyslíkem to ale může být i více než 20 °C, teplota 23 °C je však považována za limitní. Okolí toků je zpravidla tvořeno smíšeným či listnatým lesem nebo doprovodným pásem keřů a vrb (olše, vrby, někde též jilmy). Může se jednat rovněž o toky v blízkosti extenzivně obhospodařovaných luk. Ve stojatých vodách a nižších partiích vodních toků se vyskytuje pouze výjimečně. Zanášení toků a v nich dostupných úkrytů v důsledku intenzivní nebo nevhodné hospodářské činnosti má na výskyt tohoto druhu podstatný negativní vliv (Bohl, 1988; Renz a Breithaupt, 2000; Fischer a kol., 2004; Pöckl a Streissl, 2005; Füreder a kol., 2006, 2010; Holdich a kol., 2006; Vlach a kol., 2009; Weinländer a Füreder, 2010).

Kyslíkové nároky tohoto druhu jsou vyšší než u raka říčního, přesto však na některých lokalitách dokáže odolávat poměrně značnému organickému znečištění vody a zabahnění. Jeho bioindikační potenciál je tedy nižší, nežli bylo dříve předpokládáno. Především díky svému výskytu v horních partiích toků s obecně lepší kvalitou vody však zaznamenáváme tento druh na lokalitách s nižším organickým zatížením, obsahem amonných iontů, dusitanů, detergentů a dalších znečišťujících látek (Demers a kol., 2006; Svobodová a kol., 2008, 2009; Pârvolescu a kol., 2011).



Obr. 5.8. Distribuce raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 x 50 km. Barevně je zvýrazněn předpokládaný původní areál.

Životní cyklus

Samci a samice raka kamenáče pohlavně dospívají zpravidla ve 3 letech, v případě chladných a málo úživných lokalit se však může jednat o 4 až 5 let. Samice dosahují pohlavní dospělosti při celkové délce těla 59–65 mm, resp. délce hlavohrudi 29 až 32 mm (Streissl a Hodl, 2002). Může to však být i méně (celková délka těla 54 mm, Maguire a kol., 2005, resp. délka hlavohrudi 23–26 mm, Stucki, 2002). Jako nejmenší uváděná velikost pohlavně zralé samice je zmiňován exemplář s celkovou délkou těla pouhých 46,1 mm (Füreder a kol., 2010). K páření dochází u raka kamenáče na podzim, obvykle v říjnu a listopadu. Samice zpravidla kladou 40–70 vajíček, může jich však být i více než 100 (Huber a Schubart, 2005; Holdich a kol., 2006). Nejvíce je uváděno 125 vajíček v jedné snůšce (Hubenova a kol., 2010). Počet vajíček ve snůšce je do jisté míry určen velikostí samice, ale liší se i mezi jednotlivými populacemi, což je mimo jiné dáno různou úživností a teplotou vody na lokalitách (Maguire a kol., 2010). V porovnání s ostatními druhy raků má tento rak poměrně málo vajíček. To je způsobeno nejen malou velikostí druhu samotného, ale i skutečností, že jeho vajíčka jsou poměrně velká, zpravidla v rozmezí 2,4–3,4 mm (Maguire a kol., 2005). V závislosti na geografické poloze lokality dochází k líhnutí od května do poloviny července. Vylíhlá ráčata váží přibližně 20 mg a asi po týdnu se svlékají do druhého vývojového stádia (hmotnost okolo 30 mg), které je samostatné a začíná přijímat potravu. Ráčata raka kamenáče vykazují během prvního roku života v porovnatelných podmínkách obdobnou rychlost růstu jako rak říční, v dalších letech však začínají v růstu zaostávat (Holdich a kol., 2006; Kanta, 2007).

Popis druhu

Především díky molekulárním metodám je dnes rak bělonohý běžně označován za druhový komplex tvořený dvěma druhy (*A. pallipes* a *A. italicus*) (Fratini a kol., 2005; Pedraza-Lara a kol., 2010; Stefani a kol., 2011). Tato problematika se však stále vyvíjí a nejnovější studie oddělování obou linií jako samostatných druhů zpochybňuje (Chiesa a kol., 2011; viz podkapitola 4.7.), a proto budeme v rámci této kapitoly popisovat pouze obecné charakteristiky odpovídající zmíněnému druhovému komplexu jako celku. Rak bělonohý je po raku kamenáči druhým nejmenším a nejpomaleji rostoucím evropským druhem, jehož samci mohou dosahovat velikosti až 12 cm, zpravidla jsou však menší. Největší zdokumentovaný samec měl celkovou délku těla 13,5 cm (Carl, 1920 ex Laurent, 1988). Samice dosahují menších rozměrů a příslušníci tohoto druhu se dožívají více než deseti let.

Rak bělonohý (obr. 5.9.) je zbarven zpravidla hnědě až olivově hnědě, může však být i výrazně tmavý či světlý (šedobílý nebo béžový). Jsou známi i jedinci s modrým zbarvením. Hlavo hrud' tohoto druhu je hladká, na hlavové části zcela bez trnů. Je přítomen jeden pár postorbitalních lišt. Někdy lze pozorovat i druhý pár, ten je ale obvykle jen velice slabě vyvinutý. Na hrudi (za týlní brázdou) je proměnlivý počet drobných trnů (u *A. pallipes* bývá uváděn jejich vyšší počet než u *A. italicus*). Jeden pár těchto trnů je však vždy silně vyvinut a při pohmatu je snadno zjititelný. Tento ostrý trn je mimo jiné dobrým determinacním znakem pro odlišení tohoto druhu od raka kamenáče, stejně jako ventrální okraj antenálních šupin, který je u raka bělonohého hladký. Rostrum je po stranách hladké a u báze široké, zužující se do více či méně ostré špičky (v tomto znaku se jednotlivé populace často dosti liší). Klepeta jsou relativně robustní, na svrchní straně slabě granulovaná. Spodní strana klepet je nejčastěji špinavě bílá (odtud jeho anglický název), ale může být i růžová, modrá či dokonce oranžová. Nikdy však není červená ani nemá totožné zbarvení jako spodní strana těla. Ostatní končetiny bývají v porovnání s tělem světlejší (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).

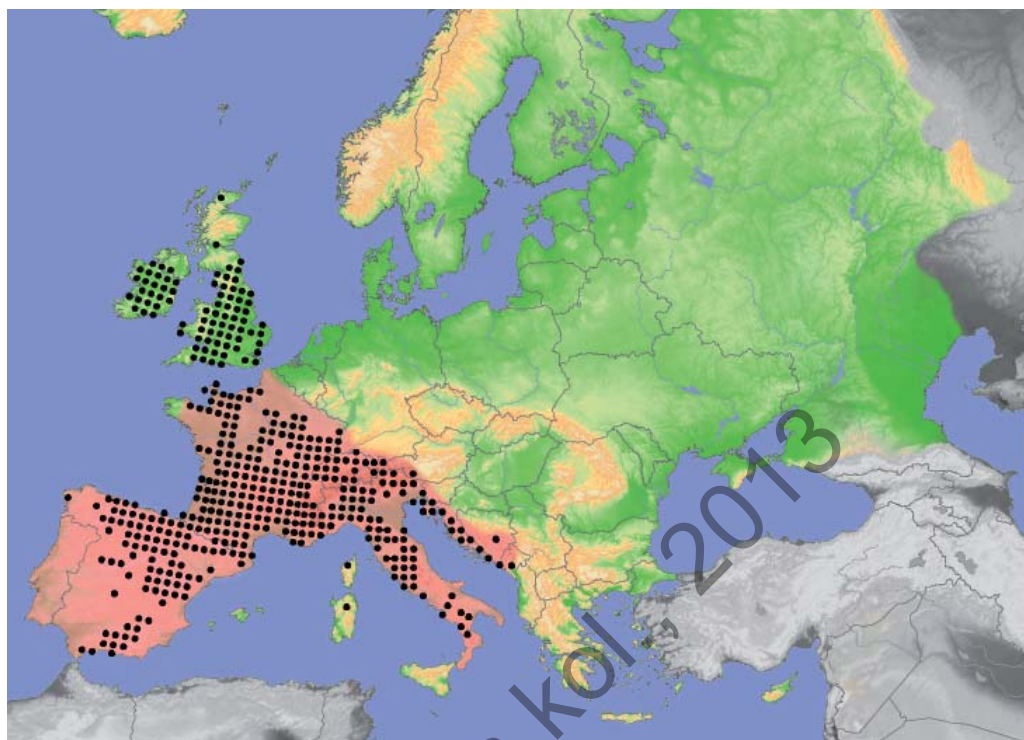


Obr. 5.9. Rak bělonohý (*Austropotamobius pallipes*) ve svém přirozeném prostředí (foto G. Radi).

Rozšíření a popis biotopu

Rak bělonohý je dnes znám ze 17 evropských teritorií (tab. 5.1., obr. 5.10.) (Holdich a kol., 2006, 2009) a vyskytuje se v podstatné části západní a jižní Evropy. Vzhledem k tomu, že dřívější výskyt tohoto druhu v Portugalsku nebyl již po řadu let potvrzen, je za západní hranici jeho současného rozšíření považováno Španělsko. Na severu je to Skotsko a na východě Černá Hora. Je však nutné si uvědomit, že v podstatné míře se jedná o introdukce provedené člověkem. Tyto introdukce lze považovat za potvrzené v případě Sardinie, Korsiky, Lichtenštejnska a Skotska, obdobná situace se předpokládá u Rakouska, Walesu a Irska (Holdich a kol., 2006). V případě irských populací ukazují genetická data na jejich původ v západní Francii (Grandjean a kol., 1997; Gouin a kol., 2003), ale i u anglických populací je jejich původnost stále předmětem diskuze. U španělských populací se na základě některých genetických dat předpokládala jejich introdukce ze severozápadní Itálie (Grandjean a kol., 2002; Trontelj a kol., 2005), ale úvahy o původnosti raka bělonohého na Pyrenejském poloostrově zůstávají stále živé. Několik novějších prací pak přineslo výsledky naznačující, že španělská povodí byla kolonizována tímto druhem přirozeně (Beroiz a kol., 2008; Diéguez-Urbeondo a kol., 2008; Pedraza-Lara a kol., 2010; Matallanas a kol., 2011; viz též podkapitola 4.7.), což je zohledněno i na obr. 5.10.

Rak bělonohý obývá na rozdíl od raka kamenáče podstatně širší spektrum habitatů, a to od rychle proudících potoků a říček po pomalu tekoucí řeky a kanály. Vcelku běžně se také vyskytuje ve stojatých vodách, jako jsou jezera, rybníky či zatopené lomy. Můžeme jej proto nalézt od nížinných toků až po horská jezera Alp v nadmořské výšce okolo 1 400 m. Nejvýše položená lokalita je známa ze Španělska a nalézá se v 1 520 m n. m. (Alonso a kol., 2000). Preferuje toky s dostatkem úkrytů, které jsou obvykle tvořeny kamenitým substrátem, kořeny stromů a keřů a zbytky rostlinného materiálu (Smith a kol., 1996; Füreder a kol., 2006). Nedostatek úkrytů a určité zabahnění lokality však dokáže tolerovat. V těchto případech pak bývá pozorována snaha o vyhrabání vlastních nor s tím, že bahnitě sedimenty často využívá jako místo pro sber potravy, již je makrozoobentos i rozkládající se rostlinná hmota (Peay a kol., 2006; Clavero a kol., 2009). Vůči mnohým fyzikálněchemickým parametrům prostředí je tento druh dosti tolerantní (Trouilhé a kol., 2007). Z pohledu teploty jej nalézáme v chladných britských řekách, jejichž letní teplota nepřesahuje 10 °C, stejně jako v potocích ve Španělsku, kde mohou teploty dosahovat hodnot okolo 24 °C (Alonso a kol., 2000; Füreder a kol., 2006). Nízký obsah rozpuštěného kyslíku snáší stejně jako rak kamenáč lépe, než se dříve předpokládalo, a jeho bioindikační potenciál je tedy v tomto ohledu poněkud nižší (Grandjean a kol., 1996; Demers a kol., 2006). Zároveň je relativně tolerantní vůči eutrofizaci, nízkému pH (je znám z lokalit s rašelinistní vodou; Füreder a Reynolds, 2003), a ačkoliv se obvykle vyskytuje pouze ve sladké vodě, dokáže se přizpůsobit měnící se salinitě prostředí (Holdich a kol., 1997). Silné organické znečištění, které má za následek dlouhodobý pokles obsahu kyslíku ve vodě, stejně jako havarijní stavy spojené s akutními kyslíkovými deficity (úniky močůvky, kejdy apod.) jsou pro jeho výskyt limitující. Často bývá zmiňována informace o vysoké senzitivitě tohoto druhu vůči pesticidům (např. Füreder a kol., 2006). Tato skutečnost však byla potvrzena pouze u některých látek.



Obr. 5.10. Distribuce raka bělonohého (*Austropanorpa pallipes*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50×50 km. Barevně je zvýrazněn předpokládaný původní areál. Původnost tohoto druhu v Anglii a na Pyrenejském poloostrově je diskutována. Nejnovější genetické práce na populacích ze Španělska se spíše přiklánějí k tomu, že rak bělonohý zde původním druhem byl a to je zohledněno i ve znázornění původního areálu druhu.

Životní cyklus

Za optimálních podmínek je u nejrychleji rostoucích jedinců tohoto druhu (zpravidla samců) dosaženo pohlavní dospělosti již ve druhém roce života. Obvykle je to ale ve třech až čtyřech letech při celkové délce těla mezi 40 a 55 mm. Na velmi chladných lokalitách je to ale podstatně déle (5–6 let) (Laurent, 1988; Holdich a kol., 2006). Páření je stejně jako u ostatních evropských druhů vázáno na podzimní období (říjen až listopad) a je stimulováno především poklesem teploty vody pod 10°C a zkrácením světelné délky dne. Obvykle do dvou týdnů od páření kladou samice 50 až 200 vajíček, jejichž počet se v průběhu inkubace kvůli ztrátám postupně snižuje. Plodnost samic roste s jejich velikostí, nejstarší a největší samice však na druhou stranu mívají vajíček poměrně málo (Brewis a Bowler, 1985; Woodlock a Reynolds, 1988; Reynolds a kol., 1992; Reynolds, 1998; Grandjean a kol., 2000). Doba líhnutí ráčat je značně proměnlivá a je dána místními teplotními podmínkami. Období líhnutí pozorujeme od konce března do konce května v teplejších zeměpisných oblastech, u severně položených lokalit a ve vyšších nadmořských výškách to může být až začátkem srpna. V průběhu prvního vegetačního období se ráčata při vhodných podmínkách dokáží 7–8krát svléknout. Délka tohoto období se však mezi jednotlivými evropskými populacemi značně liší, a to od 3 do 6,5 měsíců. Dospělí samci se svlékají zpravidla dvakrát, samice pouze jednou ročně (Holdich a kol., 2006).

5.2. NEPŮVODNÍ RACI S VÝSKYTEM V EVROPĚ

Na evropský kontinent bohužel byly a stále jsou vysazovány další nepůvodní druhy raků. Důvodem jejich introdukce bylo především jejich hospodářské využití. V posledních letech se ale zpravidla jedná o úniky, resp. úmyslné vypuštění jedinců z akvarijních chovů. Právě akvarijní chovy a s nimi související jednoduchá dostupnost mnoha nepůvodních raků v běžných i internetových obchodech představuje obrovské nebezpečí, které vyplývá z faktické nemožnosti efektivní kontroly těchto aktivit (za zmínku stojí například dostupnost 123 nepůvodních druhů raků na německém trhu; Chucholl, 2012a). Někteří nezodpovědní chovatelé se dokonce nezděraňují vysadit do volné přírody své přerostlé či přemnožené „miláčky“.

Před rokem 1975 byly do Evropy vysazeny „pouze“ tři nepůvodní druhy raků (rak signální, rak červený a rak pruhovaný) za účelem komerčního chovu nebo vysazování do přírody na místa, kde račí populace zanikly v důsledku račího moru. Tyto druhy bývají v literatuře označovány jako „Old NICS“ (*old non-indigenous crayfish species*), tj. „staré“ nepůvodní druhy raků. Všechny tři se v minulých letech po Evropě značně rozšířily a měly za následek nejen vyhynutí tisíců populací původních raků, ale v mnoha případech i zjevné a značně devastující dopady na nově osídlené ekosystémy. Po roce 1980 navíc můžeme pozorovat značný nárůst počtu dalších nepůvodních raků (tzv. „New NICS“, tj. „nových“ nepůvodních druhů), jejichž výskyt ve volné přírodě velice úzce souvisí právě s akvarijními chovy. Evropské areály rozšíření těchto druhů jsou prozatím relativně malé, výhledově však můžeme přinejmenším u některých z nich očekávat rychlou expanzi.

Celkově se tedy můžeme ve volných vodách Evropy setkat nejméně s deseti nepůvodními raky. Většinou se jedná o severoamerické druhy potenciálně přenášející račí mor (více o problematice račího moru je uvedeno v podkapitole 9.3.). Konkrétně jde o raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*), čtyři zástupce rodu *Procambarus* (nejrozšířenějším druhem je rak červený, *P. clarkii*) a čtyři představitele rodu *Orconectes* (nejběžnějším z nich je rak pruhovaný, *O. limosus*). Dva druhy pak náleží k australskému rodu *Cherax*. Jsou jimi *C. destructor* a *C. quadricarinatus* (Holdich a kol., 2009; Filipová a kol., 2011a; Jaklič a Vrezec, 2011). Na závěr kapitoly je uveden také *C. cainii*, a to především pro svůj význam v akvakultuře, ale i reálnou možnost, že bude jeho výskyt v evropských vodách v budoucnosti popsán.

Sekce nepůvodních evropských raků je oproti výše uvedené části doplněna o nejdůležitější ekologické aspekty, které souvisejí s introdukcí těchto druhů a z nich potencionálně plynoucí problémy pro původní raky, resp. dotčené ekosystémy.

5.2.1. Rak signální

Pacifastacus leniusculus

Signal crayfish

Popis druhu

Raka signálního (obr. 5.11.) řadíme mezi větší druhy raků. Celková délka těla samic bývá zpravidla do 12 cm, samci jsou větší s velikostí do 16 cm. Jen výjimečně se můžeme setkat i s většími jedinci. Horní hranice hmotnosti se nachází v rozmezí mezi 200 a 250 g. Je odhadováno, že se rak signální dožívá více než 20 let.

Horní strana těla může být zbarvena od světle hnědé přes červenohnědou až k tmavě hnědé. Setkat se můžeme i s modrým zbarvením. Povrch mohutné hlavohruď je hladký, na bocích bez trnů. Přítomny jsou dva páry postorbitálních lišt. Rostrum je středně dlouhé s hladkými víceméně rovnoběžnými okraji. Klepeta jsou na svém povrchu hladká, především u samců značně mohutná. Na vnitřní straně nepohyblivého prstu klepeta jsou dva vzdálené výrůstky, mezi nimiž se nachází mělká prohlubeň. Druhově specifická je přítomnost bílé až tyrkysové modré skvrny na kloubu svrchní strany klepet. Spodní strana klepet je sytě červená (obdobné zbarvení se vyskytuje i u raka říčního a raka červeného). Nikdy není bílá, béžová, růžová nebo nažloutlá (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006).



Obr. 5.11. Rak signální (*Pacifastacus leniusculus*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto M. Buřič a A. Kouba).

Rozšíření a popis biotopu

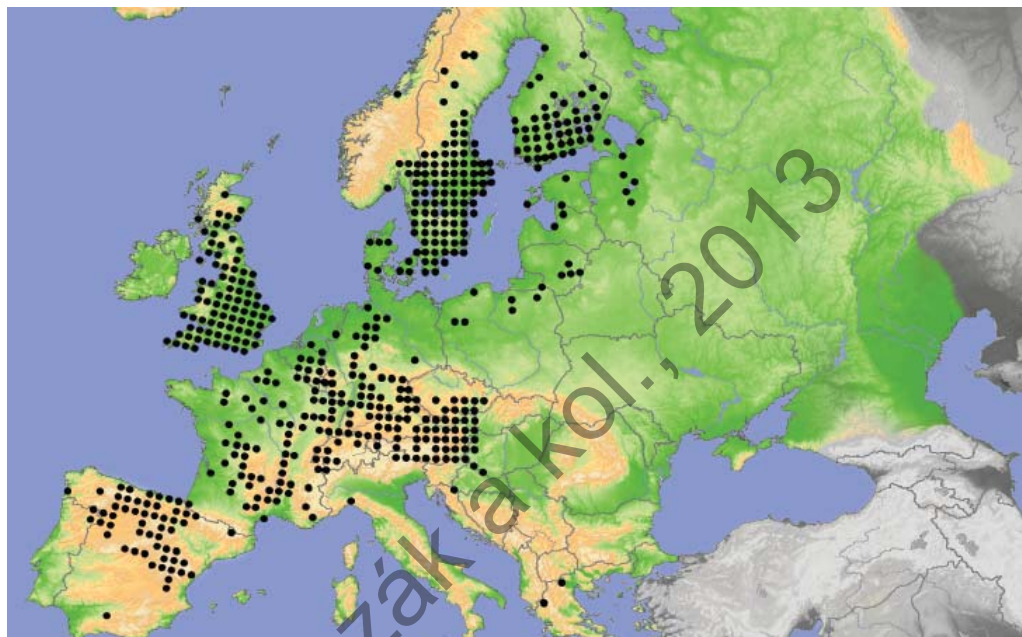
Rak signální je severoamerický druh mající původní areál výskytu mezi Tichým oceánem a Skalistými horami (státy Idaho, Oregon, Washington a Britská Kolumbie) (Taylor a kol., 2007). U tohoto druhu bývají zmiňovány tři poddruhy (*P. l. leniusculus*, *P. l. klamathensis* a *P. l. trowbridgii*), poslední studie však naznačují, že se jedná o samostatné druhy (Sonntag, 2006; Schuster a kol., 2010) a že v rámci druhu existují i další kryptické linie (Filipová a kol., nepublikováno). Nejinvazivnější (pod)druh, *P. l. leniusculus*, byl však dále introdukován do Kalifornie, Nevady a Utahu, kde vytlačuje řadu původních raků. Mezi léty 1926 a 1930 byl rovněž introdukován do Japonska za účelem komerčního využití. Rychle se však rozšířil v místních řekách a jezerech a vytlačil mnoho populací původního druhu raka *Cambaroides japonicus* (Kawai a kol., 2002; Usio a kol., 2007). Skutečnost, že by úbytek těchto populací mohl být připsán také na vrub zavlečení račího moru, nebyla přímo potvrzena (Hatai, os. sděl., 2011). Rak signální je ale široce rozšířen především v Evropě, kde je jednoznačně prokázáno, že je přenašečem račího moru a je tedy významným ohrožením pro původní raky (Lilley a kol., 1997; Diéguez-Urbeondo a Söderhäll, 1999; Kozubíková a kol., 2010).

Poprvé byl rak signální do Evropy dovezen v roce 1959. Tito raci pocházeli z Kalifornie (Natoma Lake, American River a Sacramento River) a jednalo se o dovoz pouze omezeného počtu jedinců (přibližně 60) do Švédska (Svärdson, 1995). Protože byl tento druh shledán svými ekologickými a gastronomickými charakteristikami porovnatelný s rakem říčním, jehož populace byly v této zemi od roku 1907 decimovány račím morem, začal být rak signální vysazován do volné přírody. Skutečnost, že on sám je přenašečem račího moru, nebyla v té době zřejmě ještě známa. V návaznosti na tuto úspěšnou introdukci byla realizována rozsáhlá vysazování. Jen v roce 1969 bylo vysazeno několik desítek tisíc dospělců na celkem 67 nových švédských lokalit (Brinck, 1977). V letech 1967 a 1968 byly z amerických jezer Tahoe a Hennessey vysazeni raci signální také do toků a jezer ve Finsku. Obdobné aktivity byly následovány dalšími dovozy ze Severní Ameriky, tyto introdukce však byly podporovány i ráčaty z nově vzniklých chovů v Evropě. Dále byl rak signální ilegálně dovezen do Rakouska (z Kalifornie) a Francie (z Oregonu). V důsledku dalších introdukcí, úniků z odchovných zařízení a následného samovolného šíření je dnes rak signální nejrozšířenějším nepůvodním račím druhem v Evropě a vyskytuje se ve 29 teritoriích (tab. 5.1., obr. 5.12.). Nejsilnější populace tohoto druhu se vyskytují ve Švédsku, Finsku a Anglii. Na příkladu Švédska je dobře patrné, o jak nešťastný krok se jednalo. Rak signální se dnes v této zemi vyskytuje na více než 4 000 lokalitách a rak říční je jen na méně než 1 000 lokalitách. Více než 500 populací raků říčních bylo ztraceno v posledních osmi letech a jen v roce 2007 bylo pozorováno propuknutí račího moru na 439 lokalitách (Spitz, 1973; Westman, 1973a,b; Hogger, 1986; Holdich a kol., 2006, 2009). Raci signální v Evropě stále rozšiřují svůj areál, nejnověji byl zjištěn výskyt tohoto druhu na Slovensku (Petrusek a Petrusková, 2007), v Norsku (Johnsen a kol., 2007), Estonsku (Paaver a Hurt, 2009), Chorvatsku (Maguire a kol., 2008) a Rusku (Schletterer a kol., 2012).

V roce 1980 bylo ze Švédska do tehdejšího Československa dovezeno 1 000 ráčat tohoto druhu (o velikosti 12–15 mm), a to za účelem produkce tržních raků. Cílovými lokalitami se stal rybník Spustík u Velkého Meziříčí, rybník u obce Časlavice, rybník Skříňka u Velké Bíteše a blíže neurčená lokalita u Ivančic (Polícar a Kozák, 2000). Filipová a kol. (2006) zmiňuje v případě posledně jmenované lokality odstavné rameno řeky Jihlavy u Alexovic (městská část Ivančic). Tyto introdukce se zprvu zdály být neúspěšné, avšak na prvně zmiňované lokalitě byla po několika letech zjištěna silná populace raků signálních, kteří se migrací či za pomoci člověka rozšířili i na další místa (rybníky Nad tratí a Stržek u Velkého Meziříčí a potoky Šípský a Babačka v okolí), a stejně tak byli raci později nalezeni i na zmíněné lokalitě u Časlavic. Výskyt tohoto druhu je dnes mimo to znám z okolí Litomyšle (některé rybníky Rybářství Litomyšl s.r.o.), Kroměříže (retenční nádrž u obce Lubná), Brna (potok Bobrava), Jindřichova Hradce (rybník u obce Lomy, výskyt v posledních letech však nebyl přes opakované pokusy potvrzen), Vodňan (řeka Blanice), Domažlic (hraniční potok Kouba) a nejnověji byla silná populace raků signálních zaznamenána v potoce Staviště ve Žďáru nad Sázavou. O dalším šíření tohoto druhu především v oblasti Vysočiny je dnes ale známo

poměrně málo. V brzké době však lze očekávat jeho masivnější šíření, což potvrzují informace o jeho výskytu i v tekoucích vodách, kde tvoří značně početné populace (Policar a Kozák, 2000; Filipová a kol., 2006; Štambergová a Kučera 2009; Štambergová a kol., 2009).

V původním areálu svého rozšíření obývá rak signální různé biotopy od velkých řek po malé potoky a přírodní jezera včetně jezer podhorských. V Evropě obývá podobné lokality jako rak říční a dobře roste i v rybnících. Obdobně jako rak říční obývá spíše chladnější vody, na velmi chladných lokalitách (severní Skandinávie) však dobře neprosperuje (Lowery a Holdich, 1988; Firkins, 1993; Holdich a kol., 2006).



Obr. 5.12. Distribuce raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km.

Životní cyklus a ekologie druhu

V rámci současného areálu rozšíření můžeme u jednotlivých populací tohoto druhu pozorovat značné rozdíly v nejčastěji sledovaných reprodukčních charakteristikách (McGriff, 1983; Lewis, 2002). Obecně vzato však rak signální pohlavně dospívá ve 2 až 3 letech při velikosti 60–90 mm, samci obvykle o rok dříve než samice (Abrahamsson, 1971; Kirjavaianen a Westman, 1995, 1999). Stejně jako u ostatních příslušníků čeledi Astacidae dochází k páření u tohoto druhu na podzim – u většiny populací v průběhu října (Abrahamsson, 1971; Söderbäck, 1995). Průměrná pleopodální plodnost raka signálního je uváděná v rozmezí 100 až 400 vajíček, některé samice ale mohou mít i více než 500 vajíček (Savolainen a kol., 1996; Kirjavaianen a Westman 1999). Abrahamsson a Goldman (1970) například uvádějí průměrnou pleopodální plodnost 110 vajíček, McGriff (1983) potom 201 vajíček. Velikost vajíček je v rozmezí od 2,3 do 3 mm s tím, že se v průběhu embryonálního vývoje zvyšuje (Mason, 1978; Kouba, 2007). Doba inkubace se u raka signálního v závislosti na teplotě pohybuje od 166 do 280 dní resp. od 1 500 do 2 200 denních stupňů, nejčastěji je však okolo 1 900 denních stupňů (Lewis

a Horton, 1996; Lewis, 2002). V závislosti na teplotě vody můžeme pozorovat období líhnutí od konce března do konce července (Abrahamsson a Goldman, 1970; McGriff, 1983). Ve stejných podmínkách dochází k líhnutí ráčat u raka signálního o 3–4 týdny dříve, než je tomu u raka říčního (Jonsson, 1995). Vylíhlá ráčata (15–20 mg) se asi po týdnu svlékají do druhého vývojového stádia (hmotnost 30 mg, celková délka 9–11 mm), které se osamostatňuje a začíná přijímat potravu (Kanta, 2007). V průběhu prvního roku života se v závislosti na životních podmínkách mohou ráčata svléknout až 11krát, od věku tří let se svlékají zpravidla dvakrát ročně, poté pouze jednou (Mason, 1963; Flint, 1975). Westman a kol. (1993) udává velikost ráčat na konci první vegetační sezóny okolo 30 mm, ve druhém roce pak přes 60 mm. Tyto hodnoty se však mezi populacemi liší. Abrahamsson (1971) například zmiňuje velikost 40 mm pro jednoleté raky a 82, resp. 79 mm pro dvouleté samce a samice.

Rak signální si buduje nory, a to především v březích vodních nádrží a toků. V případě tekoucích vod tak podstatně přispívá k erozi břehů, zanášení níže položených partií dotčených toků sedimentem a celkové změně jejich morfologie. Je u něj známa poproudová i protiproudová migrace, rychlost kolonizace toků je však poměrně nízká (Bubb a kol., 2004; viz též podkapitola 8.4.). Je schopný přežívat i na lokalitách s teplotou vody kolem 30 °C. V porovnání s původními evropskými druhy raků je tolerantnější ke znečištění prostředí. Je například značně odolný vůči širokému rozmezí salinit a vyskytuje se i v brakických vodách, nevyhovují mu ale lokality s pH nižším než 6 (Becker a kol., 1975; Holdich a kol., 2006; Johnson a kol., 2010; Nakata a kol., 2010; Harvey a kol., 2011).

5.2.2. Rak červený

Procambarus clarkii

Red swamp crayfish

Popis druhu

Rak červený (obr. 5.13.) je patrně nejznámějším představitelem rodu *Procambarus*, který je díky svým téměř 180 druhům nejpočetnějším račím rodem na světě. Tento druh patří mezi středně velké raky. Celková délka těla raka červeného je obvykle 10–12 cm, výjimečně však může dosáhnout velikosti až 20 cm. Díky svému rychlému životnímu cyklu se v přírodě obvykle dožívá méně než 18 měsíců, ale může to být i 3 až 4 roky a v chladnějších lokalitách až 5 let (Smart a kol., 2002; Holdich a kol., 2006; Crandall a Buhay, 2008).

Dospělí jedinci raka červeného jsou obvykle zbarveni tmavě červeně nebo červeně až oranžovohněd. Především mezi akvaristy jsou rozšířené i bílé, modré, žluté či černé variety. Za zmínku patří i pestrobarevné variety nazývané „ghosts“. Zbarvení juvenilních ráčat je méně výrazné, obvykle olivově zelené až hnědé (Pöckl a kol., 2006).

Hlavohrud' je poměrně úzká a na svém povrchu zrnitá. Dobře patrný bývá jeden pár výrůstků na bocích hlavohrudi v její zadní polovině, těsně za týlní brázdou. Hlavohrud' nesoucí jeden pár postorbitálních lišt má typicky sblížené branchio-kardiální brázdy. To má za následek vymizení areoly (pruhu hlavohrudi mezi těmito brázdami) a vytvoření většího prostoru pro rozvoj dýchacího aparátu v žaberní dutině. Díky této skutečnosti je rak červený předurčen k vysoké odolnosti vůči nízkým koncentracím kyslíku rozpuštěného ve vodě. Rostrum je výrazné a jeho zužující se boky jsou zakončené krátkou špičkou. Na rostru chybí střední rýha. Klepeta jsou charakteristicky esovitě prohnutá, což je patrné především na vnitřní straně pohyblivého prstu. Na nepohyblivém prstu jsou dominantní zejména dva zuby, mezi nimiž je mělká prohlubeň. Povrch klepet je pokryt četnými výrůstky, které jsou na svrchní straně klepet výrazněji vyvinuté. Dobře patrná je především řada obvykle 6 až 7 prominujících výrůstků na vnitřních stranách klepet v úrovni dlaní. Zbarvení klepet je víceméně totožné s barvou těla. Zápěstí (*carpus*) nese na své vnitřní straně jeden výrazně vyvinutý trn.

U raka červeného, stejně jako u ostatních příslušníků čeledi Cambaridae, jsou známy morfologické změny mezi reprodukčně aktivní (F I) a neaktivní (F II) formou. Takto dobře vyvinutá klepeta se tedy vyskytují především u dospělých a reprodukčně aktivních samců (forma F I), kteří mají také více vyvinuté gonopody. Dospělí



Obr. 5.13. Rak červený (*Procambarus clarkii*) (převzato a upraveno z Kozák a kol., 2009; foto V. Kašpar a A. Kouba).

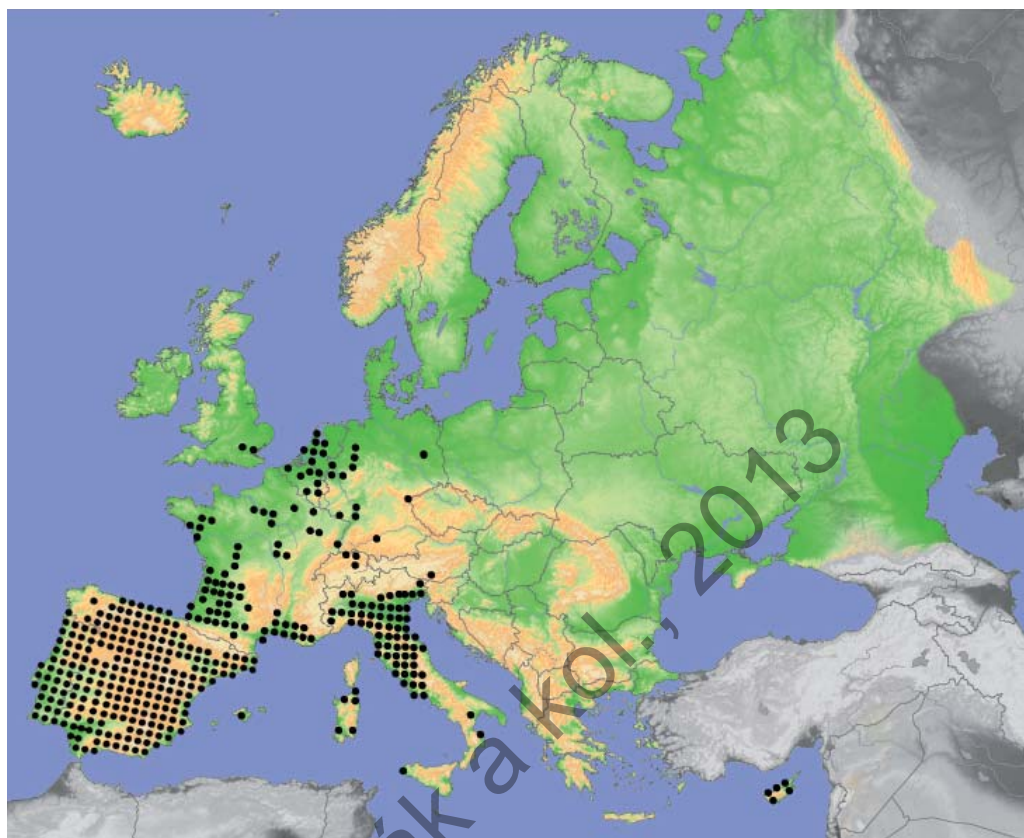
samci tohoto druhu mají na třetím článku (ischiu) třetího a čtvrtého páru kráčivých nohou rovněž vyvinuté zpětné háky, které slouží k fixaci samice při páření. Samice této čeledi pak mají vyvinutou semennou schránku (*annulus ventralis*), což je nepárový otvor umístěný na spodní straně sedmého hrudního článku a je patrný mezi posledními dvěma páry kráčivých nohou (Takeuchi a kol., 1990; Huner a Barr, 1991; Scholtz, 2002; Holdich a kol., 2006). Více informací o problematice reprodukce této čeledi je také uvedeno v kapitolách 6 a 7.

Rozšíření a popis biotopu

Rak červený je severoamerický druh původem ze severovýchodního Mexika a několika států na středovýchodě USA. Jeho původní areál je ohraničen Texasem na západě a státy Illinois a Indiana na severu. Kromě Floridy, která představuje východní hranici jeho původního rozšíření, není ve státech východního pobřeží USA původním druhem. Byl totiž introdukován do dalších oblastí, a to především kvůli využití v akvakultuře, v níž dnes představuje světově nejdůležitější chovaný druh raka. Jen v rámci USA byl vysazen do nejméně 15 dalších států včetně Havaje (Ackefors, 2000; Holdich a kol., 2006; Taylor a kol., 2007; Crandall, 2010b). Ve snaze využít tento druh jako potravu pro odchov skokana volského (*Lithobates catesbeianus*) byl rak červený dovezen v roce 1930 také do Japonska (některé zdroje uvádějí již rok 1929). Stejně jako v mnoha jiných případech však z chovů unikl a po souostroví se úspěšně rozšířil (Penn, 1954; Nakata a kol., 2005; Yue a kol., 2010). Ve třicátých letech minulého století byl za japonské okupace Číny introdukován také do této země, která je dnes největším producentem raků na světě (Xingyong, 1995; kapitola 10). Od šedesátých let minulého století byl též introdukován do Afriky (např. do Egypta, Keni, Nigérie, Súdánu, Ugandy, Zambie a Zimbabwe), stejně jako do mnoha zemí Střední a Jižní Ameriky (Hunner, 1977; Lowery a Mendes, 1977a; Holdich, 1988; Hobbs a kol., 1989; Ibrahim a kol., 1997). Nedávno byla popsána prosperující populace tohoto druhu v Izraeli (Wizen a kol., 2008).

V Evropě byl rak červený poprvé vysazen v roce 1973 ve Španělsku. Tito raci pocházeli z Louisiany a na základě prvotních výsledků této introdukce bylo přistoupeno k jeho vysazování ve velkém. V průběhu let se především pomocí člověka, ale i prostřednictvím vlastní vysoké migrační kapacity stal rak červený v této zemi široce rozšířeným a hospodářsky významným druhem (Habsburgo-Lorena, 1978, 1986; Carral a kol., 1993). V 70. a 80. letech 20. století byl vysazen ve Francii, Itálii a Portugalsku, ale i v dalších zemích, kde se také úspěšně uchytil (Ramos a Pereira, 1981; Arrignon, 1996; Barbaresi a Gherardi, 2000). Tyto introdukce pocházely ze Španělska, ale i z Keni nebo Dálného Východu (Holdich a kol., 2006). S rakem červeným se ve volných vodách České republiky prozatím pravděpodobně nesetkáme, ale nebezpečí úniků z akvaristických chovů je vzhledem k jeho oblíbě značné a je bohužel spíše jen otázkou času, než se tak stane. Ačkoliv se jedná o teplomilný druh, není pochyb o tom, že podmínky v průběhu zimního období u nás dokáže vydržet. Potvrzením této skutečnosti nám může být jeho výskyt v sousedním Německu (Pöckl, 1999; Chucholl, 2011a,b), ale i Rakousku, kde se vyskytuje v jednom potoce přehříváním termálním pramenem (Petutschnig, 2008). Na Slovensku je vysazován do zahradních jezírek a riziko jeho úniku do volné přírody je vysoké (Stloukal a Vitázková, 2009). Dnes raka červeného známe z 15 evropských teritorií, a to včetně několika ostrovů (tab. 5.1., obr. 5.14.) (Correia a Costa, 1994; Gutiérrez-Yurrita a Martinez, 2002; Holdich a kol., 2009). V souhrnu se tedy jedná o nejrozšířenější raci druh na světě, který se vyskytuje na všech kontinentech s výjimkou Austrálie a Antarktidy (Hobbs a kol., 1989).

Rak červený se může vyskytovat prakticky ve všech typech lokalit, od pstruhových toků po velké a pomalu tekoucí řeky, v jezerech, přehradách, rybnících, mokřadech a brakických vodách, zavlažovacích kanálech nebo rýžových polích (Huner, 2002; Gherardi a Acquistapace, 2007; Scalici a kol., 2010). Je adaptován na periodické vysoušení habitatů. Toto období tráví v relativně jednoduchých a krátkých norách, někdy však mohou mít délku i několik metrů (Hobbs, 1981; Correia a Ferreira, 1995).



Obr. 5.14. Distribuce raka červeného (*Procambarus clarkii*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km.

Životní cyklus a ekologie druhu

Rak červený je typickým r-stratégem (viz podkapitola 8.4.), který může dospívat již při celkové délce těla menší než 45 mm, ale také až při více než 125 mm (Holdich a kol., 2006). Je uváděno, že ráčata musejí pro dosažení pohlavní dospělosti prodělat minimálně 11 svlékání (Suko, 1953 ex Huner, 2002), což může být již ve věku okolo 5 měsíců (Huner a Barr, 1991). Životní cyklus tohoto druhu je značně plastický a je odvozen od konkrétních podmínek, ve kterých se daná populace nachází. Páření je nejčastěji pozorováno na jaře nebo začátkem léta. Pokud se však v populaci vyskytují dospělé samice a samci v reprodukčně aktivní formě (F I), můžeme pozorovat páření prakticky po celý rok (na chladných lokalitách samozřejmě raci svou aktivitu v průběhu zimního období značně omezují). Po několika týdnech až několika měsících dochází ke kladení vajíček. Ačkoliv to nemusí být pravidlem, samice si za tímto účelem často budují nory, ve kterých vlastní inkubace a líhnutí ráčat probíhá. Tento druh se navíc vyznačuje i vysokou plodností, obvykle od 200 do 300 vajíček, výjimečně to může být i okolo 700 vajíček (Avault, 1972; Oluoch, 1990; Huner, 2002). Doba inkubace je za příznivých teplotních podmínek (22 °C) velice krátká, jedná se pouze o 2 až 3 týdny. Za nízkých teplot (méně než 10 °C) to ale může být až 6 měsíců. V teplejších oblastech je rak červený schopný rozmnožovat se i dvakrát do roka a jsou známy i populace, ve kte-

rych se po celý rok vyskytují samice s vajíčky nebo čerstvě vylíhlá ráčata (Huner a Barr, 1991; Holdich a kol., 2006; McClain a Romaine, 2007).

Jak již bylo naznačeno, ráčata tohoto druhu dokážou velice rychle růst a ve věku 3 až 5 měsíců mohou vážit až 50 g (Gherardi a kol., 2011). Rak červený je navíc silnějším konkurentem v kompetici s evropskými druhy (Gherardi a Cioni, 2004). Díky značným migračním schopnostem se dokáže rychle šířit na nové lokality (Gherardi a kol., 2000) a stejně jako ostatní severoameričtí raci je přenašečem račího moru (Aquiloni a kol., 2011; kapitola 9). Při nedostatku vody či nízkém obsahu kyslíku rozpuštěného ve vodě dokáže dobře přímo využívat i vzdušný kyslík (McMahon a Stuart, 1999) a je značně odolný vůči celé řadě parametrů prostředí, jako je salinita, pH, koncentrace dusitanů (Gutzmer a Tomasso, 1985; McMahon, 2002; Holdich a kol., 2006) či kontaminace těžkými kovy (Del Ramo a kol., 1987; Anderson a kol., 1997; Alcorlo a kol., 2006; Piscia a kol., 2011). Ačkoliv je rak červený běžně považován za teplomilný druh, dokáže se s úspěchem přizpůsobit i nižším teplotám. Jako příklad lze uvést jeho výskyt v nadmořské výšce 1 200 m n. m. ve Španělsku nebo lokality v Británii nebo Německu, které v zimním období zamrzají (Holdich a kol., 2006).

Přítomnost raka červeného však postihuje dotčený ekosystém v mnohem větší šíři, než by byla „pouhá“ devastace populací původních druhů raků. Rak červený totiž podstatnou měrou konzumuje společenstva vodních rostlin, čímž mění jejich druhové složení i abundance (Gherardi a Lazzara, 2006; Gherardi a Acquistapace, 2007). Obdobný vliv má také na vodní hmyz, měkkýše a vajíčka i vývojová stadia obojživelníků a ryb, z nichž některé druhy jsou tímto existencně ohroženy (Gutiérrez-Yurrita a kol., 1998; Correia a Anastácio, 2008; Cruz a kol., 2008; Reynolds, 2011). Rak červený může také způsobovat škody v zemědělství konzumací pěstovaných rostlin (především na rýžových polích). Dále může narušovat břehy a hráze budováním nor, což především v případech zavlažovacích kanálů vede ke značným ztrátám vody průsakem. Kombinace budování nor a konzumace vodních rostlin vede k nežádoucímu zákalu vody (Anastácio a kol., 2005; Rodríguez a kol., 2005; Matsuzaki a kol., 2009), v důsledku čehož může dojít ke komplexní změně celého ekosystému a jeho potravních sítí. V některých oblastech (např. Afrika) raci červení poškozují rybářské sítě a ožirají ulovené ryby (Lowery a Mendes, 1977b; De Moor, 2002). Navíc je také možné, že se tento druh dokáže rozmnožovat partenogeneticky, stejně jako rak mramorovaný nebo pruhovaný (Yue a kol., 2008; Buřič a kol., 2011). Z výše uvedených důvodů tudíž není překvapivé, že je rak červený uváděn na seznamu „100 nejhorších“ invazivních organismů v Evropě (DAISIE, 2011) a v rámci raků samotných je nejnebezpečnějším invazivním druhem vůbec (Tricarico a kol., 2010).

5.2.3. *Procambarus acutus/zonangulus*

White river crayfish

Popis druhu

Taxonomicky ne zcela vyjasněná situace prozatím přetrvává okolo druhového komplexu *Procambarus acutus*, který je reprezentován hned několika blízkce příbuznými druhy a poddruhy. Prozatím jsou v tomto ohledu nejednoznačněji definovány *P. a. acutus* a *P. zonangulus* (Crandall, 2010a,c), ale genetické analýzy naznačily, že kryptická diverzita komplexu může být vysoká a ani severoamerické populace označované jako jeden z těchto taxonů nemusí být dobře určeny (Filipová a kol., 2011a). V Severní Americe tvoří *P. a. acutus* a především *P. zonangulus* určitou (10–30%), zpravidla však minoritní část úlovku raka červeného (Lutz a Wolters, 1999; McClain a kol., 2007; kapitola 10). Jak je již patrné ze zařazení do této kapitoly, také zástupci tohoto komplexu byli introdukováni do Evropy, ale v důsledku nedořešené taxonomie není ani jejich identifikace jednoznačná (Soes a Koesse, 2010; Filipová a kol., 2011a).

Procambarus acutus (obr. 5.15.) je krátkověký druh raka a obvykle se dožívá méně než dvou let. Spíše výjimečně to může být i déle, což je případ především severněji položených, a tudíž i chladnějších lokalit. Obvykle dosahuje celkové délky těla 11 cm a hmotnosti 80 g. Boky hlavohrudi jsou bělavé až bronzově hnědé s tím, že intenzita zbarvení vzrůstá s věkem. Vrchní strana hlavohrudi může být i značně tmavá, kdy zbarvení časem přechází až do červené. Vybarvení a vzorování je vždy intenzivnější u F I než u F II samců a juvenilů. Hlavohrud' nese jeden pár postorbitálních lišt, je poměrně úzká a na povrchu zrnitá. Těsně za týlní brázdou je výrazněji vyvinutý jeden pár trnů a na rozdíl od raka červeného má patrnější areolu. Rostrum je výrazné, trojúhelníkovité se zužujícími se boky a výraznou špičkou. Mezi populacemi se však jedná o velice proměnlivý znak. Klepeta jsou poměrně dlouhá a dobře patrná je především řada obvykle 7 až 9 prominujících výrůstků na jejich vnitřních stranách v úrovni dlaní. Ačkoliv je růst klepet u samic spíše izometrický (viz podkapitola 7.4.), vyznačují se F I samci výrazněji vyvinutými klepety a také zpětnými háky na *ischii* třetího a čtvrtého páru kráčivých nohou (Hobbs, 1981; Mazlum a kol., 2007; CABI, 2011; FAO, 2011).

Ještě více než *P. acutus* se svou biologií ale i vzhledem podobá raku červenému *P. zonangulus*, jenž byl popsán teprve poměrně nedávno jako samostatný druh (Hobbs a Hobbs, 1990). Tento druh dosahuje jen výjimečně velikosti větší než 14 cm a na rozdíl od raka červeného je méně nápadně zbarven – je spíše hnědý a pouze ojediněle narůžovělý, nikdy však není sytě červený jako rak červený (obr. 5.16.). *Procambarus zonangulus* má zřetelně zformovanou areolu a více zúžená, válcovitá a protáhlá klepeta (ta jsou však méně hrbolkatá, než je tomu u raka červeného). Narodil od *P. clarkii* také nemá přítomnou modrošedou pigmentovou linii pod kutikulou spodní strany abdomenu. Důležitými znaky v taxonomii komplexu, které jsou však nad rámec této publikace, jsou detailní morfologické rozdíly ve formaci gonopodů u F I samců a *annulu ventralis* u samic (Huner, 2002; Holdich a kol., 2006; McClain a Romaine, 2007; McClain a kol., 2007).



Obr. 5.15. Rak *Procambarus acutus* (foto G.A. Schuster).



Obr. 5.16. Rozdíly mezi rakem *Procambarus zonangulus* a rakem červeným (*P. clarkii*). *Procambarus zonangulus* (nahoře níže umístěný rak) bývá obvykle hnědý (nikdy ne výrazně červený jako *P. clarkii*), má více zúžená, válcovitá a protáhlá klepeta s méně vyvinutými trny a zřetelně zformovanou areolu (dole zcela vlevo). Nemá však vytvořenou modrošedou pigmentovou linii pod kutikulou spodní strany abdomenu, která se vyskytuje pouze u *P. clarkii* (dole zcela vpravo) (foto W.R. McClain).

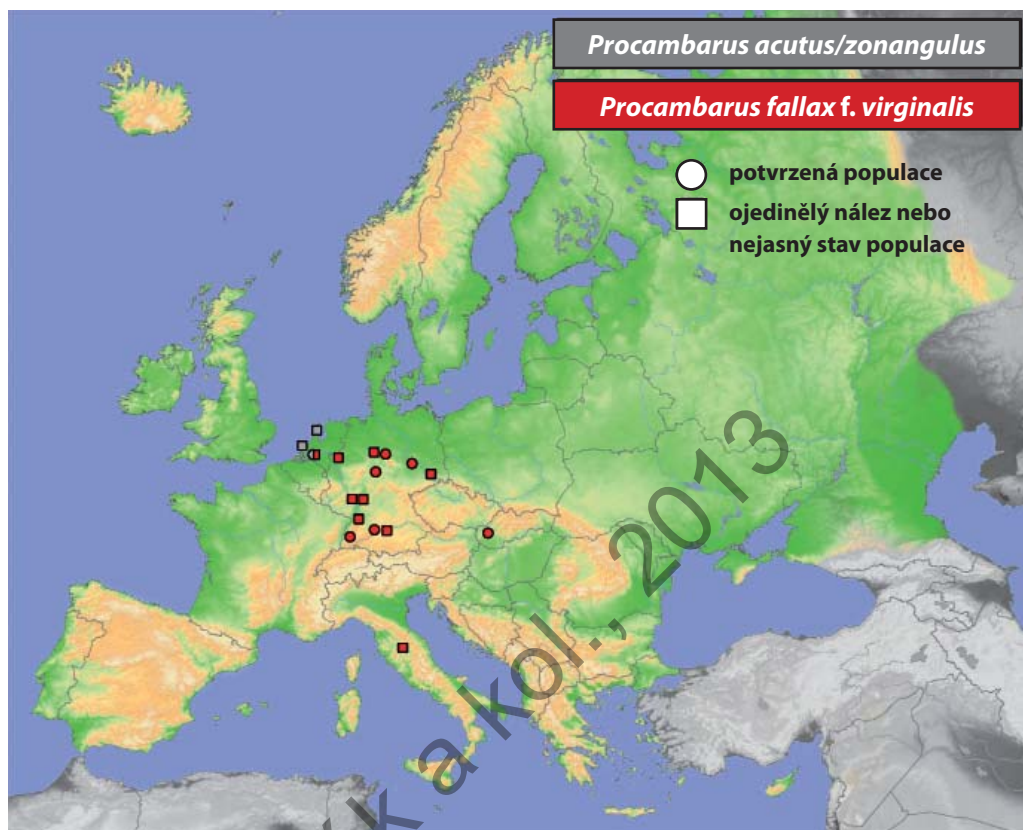
Rozšíření a popis biotopu

Rak *P. a. acutus* je relativně běžný a značně rozšířený druh s původním areálem výskytu mezi Texasem, Oklahomou a Kansasem na východě, Minnesotou, Wisconsinem a New Yorkem na severu a ostatními státy ležícími směrem k pobřeží Atlantického oceánu a Mexického zálivu. Do severovýchodních států USA (Connecticut, Maine, Massachusetts a Rhode Island) a Kalifornie byl introdukován. Původní areál druhu *P. zonangulus* je mnohem omezenější, zahrnuje Texas, Louisianu, Mississippi a Alabamu. Introdukován byl do Marylandu, Virginie a Západní Virginie (Taylor a kol., 2007; Loughman a Welsh, 2010).

Jeden či dokonce oba tyto druhy raků byly poprvé vysazeny společně s rakem červeným v Evropě v roce 1973, kdy se jednalo o introdukci z Louisiany do Španělska. Vzhledem k původním areálům rozšíření *P. acutus* a *P. zonangulus* se zdá pravděpodobnější, že se jednalo spíše o *P. zonangulus* (Holdich a kol., 2006), distribuce obou druhů se však v Louisianě překrývá (Taylor a kol., 2007). Každopádně byla introdukce úspěšná pouze v případě raka červeného, jiné druhy rodu *Procambarus* totiž nejsou ze Španělska uváděny.

Další zpráva o již úspěšné introdukci zástupců druhového komplexu *P. acutus/zonangulus* pochází z roku 2005 z Nizozemska a hovoří o *P. a. acutus* (obr. 5.17.) (Soes a van Eekelen, 2006), jenž byl nalezen v systému vodních příkopů mezi řekou Merwede a kanálem Kanaal van Steenenhoek. V roce 2009 byl odchycen exemplář tohoto druhu na další nizozemské lokalitě, a to v rybníce ve městě Hoek van Holland. Genetické analýzy nicméně potvrdily, že se v nizozemské populaci vyskytují dvě odlišné linie druhového komplexu, jedna odpovídající *P. acutus* a jedna odlišná, jež by mohla reprezentovat *P. zonangulus* nebo jiný, dosud nepopsaný druh (Filipová a kol., 2011a). Kromě Nizozemska a původního areálu rozšíření je znám výskyt *P. zonangulus* také z egyptské části řeky Nil, kde tvoří smíšené populace s rakem červeným (Ibrahim a kol., 1997).

Procambarus a. acutus i *P. zonangulus* vytváří populace jak v pomalu tekoucích potocích a řekách, tak především ve stojatých vodách (bažinách, silničních příkopech, odvodňovacích kanálech či rybnících). Vzhledem k podobným požadavkům na prostředí jako u raka červeného a především díky schopnosti budovat si nory při obdobích sucha se může jednat i o lokality, které dočasně vysychají. *Procambarus a. acutus* je díky své severnější distribuci v původním areálu vázán spíše na chladnější lokality, což z něj činí z pohledu jeho možného šíření napříč evropským kontinentem značně nebezpečný druh. S rakem červeným často sympatricky žijící *P. zonangulus* pak nejčastěji dominuje v tekoucích vodách, naopak tomu bývá v silně zatížených a eutrofních mokřadech a bažinách s nízkým obsahem ve vodě rozpuštěného kyslíku (Ghedotti, 1998; Huner, 2002; Loughman, 2007; Heath a kol., 2010; Soes a Koese, 2010).



Obr. 5.17. Výskyt raků *Procambarus acutus/zonangulus* a raka mramorovaného *P. fallax f. virginalis* v Evropě. Četnost nálezů raka mramorovaného ve volné přírodě (být se často jedná jen o jednotlivé jedince) prokazuje, že jejich vysazování není pouze ojedinělým jevem. Významná část podkladových informací k raku mramorovanému vychází z recentní publikace Chucholla a kol. (2012).

Životní cyklus a ekologie druhu

O životním cyklu *P. a. acutus* v přírodních lokalitách je známo poměrně málo a většina informací je odvozena pouze z pozorování v laboratoři či z experimentálních rybníků. Přesto lze říci, že se jedná o rychle rostoucí druh, přičemž nejvyšší přírůstky jsou zaznamenávány na podzim (listopad – prosinec) a na jaře (duben – květen). Nejpomaleji naopak roste v zimě a během období výlovů rybníků (květen – červen) (Mazlum a Eversole, 2004). K páření dochází během podzimu a na počátku zimy. Vybudované nory poskytují samicím s nakladenými vajíčky a následně i juvenilům náležitou ochranu. Doba inkubace závisí na teplotě a při 23 °C trvá 3 týdny. K osamostatnění ráčat dochází ve třetím vývojovém stádiu (Hobbs, 1981; CABI, 2011). V laboratorních podmínkách bylo pozorováno, že více než 95 % oocytů může být ovulováno. Pleopodální plodnost lineárně roste s velikostí samice a je také odvislá od její kondice. V umělých experimentálních norách bylo pozorováno 106 až 556 vajíček u samic s celkovou délkou 81 až 127 mm. Samice (65 až 125 mm) vyjmuté z rybníčních nor však měly plodnost nižší (32 až 330 vajíček) (Mazlum a Eversole, 2004; Mazlum, 2005). Tento druh má méně vajíček než rak červený, jejich velikost, a tudíž i velikost vylíhlých ráčat, je však větší. Vyznačuje se také rychlejším růstem, vyšší

pravděpodobností přežití, většími klepety (Mazlum a Eversole, 2005, 2008; Mazlum, 2007) a značnou agresivitou (Gherardi a Daniels, 2003), což by mělo být při mezidruhových interakcích výhodou. V laboratorních podmínkách však bylo pozorováno, že rak červený je v tomto ohledu úspěšnějším druhem (Gherardi a Daniels, 2004). Rak červený se navíc dokáže rozmnožovat hned několikrát ročně a to vždy, když jsou životní podmínky příznivé. *Procambarus a. acutus* se však rozmnožuje pouze jednou do roka (Mazlum a Eversole, 2004).

Biologie *P. zonangulus* je do značné míry podobná raku červenému, přesto jsou však známy určité aspekty, kterými se tyto dva druhy liší. V celé řadě ohledů pak můžeme *P. zonangulus* označit za K-stratéga, kdežto raka červeného za r-stratéga (viz podkapitola 8.4.). *Procambarus zonangulus* klade vajíčka pouze jednou do roka, rak červený naopak v jakémkoli období roku, kdy mu to životní podmínky dovolují, a ačkoliv jsou vajíčka i ráčata raka červeného menší, může být jeho plodnost až dvojnásobná (McLain a kol., 2007). Dalším rozdílem je, že samci *P. zonangulus* mají delší klepeta (Deng a kol., 1993) a že především za nižších teplot rostou jeho ráčata rychleji (Lutz a Wolters, 1999; McClain a Romaine, 2007). To je přinejmenším zčásti způsobeno skutečností, že příjem potravy začíná u *P. zonangulus* při nižších teplotách. Teplotní optimum raka červeného je totiž v tomto ohledu posunuto do vyšších hodnot, kdy je příjem potravy naopak vyšší u tohoto druhu (Croll a Watts, 2004). Během přecházení dlouhých období sucha utlumuje *P. zonangulus* v norách svůj metabolismus, čímž šetří své energetické zásoby. S tímto se nesetkáme u raka červeného, který je tak stále připraven v maximálně možné míře využít zlepšení venkovních životních podmínek. Tím však riskuje značné ztráty, pokud se příchod deštivého období a s ním související vzestup vodní hladiny opozdí (Powell a Watts, 2010). Tutéž strategii potvrzuje i skutečnost, že vajíčka *P. zonangulus* mají vyšší obsah energetických rezerv – tuku (Noblitt a Payne, 1995). Na základě dostupné literatury však není jasné, který z těchto druhů je dominantnější při vzájemných interakcích (Blank a Figler, 1996; Konikoff a kol., 2006).

5.2.4. Rak mramorovaný

Procambarus fallax f. virginalis

Marbled crayfish

Popis druhu

Rak mramorovaný je znám především díky svému způsobu reprodukce. Rozmnožuje se totiž prostřednictvím partenogeneze s tím, že samci u něj nejsou známi. Potomstvo jednotlivých samic je tudíž geneticky identické (Scholz a kol., 2003; Vogt a kol., 2004; Martin a kol., 2007). Přesná druhová determinace raka mramorovaného však poměrně dlouho zůstávala nejasná. Až nedávno bylo prokázáno, že se jedná o partenogeneticky se rozmnožující formu raka *Procambarus fallax*³ (Martin a kol., 2010a).

Rak mramorovaný (obr. 5.18.) patří mezi menší raky. Může dorůst velikosti až 13 cm, obvykle je to však méně než 10 cm. Jedná se o značně krátkověký druh. V laboratorních podmínkách se v průměru dožívá dvou let. Jen 10 % jedinců se dožívá více než tří let a nejdéle žijící exemplář tohoto druhu dosáhl věku 4,5 roku. K úhynu obvykle dochází v průběhu neúspěšného svlékání (Pöckl a kol., 2006; Vogt, 2010).

Zbarvení tohoto druhu je typické mramorováním na hnědavém, tmavě hnědém nebo zeleném podkladě, které je patrné především na bocích hlavohruď. Hlavohruď je hladká s několika trny za týlní brázdou a jedním párem postorbitálních lišt. Rostrum je výrazné a jeho hladké okraje se sbíhají a tvoří malý trojúhelníkový vrcholek. Střední rýha rostra chybí. Klepeta jsou velmi malá a na svém povrchu jen slabě zrnitá. Pouze výjimečně jsou delší než 50 % délky hlavohruď a na spodní i svrchní straně není patrné mramorování. Obě zápěstí klepet mají na vnitřní straně silně vyvinutý trn (Holdich a kol., 2006).

³ Poslední poznatky však naznačují, že rak mramorovaný je na rozdíl od *Procambarus fallax* triploidním organismem (Martin a kol., 2012).



Obr. 5.18. Rak mramorovaný (*Procamburus fallax* f. *virginalis*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto V. Kašpar a A. Kouba).

Rozšíření a popis biotopu

Rak *P. fallax* je druhem původním v amerických státech Florida a Georgia (Taylor a kol., 2007; Dorn a Volin, 2009). Partenogeneticky se rozmnožující forma však není v jeho domovině známa. Tato forma byla poprvé popsána až v Evropě, kde byla od poloviny devadesátých let minulého století dostupná v německých a rakouských akvaristických obchodech (Lukhaup, 2001) a mezi chovateli se od té doby rychle rozšířila. Neuvážené introdukce nezodpovědných chovatelů pak vedly ke vzniku životaschopných populací tohoto raka i ve volných vodách Evropy a dnes se již vyskytuje na několika lokalitách při nejmenším čtyř evropských zemí (tab. 5.1., obr. 5.17.), ve kterých se dále šíří. Těmito zeměmi jsou Nizozemí (Koese, 2008), Itálie (Marzano a kol., 2009) a především Německo (Marten a kol., 2004; Schulz a kol., 2009; Martin a kol., 2010b). Nedávno k nim bohužel přibyl také Slovensko (Janský a Mutkovič, 2010). Současné modely založené pouze na omezených informacích o výskytu tohoto druhu předpovídají, že jen malá část Evropy poskytuje vhodné životní podmínky podporující jeho další šíření (Feria a Faulkes, 2011). Množící se zprávy o výskytu druhu ve volné přírodě však naznačují, že zmíněné modely mohou být velmi nepřesné⁴ a nebezpečí šíření tohoto druhu by nemělo být podceňováno (Chucholl a Pfeiffer, 2010; Löwe, 2010; Privenau, 2010).

Rak mramorovaný byl také zavlečen na Madagaskar, a představuje tak značnou hrozbu pro původní endemické druhy raků z rodu *Astacoides* (Jones a kol., 2007, 2009; Kawai a kol., 2009). Jeho výskyt byl nedávno potvrzen také v Japonsku (Kawai, os. sděl., 2011). V Severní Americe lze rovněž očekávat rozšíření této formy mimo původní areál výskytu druhu *P. fallax*, a to z důvodu jeho široké nabídky v internetových obchodech (Faulkes, 2010). Snadná dostupnost a obtížná kontrolovatelnost tohoto způsobu nákupu exotických druhů raků je ale v pravém slova smyslu celosvětovým problémem, a netýká se tedy pouze zmíněných států či kontinentů.

V rámci svého původního areálu obývá *Procambarus fallax* nevysychající lokality se stojatou i tekoucí vodou a je znám budováním jednoduchých nor (Hobbs, 1981; Hendrix a Loftus, 2000; Dorn a Trexler, 2007). Za optimální teplotu pro chov je považováno 18–25 °C, po dobu několika týdnů však dokáže tolerovat i teploty pod 8 a nad 30 °C. V tom případě však zastavuje svůj růst i reprodukci. V Evropě je jeho výskyt znám i z lokalit, které zamrzají. Na základě dosavadního poznání je patrné, že se jedná o značně tolerantní a adaptabilní druh (Holdich a kol., 2006; Kaldre a kol., 2012).

Životní cyklus a ekologie druhu

Jak již bylo naznačeno výše, jsou u této formy známy pouze samice, které se rozmnožují apomiktickou partenogenezí (Martin a kol., 2007). Samci nebyli pozorováni ani při snaze o zvrát pohlaví, kdy byla vyvíjející se vajíčka i ráčata exponována samčím pohlavním hormonu 17-methyl testosteronu (Vogt, 2007). Samice v závislosti na teplotě pohlavně dospívají poměrně záhy, již ve věku pouhých 25 až 35 týdnů (při teplotě 25, resp. 20 °C), kdy dosahují celkové délky těla okolo 40 mm. Při vhodných chovatelských podmínkách se opakovaně rozmnožují v průběhu celého roku s intervalem pouhých 8 až 9 týdnů. Plodnost samic roste s jejich velikostí. U malých samic v laboratorních podmínkách se zpravidla pohybuje mezi 50 a 150 vajíčky, u větších samic to může být až 400 vajíček (Holdich a kol., 2006; Vogt, 2010). V přírodních podmínkách se můžeme ojediněle setkat i se samicemi nesoucimi 500 až 700 vajíček (Jones a kol., 2009; Chucholl a Pfeiffer, 2010). Vajíčka tohoto druhu jsou poměrně malá a dosahují velikosti v rozmezí 1,5–1,9 mm. Doba inkubace je velice krátká a při vyšších teplotách může být pouhé

⁴ Jako vhodný příklad lze uvést současnou studii potvrzující přežívání raka mramorovaného v klimatických podmínkách Estonska (Kaldre a kol., 2012).

2 až 3 týdny (Seitz a kol., 2005; Holdich a kol., 2006). Po prodělání dvou svlékání, kdy jsou ráčata přichycena na samičích pleopodech, dochází k započetí příjmu potravy a pozvolnému osamostatnění ráčat (Vogt a Tolley, 2004; Vogt, 2008a).

Raka mramorovaného lze velice snadno chovat, což svědčí o jeho nenáročnosti na životní podmínky (Jimenez a Faulkes, 2010). Díky svému rychlému růstu a dospívání, vysoké plodnosti, krátké době inkubace a produkci geneticky uniformního potomstva má rak mramorovaný značný potenciál stát se modelovým organismem v cytologických, vývojových, neurobiologických, epigenetických, toxikologických a dalších studiích (Vogt, 2008b, 2010, 2011). Většina těchto aspektů je ale také dobrým předpokladem pro jeho oblíbenost mezi akvaristy, kteří musí poměrně záhy řešit problém, co s „přebytky“ jedinců tohoto rychle se rozmnožujícího raka. Je nasnadě, že pro mnohé z nich je vysazení do volné přírody schůdnější cestou, než přímá likvidace často nechtěného potomstva. Dopady tohoto rozhodnutí však mohou být katastrofální, což je dáno především kombinací partenogenetického rozmnožování a skutečnosti, že je také tento druh potenciálním přenašečem račího moru (viz kapitoly 7 a 9). Navíc bylo zjištěno, že srovnatelně velký rak mramorovaný si při soubojích v ničem nezádá s rakem červeným, který, jak již bylo zmíněno, je typickým invazivním druhem vyznačujícím se značnou agresivitou a nebezpečností (Jimenez a Faulkes, 2011).

5.2.5. Rak pruhovaný

Orconectes limosus

Spiny-cheek crayfish

Popis druhu

Rak pruhovaný (obr. 5.19.) je svým vzrůstem relativně malý druh raka, který obvykle nepřesahuje 9–10 cm celkové délky těla (Hamr, 2002). Popsány jsou ale i případy, kdy celková délka jedince přesáhla 12 cm (Pieplow, 1938; Chybowski, 2007). V těchto případech se pravděpodobně jednalo o jedince starší než 4 roky (Pieplow, 1938), což je v porovnání s obvyklou délkou života 2–3 roky (Smith, 1981b) výjimečný případ. Z výše uvedeného vyplývá, že se jedná o krátkověký druh.

Zbarvení těla raka pruhovaného je variabilní a může být ovlivněno i prostředím, ve kterém raci žijí. Obvykle bývá tělo raka pruhovaného zbarveno tmavě hnědě až olivově zeleně, s výraznými červenými až hnědočervenými příčnými pruhy na člancích zadečky, které se však někdy mohou rozpadat spíše na menší skvrny. Spodní část těla je zbarvena světle žlutě. Špičky klepet jsou zbarveny oranžově a jsou ohraničeny tmavým proužkem (Hamr, 2002; Holdich a kol., 2006).

Hlavohruď je poměrně úzká, hladká, ale s nápadnými ostrými trny na bocích před týlní brázdou a těsně za ní (Holdich a kol., 2006). Odtud anglický název druhu – „*spiny-cheek crayfish*“ lze volně přeložit jako „rak trnolící“. Vpředu na hlavohrudí se nachází jeden pár dlouhých postorbitalních lišt. Rostrum je poměrně dlouhé s hladkými, víceméně rovnoběžnými okraji, ostré a na bázi jeho zúžení se dvěma ostrými trny. Klepeta jsou malá, na svrchní straně pokrytá malými jamkami, na dotek hladká a obrvená (Hamr, 2002). Zbarvení svrchní strany klepet je obvykle stejné jako zbarvení těla, zespoda jsou světle žlutá. Prsty klepet jsou obvykle zakončeny lehce zahnutými ostrými špičkami. Klepeta samců jsou větší než u stejně velkých samic a jejich velikost se v poměru k tělesným rozměrům mění v závislosti na tom, zda je jedinec v pohlavně aktivní či pohlavně neaktivní formě (Buřič a kol., 2010a; kapitola 7). Tento „vnitropohlavní dimorfismus“ v rámci pohlavně aktivní a neaktivní formy se vyskytuje i u samic (Buřič a kol., 2010b).



Obr. 5.19. Rak pruhovaný (*Orconectes limosus*) (převzato z Kozák a kol., 2009; foto M. Buřič a A. Kouba).

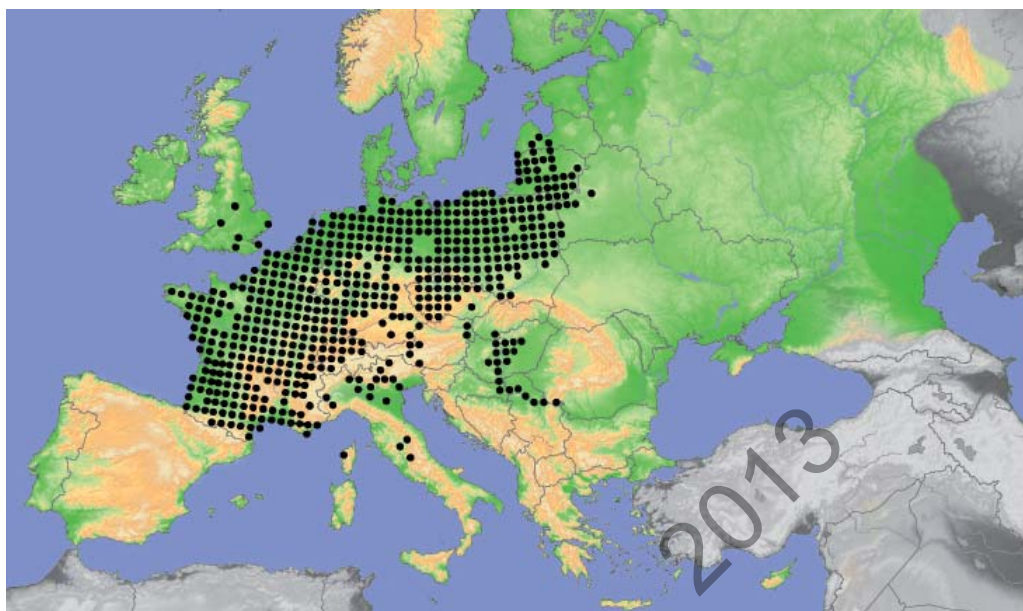
Rozšíření a popis biotopu

Rak pruhovaný je původně severoamerickým druhem raka. Jeho přirozeným areálem rozšíření je bezesporu povodí dolního toku řeky Delaware (Rhoades, 1962) na východním pobřeží USA, okolí zálivu Chesapeake Bay ve státech Pennsylvania a Maryland a možná i dalších řek v tomto regionu, např. Susquehanna (Filipová a kol., 2011b). Jeho výskyt v Severní Americe je však potvrzen v nejméně čtrnácti státech USA (Connecticut, Delaware, District of Columbia, New Hampshire, New Jersey, New York, Maine, Maryland, Massachusetts, Pennsylvania, Rhode Island, Vermont, Virginia, West Virginia) a v Kanadě (New Brunswick, Québec) (Hobbs, 1974; Hamr, 2002; Taylor a kol., 2007). Do většiny těchto států byl rak pruhovaný pravděpodobně zavlečen člověkem.

Na evropský kontinent byl tento druh pokusně introdukován v počtu 90 jedinců již v roce 1890 na území dnešního západního Polska (Kossakowski, 1966). Měl sloužit jako náhrada za původní populace raků decimované račím morem. Následovaly další pokusy o introdukci tohoto druhu např. do Francie (Bramard a kol., 2006), nicméně úspěšné bylo pravděpodobně pouze první vysazení v roce 1890 (Filipová a kol., 2011b). Z počátečního místa introdukce se rak pruhovaný rozšířil s další pomocí člověka i přirozenou migrací napříč celou kontinentální Evropou a nakonec se dostal i na Britské ostrovy (Holdich a Black, 2007). Nyní je znám z tekoucích i stojatých vod minimálně 20 evropských států (tab. 5.1., obr. 5.20.).

Do České republiky se rak pruhovaný dostal pravděpodobně z Německa přirozenou migrací proti proudu řeky Labe (Petrusek a kol., 2006). Odtud se následně pomocí člověka dostával do nových lokalit, které kolonizoval, a dále se z nich šířil. Jeho výskyt v ČR je vázán především na řeky Labe a Vltavu a jejich přítoky (např. Ohře, Jizera, Lužnice, Sázava aj.) a stojaté vody (např. pískovny, rybníky, retenční nádrže) v bližším či vzdálenějším okolí těchto řek (Petrusek a kol., 2006). Do těchto lokalit byl bezesporu druh aktivně vysazen a je pravděpodobné, že přenos lidmi stojí i za překonáním velkých přehrad vltavské kaskády (Beran a Petrusek, 2006; Petrusek a kol., 2006). Do menších tekoucích vod rak pruhovaný obvykle proniká z větších řek či stojatých vod, jen málokdy bývá nalezen v drobných tocích ve velké vzdálenosti od jejich ústí. Původ takových českých populací byl zatím vždy možný odvodit od některé, lidmi aktivně vysazené populace (Petrusek a kol., 2006). Mimo povodí Labe je dnes rak pruhovaný hlášen v ČR ještě na severní Moravě v povodí Odry (Đuriš a Horká, 2007) a v rybníku u Vracova na jižní Moravě.

Rak pruhovaný je dobře přizpůsobený životu v různých typech tekoucích i stojatých vod, ať už jde o malé toky, velké přehrady, tůně či rybníky (Henttonen a Huner, 1999). Preferuje ale spíše měkká dna s vrstvou sedimentů (Petrusek a kol., 2006; Buřič a kol., 2009), do kterého je schopný se zahrabávat. Tím částečně přispívá k erozi břehů a dna osídlených lokalit (Statzner a kol., 2000). Převážně se vyskytuje ve větších tocích. Může sice obývat i chladnější, rychleji proudící toky, výrazně ale preferuje teplejší, pomalu proudící či stojaté vody (Henttonen a Huner, 1999; Holdich a kol., 2006; Puky a Schäd, 2006). Všeobecně se jedná o vysoce odolný druh, a to jak vůči organickému, tak chemickému znečištění (Schilderman a kol., 1999; Füreder a kol., 2006). V porovnání s našimi původními druhy raků vykazuje rovněž značnou toleranci k vyšším teplotám vody, ke snížené koncentraci kyslíku ve vodě i k eutrofizaci (Füreder a kol., 2006). Lépe se vyrovnává se změnami prostředí. Je odolný k vysušení habitatu až po dobu několika týdnů (Holdich a kol., 2006).



Obr. 5.20. Distribuce raka pruhovaného (*Orconectes limosus*) v Evropě. Černé body označují potvrzenou přítomnost druhu ve faunistickém mapovacím čtverci 50 × 50 km.

Životní cyklus a ekologie druhu

Rak pruhovaný zpravidla dospívá ve druhém roce života ve stáří 15 až 16 měsíců při celkové délce těla v rozmezí 50–60 mm (Momot, 1988; Hamr, 2002). Někteří rychle rostoucí jedinci mohou dospívat již na konci první vegetační sezóny a účastnit se reprodukce již v prvním roce života, kdy dosahují jen okolo 40–50 mm celkové délky těla (Kozák a kol., 2007).

Páření probíhá stejně jako u původních evropských druhů raků na podzim (Van Den Brink a kol., 1988; Holdich a kol., 2006). Samice ale nekladou po páření vajíčka tak jako evropské druhy, ale uchovávají spermatofory samců v uzpůsobené tělní dutině na spodní straně těla (*annulu ventralis*) (Andrews, 1907; Vogt, 2002) a čekají na druhé jarní období páření. V některých případech bylo pozorováno páření i v průběhu zimního období (Kozák, os. sděl., 2011). Jarní páření zpravidla začíná s prvním jarním oteplením a končí až ukončením aktivity samic a kladením vajíček obvykle v období dubna až května (Hamr, 2002; Holdich a Black, 2007). Význam dvojího termínu páření není zcela jasný, ale pravděpodobně je součástí velice plastického systému rozmnožování tohoto druhu jako pojistka reprodukce i při nepříznivých podmínkách prostředí. Samice jsou totiž schopné produkovat potomstvo jak v případě páření pouze na podzim, tak i v případě, že se spářily pouze na jaře (Buřič a kol., nepublikovaná data). Mimoto byla u samic zjištěna schopnost produkovat potomstvo bez přispění samců – partenogeneticky – v případě, že samice neměla možnost se spářit se samcem (Buřič a kol., 2011). Rak pruhovaný je zatím jediným známým druhem v rámci řádu desetinožců, u něhož byl tento typ rozmnožování (tj. fakultativní partenogeneze) prokázán (více viz kapitola 7). Na základě morfologických studií se zdá, že se rak pruhovaný může s příbuznými druhy křížit (Smith, 1981a).

Vzhledem ke své velikosti má rak pruhovaný velmi vysokou plodnost, která může často přesáhnout 400 vajíček (Holdich a kol., 2006) o velikosti 1,5–2 mm (Kozák a kol., 2006). Nicméně plodnost je vysoce variabilní a přímo závislá na velikosti samice. V dostupné literatuře se můžeme setkat se širokým rozme-

zím uváděných plodností, a to mezi 31 až 555 vajíčky (Pieplow, 1938; Stucki, 2002; Kozák a kol., 2006). Díky kladení vajíček až na jaře se rak pruhovaný vyhýbá dlouhé rizikové inkubaci přes zimní období a zkracuje tak inkubační dobu na pouhých 40 až 50 dnů (Kozák a kol., 2006). Obvykle v červnu se pak z vajíček líhnou ráčata v I. vývojovém stádiu, která jsou pomocí háčků připevněna na pleopodech samice a jsou na ní plně závislá. Velice krátce po líhnutí, v intervalu 2–4 dní, se ráčata poprvé svlékají, stále ale zůstávají pevně přichycena na pleopodech samic. Přibližně týden po líhnutí se ráčata raka pruhovaného svlékají do III. vývojového stádia, které už není přímo závislé na matce, ale pohybuje se volně a aktivně vyhledává potravu (Andrews, 1907).

Pro severoamerické raky introdukované do Evropy je charakteristický rychlý růst a brzká pohlavní dospělost (Lindqvist a Huner, 1999), což rak pruhovaný splňuje. Během první vegetační sezóny ráčata obvykle absolvují 9 až 11 svlékání (Andrews, 1907; Price a Payne, 1984) a dokážou tak poměrně rychle „přerůst“ stejně stará ráčata nejhojnějšího původního druhu v Evropě, raka říčního (Kozák a kol., 2007). Na druhou stranu je u raka pruhovaného známá velmi vysoká mortalita v jeho prvním roce života, což může být důsledkem častého svlékání (Lindqvist a Huner, 1999) a zároveň vysokého stupně kanibalismu (Kozák a kol., 2007). Tyto ztráty jsou však kompenzovány vysokou plodností. Některými ráčaty dosažovaná celková délka těla 40–50 mm je dobrým předpokladem pro přežití zimy (Andrews, 1907; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2007).

Po dosažení pohlavní dospělosti se u raků růst zpravidla zpomaluje (Reynolds, 2002). U evropských druhů je obvyklé, že se dospělí samci svlékají dvakrát do roka a samice, které odchovávaly ráčata, pouze jedenkrát do roka (Skurdal a Taugbøl, 2002). Jinak je tomu u raka pruhovaného, jehož samice stihnou za vegetační období odchovat ráčata a zároveň se dvakrát svléknout (Buřič a kol., 2010b). Pieplow (1938) dokonce uvádí u dospělých samců i samic až tři svlékání během roku. Rak pruhovaný tak může na konci druhého roku dosahovat až 80 mm celkové délky těla a na konci třetího roku až 95 mm. Vzhledem ke krátkověkosti tohoto druhu se ale významnější část populace takového věku a velikosti nedožívá.

5.2.6. *Orconectes immunis* Calico (Papershell) crayfish

Popis druhu

Velikostně řadíme druh *Orconectes immunis* (obr. 5.21.) mezi menší raky. Celková délka těla zpravidla nepřesahuje 9 cm. Je uváděno, že se ve své domovině dožívá až pěti let (Caldwell a Bovbjerg, 1969 ex Bovbjerg, 1970; Pöckl a kol., 2006), v případě Evropy to ale bývá pouze dva a půl roku (Churchill, 2012b).

Tělo je zbarveno tmavě hnědě až šedozeleně, je však známé i modré zbarvení, vždy je však doprovázeno mramorováním. Ve středu zadní části hlavohrudi bývá patrné světlebéžové vzorování. Na svrchní straně zadečku se vyskytují čtyři tmavé pruhy, ty ale na rozdíl od raka pruhovaného probíhají v podélném směru (Holdich a kol., 2006).

Krunýř hlavohrudi je tenký (odtud jeden z anglických názvů „papershell“), hladký a nese jeden pár postorbitalních lišt. Za týlní brázdou je řada malých trnů, z nichž jeden je výraznější než ostatní. *Annulus ventralis* je u pohlavně dospělých samic zrohovatělý. Rostrum má hladké okraje a vybíhá v tupou špičku. V porovnání s rakem pruhovaným jsou boky hlavohrudi tohoto druhu méně otrněné a rostum je méně výrazné. Klepeta *O. immunis* jsou užší, prodloužená, bez výrazného zdrsnění povrchu a na své spodní straně špinavě bílá. Svrchní strana klepet je obvykle zbarvena stejně jako tělo, někdy bývá strakatá. Silně vyvinuté špičky prstů jsou typicky oranžové až červené, méně často růžové až fialové a nejsou ohraničeny tmavým proužkem (porovnej s *O. limosus* a *O. juvenilis*). Vnitřní strany pohyblivých prstů mají na své bázi výrazné zářezy. Zápěstí nesou jeden pár silně vyvinutých trnů. Na *ischiu* třetího páru pereopodů mají pohlavně aktivní samci vyvinutý pár háků využívaných při páření (Holdich a kol., 2006).



Obr. 5.21. Samice raka *Orconectes immunis* (foto Ch. Chucholl).

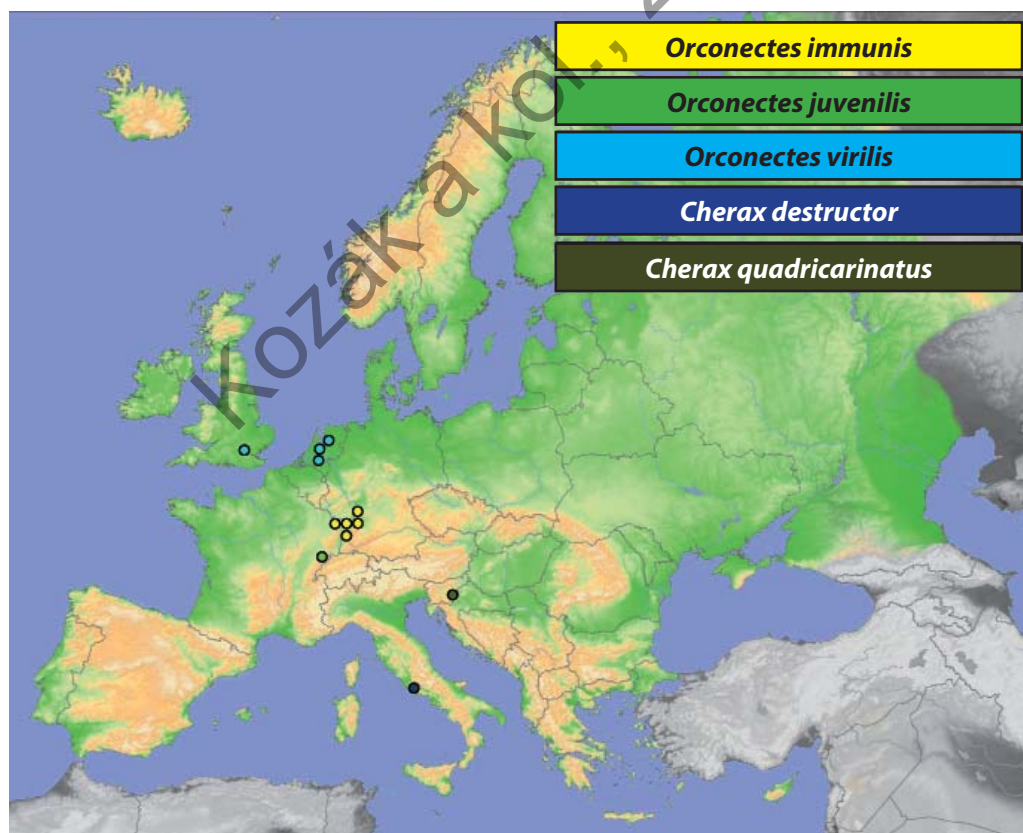
Rozšíření a popis biotopu

Rak *O. immunis* je jedním z nejrozšířenějších druhů Severní Ameriky, jehož původní areál sahá od Maine a Connecticutu až do východního Colorada a Wyomingu a od Alabamy na jihu až po kanadskou jižní Manitobu, Ontario a Quebec na severu (Hobbs, 1989). Genetické analýzy nicméně naznačují, že by mohlo jít podobně jako u jiných široce rozšířených raků čeledi Cambaridae o druhový komplex (Filipová a kol., 2011a). V současné době obývá *O. immunis* téměř třicet států USA a Kanady, v řadě z nich je však nepůvodním druhem (Taylor a kol., 2007). Šíření je přinejmenším zčásti způsobeno rybáři, kteří tento druh raka s oblibou využívají jako nástrahu při lovu ryb (DiStefano a kol., 2009).

Orconectes immunis byl zjištěn už i ve volných vodách Evropy (obr. 5.22.). Byl zaznamenán v přítoku Rýna v blízkosti města Bühl nedaleko Baden-Badenu v jižním Německu v polovině devadesátých let minulého století (Dussling a Hoffmann 1998; Dehus a kol., 1999). Tato populace vznikla s největší pravděpodobností následkem vysazení z akvarijního chovu. V rámci povodí se *O. immunis* začal úspěšně šířit, především po proudu. Dnes je znám jeho výskyt již z několika desítek lokalit a začíná pronikat i na území Francie (Gelman a kol., 2006; tab. 5.1.). Dokonce bylo zjištěno, že z těchto lokalit vytlačuje již dříve přítomné populace raka pruhovaného, který je sám považován za úspěšný invazivní druh. To jasně svědčí

o vysoké nebezpečnosti *O. immunis* (Chucholl a kol., 2008), a to i navzdory skutečnosti, že nepatří mezi nejagresivnější druhy raků (Tierney a kol., 2000).

V rámci Evropy osidluje stojaté vody, pomalu tekoucí přítoky Rýna i samotné hlavní koryto této řeky (Chucholl, 2009). Ve své domovině také obývá široké rozmezí habitatů od pomalých toků po rybníky a silniční příkopy (Hobbs, 1974). Preferuje zabahněné lokality s měkkým dnem, popřípadě jílovité podloží doprovázené bujnou vodní vegetací (Harris, 1901; Crocker a Barr, 1968; Berrill, 1978; Jansen a kol., 2009). Na rychleji tekoucích lokalitách se nevyskytuje, protože mu nevyhovuje rychlost proudění vody vyšší než $26 \text{ cm} \cdot \text{s}^{-1}$ (Rhoades, 1944b; Maude a Williams, 1983). Tento druh si s oblibou buduje hluboké nory, které mohou tvořit i komplexy. V případě potřeby, především při vysychání lokality, mohou být vchody do nor uzavřeny zátkou z bahna. V některých případech mohou být také zakončené takzvaným „komínem“, který vystupuje nad úroveň terénu. Nory jsou využívány při přezimování, kdy je lokalita zamrzlá, ale i během letních měsíců, během kterých může docházet k jejímu vyschnutí. Na lokalitách, kde výška vodní hladiny příliš nekolísá, je budování nor tímto druhem značně utlumené (Aiken, 1965; Bovbjerg, 1970). Především za rosy a deště je pro tohoto raka obvyklý pohyb po souši, který mu umožňuje šíření na nová území (Crocker a Barr, 1968). Celkově se jedná o druh značně odolný vůči organickému znečištění a nízkému obsahu kyslíku ve vodě (Wiens a Armitage, 1961; Bovbjerg, 1970) s teplotním optimem mezi 18 a 22°C (Crawshaw, 1974).



Obr. 5.22. Výskyt raků *Orconectes immunis*, *O. juvenilis*, *O. virilis*, *Cherax destructor* a *C. quadricarinatus* v Evropě. Ojedinelé nálezy raků rodu *Cherax* již byly hlášeny z několika dalších evropských zemí (viz text).

Životní cyklus a ekologie druhu

O biologii *O. immunis* v evropských podmínkách je známo velice málo a naprostá většina poznatků pochází ze Severní Ameriky.⁵ Jednotlivé biologické charakteristiky se však často liší, což nepřekvapí ani u druhů se širokou distribucí, kdy jsou podmínky prostředí jednotlivých populací často značně rozdílné, natož u komplexů kryptických druhů. Samci i samice *O. immunis* zpravidla dospívají na začátku druhého roku svého života při délce hlavohruď 20, resp. 23 mm. Pouze nejrychleji rostoucí jedinci dospívají za vhodných podmínek již na konci první vegetační sezóny ve věku 5,5 až 6 měsíců. K páření dochází v období, kdy se v populaci vyskytují reprodukčně aktivní samci, a probíhá během několika měsíců od poloviny července do začátku října, s vrcholem v průběhu srpna. Kladení vajíček je obvykle pozorováno na podzim během října a začátku listopadu, což není pro příslušníky čeledi Cambaridae zcela typické. Jak již však bylo naznačeno výše, může se i načasování kladení vajíček mezi populacemi značně lišit. Adams (2008) uvádí termín kladení vajíček u *O. immunis* v širokém rozmezí od září do začátku dubna. Plodnost samic úzce souvisí s jejich velikostí a v průměru bývá uváděna těsně pod hranicí 100 a 200 vajíček pro samice v prvním, resp. druhém roce reprodukce. Velikost vajíček může dosahovat širokého rozmezí 1,0–2,1 mm a k líhnutí dochází během dubna a května. Ráčata, která se ve třetím vývojovém stádiu začínají osamostatňovat, během léta rychle rostou a na konci září dosahují délky hlavohruď 13–29 mm (Tack, 1941; Bovbjerg, 1970; Simon a kol., 2005).

5.2.7. *Orconectes juvenilis*

Kentucky River crayfish

Popis druhu

Orconectes juvenilis (obr. 5.23.) je jedním ze šesti druhů, který mimo jiné společně se značně invazivním *O. rusticus* tvoří druhový komplex, jehož ustanovení předcházely dlouhé debaty. Mnoho studií totiž nezřídka ustanovovalo či přejmenovávalo druhy raků s odkazem na značnou morfologickou variabilitu mezi těmito „druhy“ a „poddruhy“. Tyto nálezy pak byly nezřídka zpochybňovány a vedly právě k výše nastíněným diskuzím (Rhoades, 1944a,b; Jezerinac, 1986; Taylor, 2000). Je tedy pravděpodobné, že přinejmenším některé údaje uváděné v dříve provedených studiích se mohou vztahovat právě k některému z těchto blízkých příbuzných raků a ne přímo k *O. juvenilis*.

Tohoto raka můžeme obecně označit za spíše menší druh zpravidla nepřesahující délku těla 9 cm a dožívající se maximálně věku 4 let (Hamr, 2002). Tělo, obdobně jako svrchní strana klepet, je obvykle zbarveno tmavě hnědě až šedohnědě. Výrazným znakem, který je ale shodný s rakem pruhovaným, jsou i hnědočervené proužky napříč články zadečku (Holdich a kol., 2006; Chucholl a Daudey, 2008).

Hlavohruď je hladká a nese jeden pár postorbitalních lišt. Areola je dobře patrná. Rostrum je středně velké s hladkými okraji. Klepeta jsou zrnitá a silně vyvinutá, což je patrné především u dospělých samců. Zbarvení klepet odpovídá zbarvení těla, může však být až nafialovělé. Špičky prstů klepet jsou oranžové až červené a obdobně jako u *O. limosus* ohraničené tmavým proužkem. Pohlavně aktivní samci mají na *ischiu* třetího páru pereopodů vyvinutý pár háků užívaný během páření (Taylor, 2000; Chucholl a Daudey, 2008).

⁵ Celou řadu biologických aspektů evropských populací tohoto druhu však ve své recentní publikaci uvádí Chucholl (2012b).



Obr. 5.23. Rak *Orconectes juvenilis* (foto G.A. Schuster).

Rozšíření a popis biotopu

Domovinou tohoto druhu jsou především lokality v povodí řeky Ohio v severoamerickém státě Kentucky a na jihu Indiany (Hobbs, 1974; Simon, 2001; Taylor a kol., 2007). V omezené míře se také vyskytuje ve Virginii, Západní Virginii a v nejsevernějších oblastech Tennessee (Hobbs a Shoup, 1942; Rorer a Simmons, 1975).

V Evropě je prozatím popsána pouze jediná populace tohoto raka, která se nachází v řece Dessoubre ve východní Francii poblíž švýcarských hranic (obr. 5.22.). Původně byli chybně označováni za v Americe široce rozšířený invazní druh *O. rusticus* (např. Holdich a kol., 2006), později však bylo potvrzeno, že se jedná právě o *O. juvenilis*, a to na základě morfologických (Chucholl a Daudey, 2008) i genetických (Filipová a kol., 2011a) analýz. Tito raci zde byli poprvé nalezeni na konci roku 2005, kdy bylo odloveno pouze několik jedinců. O rok později již obývali přinejmenším 700 m této řeky, což jasně potvrzuje jejich úspěšné šíření. Raci pocházeli ze dvou rybníků místní restaurace, která je nabízela jako delikatesu svým hostům (Holdich a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Chucholl a Daudey, 2008).

Ve své domovině obývá *O. juvenilis* především proudné písčito-kamenité potoky a řeky (Hobbs a Shoup, 1942; Taylor, 2000). Je však patrné, že s úspěchem dokáže osidlovat i stojaté vody, jako jsou rybníky či jezera (Rorer a Simmons, 1975; Chucholl a Daudey, 2008).

Životní cyklus a ekologie druhu

Množství dostupných informací o životním cyklu tohoto druhu je velmi omezené i z USA, natož pak z evropské populace. Přesto však můžeme vyvodit alespoň některé charakteristiky, které by měly být pro zástupce celého rodu *Orconectes* typické. Těmi jsou mimo jiné změna reprodukčně aktivních a neaktivních forem, které jsou patrné především u samců, a časné dospívání, které lze očekávat u většiny jedinců ve věku dvou let. Životní cyklus tedy můžeme označit za dosti rychlý s pravděpodobně značnou plodností a zvýšenou odolností vůči znečištění životního prostředí, což jsou společně se schopností přenášet račí mor důležité předpoklady pro kompetici s původními evropskými raky (Hamr, 2002; Chucholl a Daudey, 2008). Vzhledem k termínu líhnutí ráčat na přelomu května a června (Rhoades, 1944b) je pravděpodobné, že ke kladení dochází až na jaře, což je u zástupců rodu *Orconectes* běžnější (Hamr, 2002). Na základě morfologických i molekulárních metod byla zjištěna hybridizace mezi tímto druhem a blíže příbuzným *O. cristavarius* (Ziemba a kol., 2005; MacDonald a kol., 2006).

5.2.8. *Orconectes virilis*

Virile (Northern) crayfish

Popis druhu

Orconectes virilis (obr. 5.24.) je součástí stejnojmenného komplexu, který tvoří celá řada blízce příbuzných druhů. Vlastnímu *O. virilis* jsou v tomto ohledu nejbližší *O. deanae*, *O. nais* (Taylor a Knouft, 2006) a nově posaný *O. quinebaugensis* (Mathews a Warren, 2008), což bylo potvrzeno prostřednictvím molekulárních metod a v řadě případů podpořeno i na základě morfologických rozdílů. Podstatnou část komplexu však představují nově popisované linie (Mathews a kol., 2008). To je i případ raků z tohoto komplexu, introdukovaných do Evropy, jejichž genetický profil se neshodoval s žádnou dosud popsanou linií ze Severní Ameriky. Přesný zoogeografický původ těchto introdukovaných raků tudíž zůstával dlouho neznámý (Filipová a kol., 2010) a až nedávno byly nalezeny populace této linie v Kansasu (Williams, os. sděl., 2011). V současné době je již velmi složité, ne-li nemožné odlišit, zda dříve publikované studie hovoří o druhu *O. virilis* v úzkém smyslu, nebo o některém blízce příbuzném druhu. Případné nuance jsou však vzhledem k níže uváděným informacím již nad rámec této knihy, neboť ta referuje o tomto taxonu spíše v obecnějším pojetí.

Orconectes virilis je středně velký rak. Celková délka těla dospělých jedinců může dosahovat až 13 cm, obvykle je to však méně než 10 cm. Jedná se o krátkověký druh, který se dožívá tří, výjimečně až čtyř let. Zbarvení těla je obvykle olivově hnědé, v některých případech může být ale také žluté, modré či tmavě hnědé. Zbarvení se může v průběhu času měnit a úzce souvisí se zbarvením prostředí, ve kterém se raci vyskytují. V zadní části hlavohruďi bývá u typicky zbarvených jedinců patrný světlehnědý vzor, který je však méně výrazný než u *O. immunis*. Hlavodrud je hladká s jedním párem postorbitálních lišt. Za týlní brázdou je zformována řada výrůstků, z nichž jeden je dominantní. Rostrum má hladké, víceméně rovnoběžné okraje a nápadnou špičku. Klepeta jsou široká a zploštělá především u F I samců. Svrchní strana klepet bývá zbarvená obdobně jako zbytek těla. Může se ale i lišit a často bývá nažloutlá, stejně jako kráčivé končetiny. Spodní strana klepet je nejčastěji špinavě bílá. Prsty a vnitřní linie klepet nesou linii žlutě zbarvených výrůstků. Vnitřní strany zápěstí nesou jeden pár výrazných trnů. Ve střední části jednotlivých článků abdomenu se může vyskytovat tmavěhnědé vzorování, které však není výrazně zformováno do příčných (viz *O. limosus* a *O. juvenilis*) ani podélných (viz *O. immunis*) pruhů (Momot, 1967; Momot a Gall, 1971; Thacker a kol., 1993; Hamr, 2002; Holdich a kol., 2006).



Obr. 5.24. Rak *Orconectes virilis* ve svém přirozeném prostředí (foto P. Hamr).

Rozšíření a popis biotopu

Původní areál druhového komplexu *O. virilis* je značně široký s centrem výskytu ve vnitrozemí Severní Ameriky. Protože však byl téměř do dvaceti států introdukován, je dnes považován za nejrozšířenějšího raka tohoto kontinentu a vyskytuje se ve více než 40 státech USA a jihu Kanady. Zároveň byl introdukován také do severního Mexika (Campos-Gonzalez a Contreras-Balderas, 1985; Taylor a kol., 2007; Filipová a kol., 2010).

Z historie známe přinejmenším dva pokusy o vysazení tohoto druhu na evropský kontinent. První byl realizován již v roce 1897 ve Francii (Abrahamsson, 1973). Druhým byla introdukce v roce 1960 do Švédska. Tehdy se jednalo o vysazení 100 dospělců tohoto druhu původem z Wisconsinu. Obě introdukce však byly naštěstí neúspěšné, kdy přinejmenším v druhém případě byl jedním z možných faktorů vyšší věk vysazovaných jedinců (Svårdson, 1995; Holdich a kol., 2006). Z roku 2004 však bohužel pochází zpráva potvrzující výskyt *O. virilis* v blízkosti nizozemské vesnice Vinkeveen mezi městy Amsterdam a Utrecht s tím, že se pravděpodobně jedná o následek vysazení z akvaristického chovu. Vlastní introdukce však pravděpodobně proběhla již o několik let dříve, soudě podle značné početnosti a rozšíření tohoto druhu. V Nizozemsku je dnes již znám z několika set kilometrů vodních toků i ze stojatých vod a dále se šíří (obr. 5.22.) (Soes, 2007; Koese a Blokland, 2008). Z téže doby pochází i informace o výskytu raka pruhovaného (*O. limosus*) v Británii, konkrétně v povodí řeky Lee v Londýně (Holdich a Black, 2007). Později však bylo potvrzeno, že se v tomto případě jedná právě o *O. virilis* pocházejícího s největší pravděpodobností od nezodpovědného chovatele, který při svém stěhování řešil situaci již nechtěného chovu raků jejich vysazením do volné přírody (Ahern a kol., 2008). Nizozemská i anglická populace jsou geneticky obdobné, a patří tudíž do stejného druhu v rámci komplexu *O. virilis* (Filipová a kol., 2010).

Orconectes virilis je nejen geograficky značně rozšířený, ale v areálu svého původního výskytu velmi často představuje také nejpočetněji zastoupený račí druh (Jansen a kol., 2009; Loughman a kol., 2009). Vyskytuje se v různých typech nevysychajících vod, a to jak v tekoucích (potoky, řeky), tak i stojatých (jezera, rybníky). Můžeme jej také pozorovat ve společenstvech, která jsou obecně považována za odolná vůči znečištění životního prostředí (Clark a Lester, 2005). Na podmínky prostředí tedy není příliš náročný. Preferuje sice tvrdý substrát dna, ale určitá míra zabahnění pro něj není limitující (Ghedotti, 1998; Hamr, 2002). Vysychajícím rybníkům s periodickými kyslíkovými deficity se však vyhýbá, na rozdíl např. od *O. immunis* (Bovbjerg, 1970). Ačkoliv si *O. virilis* zpravidla nebuduje nory (Aiken, 1965, 1968; Hamr, 2002), jsou známy populace, které budují celé komplexy nor, kdy velcí jedinci dokáží vyhloubit více než 1 m hlubokou noru v průběhu 24 hodin (Hazlett a kol., 1974; Hazlett a Rittschof, 1985). Také tyto rozdíly v chování by mohly naznačovat, že se ve skutečnosti jedná o odlišné druhy tohoto komplexu.

Životní cyklus

Samci i samice *O. virilis* obvykle dosahují pohlavní dospělosti při délce hlavohrudi 23–27 mm ve věku jednoho roku (po prvním svlékání na počátku druhé vegetační sezóny), méně obvykle až později (Momot, 1967; Weagle a Ozburn, 1972). Nejmenší popsaná samice s vajíčky však měla délku hlavohrudi pouhých 13,9 mm (Corney, 1987). V závislosti na zeměpisné poloze dochází k páření zpravidla na přelomu léta a podzimu (srpen, září). Méně často bylo pozorováno páření také v průběhu zimy a na jaře. Ke kladení vajíček dochází nejčastěji v dubnu či květnu a líhnutí ráčat je pozorováno za 6 až 8 týdnů (Momot, 1967; Weagle a Ozburn, 1972; Mitchell a Smock, 1991).

Počet vajíček je u tohoto druhu obvykle v rozmezí 20 až 310 kusů (průměr okolo 200) s tím, že jejich počet lineárně roste s velikostí samice. Plodnost je sice nejvyšší ve třetím roce reprodukce, ale tak staré samice jsou v populaci spíše vzácností. Často jsou u nich také pozorovány vysoké ztráty vajíček způsobené pravděpodobně jejich špatným připevněním na pleopody (Momot, 1967; Weagle a Ozburn, 1972; Corney, 1987). Ráčata v prvním roce života intenzivně rostou a často se svlékají. Jednoletí samci se svlékají 3–4krát. Starší samci prodělávají již jen dvě svlékání v průběhu vegetační sezóny (na začátku a konci léta) a samice pouze jedno (ve vrcholném létě po osamostatnění ráčat), což se také projevuje na jejich menším vzrůstu (Weagle a Ozburn, 1972). Jen za příznivých podmínek a spíše výjimečně se samci dokáží svléci třikrát a samice dvakrát (Hazlett a Rittschof, 1985). Během svlékání dochází u samců k cyklickým změnám mezi reprodukčně aktivní a neaktivní formou.

Orconectes virilis při svém přemnožení negativně ovlivňuje vodní vegetaci na lokalitách svého výskytu a v případě intenzivního budování nor také způsobuje nežádoucí zákal vody a erozi břehů (Soes a Koese, 2010). Za určitých okolností může mít výskyt a šíření *O. virilis* na nových lokalitách další nepříjemné následky, jak bylo pozorováno v případě introdukované populace v řece Yampa v severovýchodním Koloradu. *Orconectes virilis* sloužící jako potrava introdukovanému okounkovi černému (*Micropterus dolomieu*) svou přítomností urychlil šíření této nepůvodní dravé ryby, což pochopitelně mělo negativní dopady na původní ichtyofaunu (Martinez, 2012).

Invaze *O. virilis* může mít za následek také vytlačení původních druhů raků, jak již bylo v Severní Americe několikrát dokumentováno. Názornými příklady mohou být redukce populací *O. immunis* kvůli vyšší agresivitě *O. virilis* (Bovbjerg, 1970) nebo úbytek *Cambarus b. bartonii*, *O. obscurus* a *O. limosus* v některých lokalitách (Schwartz a kol., 1963; Kilian a kol., 2010; Swecker a kol., 2010). Situace v případě *O. limosus* však není zcela jednoznačná, což potvrzují nálezy z Řeky svatého Vavřince, kde pravděpodobně dochází naopak k vytlačování *O. virilis* tímto druhem (Hamr, 2002). Pravdou však zůstává, že i *O. virilis*, resp. některá z jeho linií, je na mnoha lokalitách devastován dalším invazivním račím druhem, kterým je *O. rusticus* (Taylor a Redmer, 1996), což bývá mimo jiné dáváno do souvislosti s vyšší

agresivitou (Hill a Lodge, 1999), většími klepety (Garvey a Stein, 1993) a vyšší plodností posledně jmenovaného druhu (Hamr, 2010). Je ale možné, že se jednotlivé druhy tohoto komplexu liší i v agresivitě a schopnosti konkurovat jiným druhům raků, což by mohlo vysvětlovat i různé výsledky vzájemných interakcí.

5.2.9. *Cherax destructor* Yabby

Popis druhu

Ačkoliv je anglickým názvem yabby označováno hned několik druhů australských raků, můžeme z tohoto pohledu označit raka *Cherax destructor* (obr. 5.25.) za nejtypičtějšího představitele. Zároveň se jedná o druh, který je pravděpodobně nejznámějším zástupcem tohoto rodu i nejznámějším australským rakem vůbec. Jedná se o poměrně velký druh, který však většinou nepřesahuje celkovou délku těla 15 cm a váhu 150 g. Výjimečně však byli pozorováni jedinci vážící až 350 g. Obvykle se dožívá tří let, ale pravděpodobné maximum je okolo šesti let.

Zbarvení těla bývá v přírodním prostředí dosti variabilní, od béžové až po téměř černou. Jedinci držení v zajetí jsou obvykle modrošedí, mezi akvaristy je však do značné míry rozšířena modrá varieta a mohou být i červení nebo žlutí. Hlavohrud' je hladká a nese jeden pár postorbitálních lišt, které dále vyběhají do dvou kýlů, na povrchu přední části hlavohrudí dobře patrných. Před ani za týlní brázdou nejsou zformovány výraznější trny. Rostrum je malé se širokouází, jeho zužující se okraje jsou hladké a střední rýha nevýrazná. Klepeta jsou výrazně vyvinutá a hladká. *Propodus* bývá o něco málo delší než pohyblivý prst. Svrchní strana klepet nese víceméně identické zbarvení jako samotné tělo, jejich spodní strana je ale zpravidla špinavě bílá nebo šedá (Hutchings, 1988; Mosig, 1998; Withnall, 2000; Holdich a kol., 2006).



Obr. 5.25. Rak *Cherax destructor* – modrá varieta (foto J. Ševčík).

Rozšíření a popis biotopu

Cherax destructor je co do své distribuce nejrozšířenějším australským rakem, jehož značná část areálu připadá na aridní a semiaridní oblasti tohoto kontinentu (Horwitz a Knott, 1995; Nguyen a kol., 2004). Jeho původní distribuce je vázaná především na východní Austrálii (státy Nový Jižní Wales, Victoria a Jižní Austrálie) (Holdich a kol., 2006). Můžeme se s ním setkat ale také v Queenslandu a části Severního teritoria (Withnall, 2000). Do Západní Austrálie byl za účelem chovu introdukován v roce 1932. Z chovů však unikl do volné přírody. Tato skutečnost bohužel měla negativní dopady nejen na původní endemické druhy raků, ale i na nově osídlené ekosystémy (Horwitz, 1990; Jasinska a kol., 1993; Beatty a kol., 2005b). Ve výše jmenovaných státech je *C. destructor* v současné době často chován pro komerční využití (především rekreační lov raků, rybářská nástraha a konzum).

Do Evropy, konkrétně do Španělska, byl tento druh poprvé introdukován v roce 1983. Raci pocházeli z chovu v Kalifornii (USA) a byli vysazeni na lokalitu v blízkosti města Girona v Katalánsku. V následujících dvou letech byly realizovány další introdukce poblíž Zaragozy v Aragonii a výskyt byl později potvrzen i v provincii Navara. V roce 2005 byly dvě navarské populace eradikovány pomocí račího moru, na který jsou tyto raci značně citliví (Bolea, 1996; Holdich a kol., 2006). Stejným způsobem pak byly ve Španělsku zlikvidovány i všechny zbývající známé populace tohoto druhu (Dieguez-Urbeondo, os. sděl., 2012). Již od počátku devadesátých let minulého století byly v Itálii realizovány pokusy o využití *C. destructor* v uzavřených intenzivních chovech pro komerční využití, které byly lokalizovány především ve střední a severní části země (D'Agaro a kol., 1999). Nedávno ale bylo zjištěno, že i tento druh založil ve volné přírodě úspěšně se rozmnožující populaci (obr. 5.22.) (Scalici a kol., 2009). Jeden exemplář byl také nalezen ve švýcarském kantonu Aargau, k založení životaschopné populace však nedošlo (Hefti a Stucki, 2006). Značným rizikem napříč evropskými státy stále zůstává dostupnost živých jedinců v restauracích (pro konzum), internetových obchodech i mezi akvaristy. Riziko uchycení tohoto druhu z důvodů úniku či neuváženého nebo záměrného vysazení je především v teplejších regionech kontinentu vysoké.

Cherax destructor obývá široké spektrum habitatů od prameništ, přes horské a subtropické potoky, řeky, jezera a bažiny. Významné lokality v původním areálu také představují nádrže a vodní systémy primárně vybudované za účelem hospodářského využití (pitná voda, závlahy), které též široce kolonizoval. Obecně je ale běžnější ve stojatých vodách (Merrick, 1993; Holdich a kol., 2006). Většina lokalit se nachází v oblastech s vysokými letními teplotami a nízkými srážkovými úhrny. Vysychání lokalit a s ním související kyslíkové deficity vedly k tomu, že příslušníci tohoto druhu rozvinuli schopnost využívat k dýchání v případě potřeby i vzdušný kyslík (Morris a Callaghan, 1998a, 1998b). Při vyschnutí lokality a především při dlouhodobých obdobích sucha si navíc dokážou příslušníci tohoto rodu budovat hluboké nory na úroveň hladiny spodní vody, kde mohou přežívat po dobu až několika let (Riek, 1969 ex Johnston a Robson, 2009). Na lokalitách nejvíce preferovaných tímto druhem se zpravidla vyskytuje dostatek vodní vegetace a dno pokryté sedimentem. Takové podmínky spojené s mírným zákalem vody totiž poskytují rakům lepší úkryty před predátory (Withnall, 2000).

Životní cyklus a ekologie druhu

Dosažení pohlavní dospělosti můžeme pozorovat u tohoto druhu za vhodných podmínek velmi záhy, a to již při hmotnosti okolo 20 g a stáří méně než jeden rok (Holdich a kol., 2006). Páření je vázáno na vze-stup teploty vody nad 15 °C a prodlužování světelné délky dne. Je obvykle pozorováno od časného jara do poloviny léta. Samice jsou velmi plodné a především podle své velikosti mohou klást až 1 400 vajíček (Ackefors, 2000; Withnall, 2000), obvykle je to ale 300 až 500 (Semple a kol., 1995; Austin, 1998). Doba inkubace je poměrně krátká a v závislosti na teplotě trvá 19 až 40 dní (Morrisy a kol., 1990 ex Lawrence

a Jones, 2002). Po osamostatnění ráčat ve třetím vývojovém stádiu jsou samice za vhodných podmínek prostředí (teplota vody alespoň 18 až 20 °C a světelná délka dne více než čtrnáct hodin) schopny podstoupit další páření a rozmnožit se tak až pětkrát za rok.

Jedná se o vysoce přizpůsobivý a rychle rostoucí druh (Beatty a kol., 2005b; Jerry a kol., 2005), který se kromě výrazného budování nor, což výrazně komplikuje výlov rybníků na farmách, vyznačuje také vysokou agresivitou a teritorialitou (Semple a kol., 1995; Baird a kol., 2006; Seebacher a Wilson, 2006).

5.2.10. *Cherax quadricarinatus* Redclaw

Popis druhu

Rak *Cherax quadricarinatus* (obr. 5.26.) je znám pod celou řadou jmen, nejčastěji je však nazýván *redclaw*. Začlenění tohoto raka do rámce této kapitoly je dáno jednak jeho nesporným významem v akvakultuře (kapitola 10), značnou oblibou mezi akvaristy, ale i jeho nedávno odhaleným výskytem v Evropě. Jedná se o velký druh, který může dosahovat délky okolo 25 cm, hmotnosti přesahující 600 g a dožívat se věku čtyř až pěti let.

Navzdory značné variabilitě zbarvení je tělo tohoto druhu nejčastěji modré až modrozelené. Klouby klepet, kráčivých nohou a spojení jednotlivých článků abdomenu bývá béžové až červené. Hlavohruď je hladká a nese jeden pár dlouhých postorbitálních listů, které stejně jako u *C. destructor* dále vyběhají do dvou kýlů. Za týlní brázdou jsou zformovány trny, z nichž jeden pár je vyvinut výrazněji. Rostrum je úzké s víceméně rovnoběžnými okraji, nese tři páry bočních trnů a je zakončené dlouhou špičkou. V zadní části vybíhá rostrum do dvou kýlů. Přední část hlavohrudi tedy dohromady nese čtyři takovéto útvary. Střední rýha není přítomna. Klepeta jsou hladká s rovnými vnitřními okraji. Vnější okraje klepet dospělých samců jsou méně kalcifikované a nesou jasně červené až oranžové skvrny. Od těchto skvrn je odvozen i anglický název tohoto druhu, který znamená „rudé klepeto“. Báze tykadel, jež mohou být dokonce delší než samotné tělo, nesou výrazný trn (Holdich a kol., 2006; Johnson, 2010).



Obr. 5.26. Rak *Cherax quadricarinatus*. Vlevo dospělý samec s červenooranžovou skvrnou na vnější straně klepeta. Vpravo samice se snůškou vajec (foto C. Papacosta).

Rozšíření a popis biotopu

Původní areál rozšíření tohoto druhu představují australské státy Queensland a Severní teritorium společně s povodími na jihovýchodě Papui-Nové Guinei (Lawrence a Jones, 2002; Wingfield, 2008). V rámci kontinentu však byl bohužel introdukován i do všech zbývajících států, především kvůli jeho přednostem z pohledu akvakulturního chovu (Doupé a kol., 2007; Austin a kol., 2009). Mnohem zásadnějšího rozšíření se však dostalo tomuto druhu mimo Austrálii. Výskyt *C. quadricarinatus* je dnes znám například z USA (Thompson a kol., 2004), Mexika (Bortolini a kol., 2007), Karibiku (Williams a kol., 2001), Argentiny (Vigliano a Darrigran, 2002) a Ekvádoru (Wickins a Lee, 2002). Na asijském kontinentu byl vysazen do Izraele (Snovsky a Galil, 2011), Číny (Ackefors, 2000), Singapuru, Japonska, Malajsie a na Taiwan (Ahyong a Yeo, 2007; Belle a Yeo, 2010). Je znám ale také z jižní Afriky (De Moor, 2002) a Nové Kaledonie (Eldredge, 2000).

V Evropě je tento druh široce dostupný pro akvaristické účely, ale i pro konzumaci. V Itálii je chován v akvakultuře (D'Agaro a kol., 1999). Z Nizozemska, Anglie a opakovaně i z Německa byly hlášeny informace o jeho výskytu v přírodních lokalitách. Prozatím se však zdá, že ani v jednom z těchto případů nedošlo k založení rozmnožující se populace a jednalo se pouze o jednotlivé exempláře (Soes, 2008; Holdich a kol., 2009; Holdich a Sibley, 2009). Rozvíjející se populace byla ale recentně popsána ve slovinském mrtvém říčním rameni Topla, které má díky horkým pramenům vyšší teplotu. Jeho další šíření do přilehlých povodí se však za současných klimatických podmínek nepředpokládá (obr. 5.22.) (Jaklič a Vrezec, 2011).

Cherax quadricarinatus obývá širokou paletu habitatů, které mu v jeho domovině skýtají tekoucí vody, jezera a laguny tropického a subtropického pásma. Vyhovují mu tvrdé členité substráty, ve kterých nachází dostatek potravy a především během svlékání také určitou ochranu. Během období sucha se raci stahují do úkrytů a míst se zbytky vody, kde vyčkávají do příchodu dešťů (Wingfield, 2002; Holdich a kol., 2006).

Životní cyklus a ekologie druhu

Cherax quadricarinatus dosahuje za vhodných podmínek časně pohlavní dospělosti, a to již ve věku šesti až devíti měsíců a velikosti 30 až 70 g, obvykle je to ale více než 100 g (Wingfield, 2002; Holdich a kol., 2006). Páření a následné kladení vajíček je vázané na vzestup teplot a prodlužování světelné délky dne, a nejčastěji k němu tedy dochází na jaře a v létě (Jones, 1995; Barki a kol., 1997). Za příznivých podmínek (teplota více než 23 °C) se však tento druh dokáže rozmnožovat v podstatě celoročně (tři až pětkrát) (Merrick a Lambert, 1991 a Wingfield, 2000 ex Ackefors, 2000). Pleopodální plodnost obvykle dosahuje širokého rozmezí od 200 do 1 000 ks a úzce souvisí s hmotností samic (King, 1993b; Jones, 1995). Plodnost výše zmíněného druhu *C. destructor* je však přibližně jedenapůlkrát vyšší (Austin, 1998). Vajíčka *C. quadricarinatus* se vyvíjejí při teplotách 20 až 32 °C a inkubace zpravidla trvá tři až čtyři týdny (King, 1993a). Juvenilové se osamostatňují ve třetím vývojovém stádiu (García-Guerrero a kol., 2003). Ráčata obvykle vykazují rychlý růst (50 až 90 g za osm až dvanáct měsíců; Wingfield, 2002), může to však být i podstatně více, např. 65 až 90 g za 117 dní (Thompson a kol., 2004). V případě samců dochází k významnému zpomalení růstu ve dvou letech při hmotnosti okolo 400 g (Holdich a kol., 2006).

Jedná se tedy o vysoce plodný a rychle rostoucí druh, který je poměrně málo agresivní a pouze v omezené míře si buduje nory. Je tolerantní vůči organickému zatížení vody, nízkému obsahu kyslíku a řadě nemocí. Lze jej relativně snadno rozmnožovat a chovat v kontrolovaných podmínkách. Navíc se vyznačuje vysokou výtěžností masa, které je na trhu vysoce ceněno a jeho využití v akvakultuře tedy není překvapivé (Du Boulay a kol., 1993; Medley a kol., 1993; Jones, 1995; Holdich a kol., 2006). Ačkoliv je

odolný také vůči nízkým teplotám (krátkodobě přežívá teplotu 3 °C), není schopný dlouhodobě přežívat ve vodách o teplotě pod 10 °C (Semple a kol., 1995). Riziko jeho uchycení by však nemělo být podceňováno, vezmeme-li navíc v úvahu, že *C. quadricarinatus* může být nakažen celou řadou u evropských raků prozatím nepopsaných nemocí (Edgerton a kol., 2002; Longshaw, 2011). Přesto se jedná o druh citlivý vůči račímu moru a jeho významnější rozšíření v teplotně příznivějším jihoevropském regionu se nezdá pravděpodobné. Značná část zdejších lokalit již totiž byla, popř. v krátké době bude osídlena severoamerickým rakem červeným (Holdich a kol., 2006; Soes a Koese, 2010; Aquiloni a kol., 2011).

5.2.11. *Cherax cainii* *Cherax tenuimanus*

Smooth marron *Hairy marron*

Popis druhu

Posledním druhem této kapitoly je rak v minulosti jednotně označovaný anglickým názvem marron (*Cherax tenuimanus*). V nedávné době ale bylo zjištěno, že pod názvem marron se skrývají hned dva blízce příbuzné druhy, a to vlastní *Cherax tenuimanus*, nazývaný „hairy marron“, a *C. cainii*, označovaný jako „smooth marron“ (Austin a Ryan, 2002; Munasinghe a kol., 2004). V tomto duchu však dříve publikované práce pod názvem marron v naprosté většině případů referují o druhu *C. cainii* (obr. 5.27.), jenž je hospodářsky podstatně významnější a o kterém bude především pojednávat následující pasáž. Debaty o výše nastíněných změnách druhových jmen, které byly a stále jsou do určité míry matoucí, by mělo definitivně ukončit až rozhodnutí Mezinárodní komise pro zoologickou nomenklaturu (International Commission on Zoological Nomenclature) (Molony a kol., 2006). V tomto kontextu je také nutné předeslat, že na rozdíl od výše uvedených raků není důvodem k zařazení tohoto druhu do této kapitoly jeho výskyt v evropských vodách (spíše výjimečně se s ním můžeme setkat v zájmových chovech nebo v restauracích za účelem konzumu), ale především jeho význam ve světové akvakultuře (Molony a kol., 2000; Wingfield, 2008). *Cherax cainii* je značně velký druh raka, který může dorůstat délky okolo 40 cm a dosahovat hmotnosti přes 2 kg a jedná se tedy o jednoho z největších raků i sladkovodních bezobratlých vůbec. Dožívá se přinejmenším pěti let, především s ohledem na dosahované velikosti to ale pravděpodobně může být až čtrnáct let (Holdich a kol., 2006).

Zbarvení *C. cainii* je obvykle černé až hnědé. V přírodě vzácná kobaltově modrá varieta je rozšířená především mezi akvaristy. Hlavohrud' nese jeden pár dlouhých postorbitalních lišt, které dále vybíhají do dvou kýlů. Za týlní brázdou je zformována řada trnů. Rostrum je dlouhé s víceméně rovnoběžnými okraji, nese tři páry bočních trnů a je zakončené výraznou špičkou. Střední rýha není přítomna. V zadní části vybíhá rostum do dvou kýlů, přítomný je i jeden kýl ve střední části hlavohrudi. Přední část hlavohrudi tedy nese pět těchto útvarů. Zadní část hlavohrudi a články abdomenu mají na svém povrchu výrazné výrůstky. Klepeta jsou hladká, poměrně úzká a mají kleštovitý tvar. Vnitřní strany obou prstů nesou nápadné výrůstky. Na svrchní straně telsonu jsou dva malé trny (Holdich a kol., 2006). *Cherax tenuimanus* se od výše uvedeného *C. cainii* morfologicky odlišuje ve dvou hlavních charakteristikách na hlavohrudi: je to dobře patrné obrvení jejího povrchu (od něhož je odvozeno i anglické označení „hairy“, tj. chlupatý) a delší střední kýl (obr. 5.22.) (Austin, 2002). Kříženci s *C. cainii* (viz níže) jsou však také obrveni a jejich identifikace je možná pouze pomocí molekulárních metod (Lawrence, 2002).



Obr. 5.27. Rak *Cherax cainii* (foto Ch. Lukhaup).



Obr. 5.28. Rak *Cherax tenuimanus* (vlevo) se od *C. cainii* (vpravo) odlišuje především brvami na povrchu hlavohrudi (foto Department of Fisheries, The Government of Western Australia).

Rozšíření a popis biotopu

Původní areál rozšíření *C. cainii* je dosti malý a nachází se na jihozápadě Západní Austrálie mezi městy Harvey a Albany (v řece Kent). Především díky vysazování do přírodních lokalit i umělých nádrží a kanálů jej však dnes můžeme běžně nalézt na území několikanásobně větším, a to mezi městy Geraldton a Esperance (Beatty a kol., 2005a; Holdich a kol., 2006). Hlavně za účelem chovu ale začal být introdukován i do všech ostatních australských států s výjimkou Severního teritoria. Z produkčního hlediska byla úspěšná především introdukce do Jižní Austrálie (Wingfield, 2008; Austin a Bunn, 2009). Podstatný význam mají introdukce i do dalších oblastí, jako je Chile, Čína, Japonsko, Taiwan, Jižní Afrika, Zimbabwe, USA, Panama, karibské ostrovy a Nový Zéland (Holdich, 1988; McDowall, 1988 ex Bryant a Papas, 2007; Lawrence a Morrissey, 2000).

Cherax cainii ve svém původním areálu, jenž je do značné míry zalesněný a vyznačuje se vysokými srážkovými úhrny, obývá nevysychající neznečištěné kyslíkaté toky a hlubší stojaté vody. Preferuje písčité substráty s místy, kde dochází k akumulaci detritu a vyhovují mu členité habitaty jako popadané stromy a skály (Semple a kol., 2005; Holdich a kol., 2006).

Cherax tenuimanus se na rozdíl od výše popsaného široce rozšířeného druhu vyskytuje v jediném povodí, kterým je řeka Margaret na jihozápadě Západní Austrálie (Austin a Ryan, 2002; Nguyen a kol., 2002), a to pouze v jeho nejvýše položených úsecích (Bunn a kol., 2008).

Životní cyklus a ekologie druhu

Ačkoliv můžeme v biologii tohoto druhu pozorovat značnou plasticitu (Beatty, 2005), lze obecně říci, že pohlavní dospělosti dosahuje *C. cainii* nejdříve ve dvou, obvykle však až ve třech letech. Páření je pozorováno na jaře a úzce souvisí se vzestupem teploty vody nad 11 °C a prodloužením světelné délky dne nad 12 hodin (Mills a kol., 2004 ex Lawrence a Jones, 2002). Průměrná plodnost samic je 200 až 300 vajíček, rozmezí obvyklých hraničních hodnot je však poměrně značné (90–900). Tato plodnost je však poměrně nízká, vezmeme-li v úvahu velikost tohoto druhu. Délka inkubace je 12 až 16 týdnů. Od jedné samice bývá získáno 150 až 250 osamostatněných ráčat ve třetím vývojovém stádiu (Lawrence a Jones, 2002; Holdich a kol., 2006). Podstatnou skutečností ale zůstává fakt, že na rozdíl od *C. destructor* nebo *C. quadricarinatus* se rozmnožuje pouze jednou do roka (Semple a kol., 2005). Růst je rychlý a ve věku jednoho roku váží *C. cainii* 60 až 150 g, ve dvou letech to může být až 300 g (Holdich a kol., 2006). V tomto ohledu je pro akvakulturní potřeby výhodnější využívat především rychleji rostoucí populace (Lawrence a Morrissy, 2000; Lawrence, 2007).

V porovnání s *C. destructor* a *C. quadricarinatus* je *C. cainii* tolerantnější vůči vyšší salinitě vody. Na druhou stranu se ale vyznačuje vyššími nároky na obsah rozpuštěného kyslíku, má nižší teplotní optimum (17,5 až 24,5 °C) a celkově mu vyhovuje spíše stabilní prostředí (Bryant a Papas, 2007). Obecně je *C. cainii* považován za druh, který si nebuduje nory, ale spíše pouze jednoduché prohlubně pod kameny či kládami (Clunje a kol., 2002). Budování nor se spíše vyskytuje u populací v přehradách, kde je úkrytových možností velice málo (Mosig, 1998 ex Bryant a Papas, 2007). Populace v nádržích s nedostatkem úkrytů bývají často značnou měrou limitovány introdukovaným okounem říčním (*Perca fluviatilis*) (Molony a Bird, 2005).

Poměrně důležitou skutečností je, že *C. cainii* byl v minulosti také introdukován do jediného povodí s *C. tenuimanus* (řeka Margaret), se kterým se začal křížit. To je jeden z podstatných faktorů, proč *C. tenuimanus* ze spodních a středních úseků řeky již prakticky vymizel. Na příkladu jedné z místních populací bylo demonstrováno, že k 70% poklesu *C. tenuimanus* v zastoupení obou těchto druhů došlo v průběhu pouhých sedmi let, a faktické vymizení *C. tenuimanus* je možné odhadovat na 13–14 let od doby, kdy došlo k introdukci *C. cainii* (Austin a Ryan, 2002; Nguyen a kol., 2002). *Cherax tenuimanus* se dnes vyskytuje pouze v nejvyšších zalesněných částech povodí, bohužel zpravidla již sympatricky s *C. cainii* (Bunn a kol., 2008).

LITERATURA

- Abrahamsson, S., 1966. Dynamics of an isolated population of the crayfish *Astacus astacus* Linné. *Oikos* 17: 96–107.
- Abrahamsson, S.A.A., 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos* 22: 373–380.
- Abrahamsson, S., 1973. Methods for restoration of crayfish waters in Europe. The development of an industry for production of young of *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Freshwater Crayfish* 1: 203–210.
- Abrahamsson, S.A.A., Goldman, C.R., 1970. Distribution, density, and production of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) in Lake Tahoe, California – Nevada. *Oikos* 21: 83–91.
- Ackefors, H.E.G., 2000. Freshwater crayfish farming technology in the 1990s: a European and global perspective. *Fish and Fisheries* 1: 337–359.
- Ackefors, H., Gydemo, R., Westin, L., 1989. Growth and survival of juvenile crayfish *Astacus astacus* in relation to food and density. In: De Pauw, N., Jaaspers, E., Ackefors, H., Wilkins, N. (Eds), *Aquaculture – a biotechnology in progress*, European Aquaculture Society, Bredene, Belgie, 383–391.
- Adams, S.B., 2008. Female reproductive characteristics of three species in the *Orconectes* subgenus *Triselleiscens* and comparisons to other *Orconectes* species. *Freshwater Crayfish* 16: 147–153.
- Ahern, D., England, J., Ellis, A., 2008. The virile crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae), identified in the UK. *Aquatic Invasions* 3: 102–104.
- Ahyong, S.T., Yeo, D.C.J., 2007. Feral populations of the Australian red-claw crayfish (*Cherax quadricarinatus* von Martens) in water supply catchments of Singapore. *Biological Invasions* 9: 943–946.
- Aiken, D.E., 1965. Distribution and ecology of three species of crayfish from New Hampshire. *American Midland Naturalist* 73: 240–244.
- Aiken, D.E., 1968. The crayfish *Orconectes virilis*: Survival in a region with severe winter conditions. *Canadian Journal of Zoology* 46: 207–211.
- Alcorlo, P., Otero, M., Crehuet, M., Baltanás, A., Montes, C., 2006. The use of the red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*, Girard) as indicator of the bioavailability of heavy metals in environmental monitoring in the River Guadiamar (SW, Spain). *Science of the Total Environment* 366: 380–390.
- Alekhnovich, A., Kulesh, V., 1996. Comparative analysis of reproduction of narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus* Esch. (Crustacea: Decapoda: Astacidae), in its eastern areas. *Freshwater Crayfish* 11: 339–347.
- Alonso, F., Temiño, C., Diéguez-Urbeondo, J., 2000. Status of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet, 1858) in Spain: distribution and legislation. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 356: 31–54.
- Anastácio, P.M., Correia, A.M., Menino, J.P., Martins da Silva, L., 2005. Are rice seedlings affected by changes in water quality caused by crayfish? *Annales de Limnologie – International Journal of Limnology* 41: 1–6.
- Anderson, M.B., Reddy, P., Preslan, J.E., Fingerman, M., Bollinger, J., Jolibois, L., Maheshwarudu, G., George, W.J., 1997. Metal accumulation in crayfish, *Procambarus clarkii*, exposed to a petroleum-contaminated bayou in Louisiana. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 37: 267–272.

- Andrews, E.A., 1907. The young of the crayfishes *Astacus* and *Cambarus*. Smithsonian Contribution to Knowledge, Part of Volume XXXV, No. 1718. Smithsonian Institution. Washington, 79 pp.
- Aquiloni, L., Martín, M. P., Gherardi, F., Diéguez-Urbeondo, J., 2011. The North American crayfish *Procambarus clarkii* is the carrier of the oomycete *Aphanomyces astaci* in Italy. Biological Invasions 13: 359–367.
- Arrignon, J.C.V., 1996. Status of foreign crayfish in France. Freshwater Crayfish 11: 665–670.
- Austin, C.M., 1998. A comparison of the clutch and brood size in the red-claw, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) and the yabby, *C. destructor* (Clark) (Decapoda: Parastacidae). Aquaculture 167: 135–145.
- Austin, C., 2002. What do we know about the genetic diversity and taxonomy of marron? In: Molony, B. (Ed.), Scientific Workshop on the Margaret River Marron, Perth, Austrálie, 13–19.
- Austin, C. M., Bunn, J., 2009. *Cherax cainii*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 4. listopadu 2011.
- Austin, C.M., Ryan, S.G., 2002. Allozyme evidence for a new species of freshwater crayfish of the genus *Cherax* Erichson (Decapoda: Parastacidae) from the south-west of Western Australia. Invertebrate Systematics 16: 357–367.
- Austin, C.M., Jones, C., Wingfield, M., 2009. *Cherax quadricarinatus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 1. listopadu 2011.
- Avault, J.W., Jr., 1972. Crawfish farming in the United States. Freshwater Crayfish 1: 239–250.
- Baird, H.P., Patullo, B.W., Macmillan, D.L., 2006. Reducing aggression between freshwater crayfish (*Cherax destructor* Clark: Decapoda, Parastacidae) by increasing habitat complexity. Aquaculture Research 37: 1419–1428.
- Balik, I., Cubuk, H., Özkök, R., Uysal, R., 2005. Some biological characteristics of crayfish (*Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823) in Lake Eğirdir. Turkish Journal of Zoology 29: 295–300.
- Barbaresi, S., Gherardi, F., 2000. The invasion of the alien crayfish *Procambarus clarkii* in Europe, with particular reference to Italy. Biological Invasions 2: 259–264.
- Barki, A., Levi, T., Hulata, G., Karplus, I., 1997. Annual cycle of spawning and molting of the crayfish, *Cherax quadricarinatus* under laboratory conditions. Aquaculture 157: 239–249.
- Beatty, S.J., 2005. Translocations of freshwater crayfishes: contributions from life histories, trophic relations and diseases of three species in Western Australia. Disertační práce, Murdoch University, Murdoch, Austrálie, 170 pp.
- Beatty, S.J., Morgan, D.L., Gill, H.S., 2005a. Life history and reproductive biology of the gilgie, *Cherax quinquecarinatus*, a freshwater crayfish endemic to Southwestern Australia. Journal of Crustacean Biology 25: 251–262.
- Beatty, S.J., Morgan, D.L., Gill, H.S., 2005b. Role of life history strategy in the colonisation of Western Australian aquatic systems by the introduced crayfish *Cherax destructor* Clark, 1936. Hydrobiologia 549: 219–237.
- Becker, C.D., Genoway, R.G., Merrill, J.A., 1975. Resistance of the north-western Crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) to elevated temperatures. Transactions of the American Fisheries Society 2: 374–387.
- Belle, C.C., Yeo, D.C.J., 2010. New observations of the exotic Australian red-claw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (Crustacea: Decapoda: Parastactidae) in Singapore. Nature in Singapore 3: 99–102.
- Benabid, M., Khodari, M., 2000. Status of *Astacus astacus* in Moroccan aquatic ecosystems. Crayfish News 22 (2/3): 8–10.
- Benejam, L., Saura-Mas, S., Saperas, A., 2011. First record of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) introduced to the Iberian Peninsula. Aquatic Invasions 6: S111–S113.

- Beran, L., Petrusek, A., 2006. First record of the invasive spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) (Crustacea: Cambaridae) in the Bohemian Forest (South Bohemia, Czech Republic). *Siva Gabreta* 12: 143–146.
- Beroiz, B., Callejas, C., Alonso, F., Ochando, M.D., 2008. Genetic structure of Spanish white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) populations as determined by RAPD analysis: reasons for optimism. *Aquatic conservation: marine and freshwater ecosystems* 18: 190–201.
- Berrill, M., 1978. Distribution and ecology of crayfish in the Kawartha Lakes region of southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 56: 166–177.
- Blank, G.S., Figler, M.H., 1996. Interspecific shelter competition between the sympatric crayfish species *Procambarus clarkii* (Girard) and *Procambarus zonangulus* (Hobbs and Hobbs). *Journal of Crustacean Biology* 16: 300–309.
- Bohl, E., 1988. Comparative studies on crayfish brooks in Bavaria (*Astacus astacus* L., *Austropotamobius torrentium* Schr.). *Freshwater Crayfish* 7: 287–294.
- Bolea, L., 1996. Primera cita de *Cherax destructor* (Crustacea: Decapoda: Parastacidae) en Europa. *Boletín de la Sociedad Entomologica Aragonesa* 14: 49–51.
- Bortolini, J.L., Alvarez, F., Rodríguez-Almaraz, G., 2007. On the presence of the Australian redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus*, in Mexico. *Biological Invasions* 9: 615–620.
- Bovbjerg, R.V., 1970. Ecological isolation and competitive exclusion in two crayfish (*Orconectes virilis* and *Orconectes immunis*). *Ecology* 51: 225–236.
- Bramard, M., Demers, A., Trouilhe, M.-C., Bachelier, E., Dumas, J.-C., Fournier, C., Broussard, E., Robin, O., Souty-Grosset, C., Grandjean, F., 2006. Distribution of indigenous and non-indigenous crayfish populations in the Poitou-Charentes region (France): evolution over the past 25 years. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 857–866.
- Brewis, J.M., Bowler, K., 1985. A study of reproductive females of the freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Hydrobiologia* 121: 145–149.
- Brinck, P., 1977. Developing crayfish populations. *Freshwater Crayfish* 3: 211–228.
- Bryant, D., Papas, P., 2007. Marron *Cherax cainii* (Austin) in Victoria – a literature review. Arthur Rylah Institute for Environmental Research Technical Report Series No. 167, Department of Sustainability and Environment, Heidelberg, 21 pp.
- Bubb, D.H., Lucas, M.C., Thom, T.J., 2004. Movement and dispersal of the invasive signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in upland rivers. *Freshwater Biology* 49: 357–368.
- Bunn, J.J.S., Koenders, A., Austin, C.M., Horwitz, P., 2008. Identification of hairy, smooth and hybrid marron (Decapoda: Parastacidae) in the Margaret River: morphology and allozymes. *Freshwater Crayfish* 16: 113–121.
- Buřič, M., Kozák, P., Kouba, A., 2009. Movement patterns and ranging behaviour of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary. *Fundamental and Applied Limnology/Archiv für Hydrobiologie* 174: 329–337.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2010a. Moulting and growth in relation to form alternation of male spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus*. *Zoological Studies* 49: 28–38.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2010b. Intra-sex dimorphism in crayfish females. *Zoology* 113: 301–307.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2011. A successful crayfish invader uses facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE* 6: e20281.
- CABI (Invasive Species Compendium (Beta)), 2011. *Procambarus acutus acutus*. <<http://www.cabi.org/isc/?compid=5&dsid=67841&loadmodule=datasheet&page=481&site=144>>. Navštíveno 13. září 2011.

- Campos-Gonzalez, E., Contreras-Balderas, S., 1985. First record of *Orconectes virilis* (Hagen) (Decapoda, Cambaridae) from Mexico. *Crustaceana* 49: 218–219.
- Carral, J.M., Celada, J.D., González, J., Sáez-Royuela, M., Gaudioso, V.R., Fernández, R., López-Baisson, C., 1993. Wild freshwater crayfish populations in Spain: current status and perspective. *Freshwater Crayfish* 9: 158–162.
- Clark, W.H., Lester, G.T., 2005. Range extension and ecological information for *Orconectes virilis* (Hagen 1870) (Decapoda: Cambaridae) in Idaho, USA. *Western North American Naturalist* 65: 164–169.
- Clavero, M., Benejam, L., Seglar, A., 2009. Microhabitat use by foraging white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in stream pools in the NE Iberian Peninsula. *Ecological research* 24: 771–779.
- Clunie, P., Stuart, I., Jones, M., Crowther, D., Schreiber, S., McKay, S., O'Connor, J., McLaren, D., Weiss, J., Gunasekera, L., Roberts, J., 2002. A risk assessment of the impacts of pest species in the riverine environment in the Murray Darling Basin. (Murray Darling Basin Commission: Canberra), 250 pp.
- Corey, S., 1987. Comparative fecundity of four species of crayfish in southwestern Ontario, Canada (Decapoda, Astacidae). *Crustaceana* 52: 276–286.
- Correia, A.M., Costa, A.C., 1994. Introduction of the red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda) in São Miguel, Azores, Portugal. *Arquipélago* 12A: 67–73.
- Correia, A.M., Ferreira, O., 1995. Burrowing behavior of the introduced red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Decapoda: Cambaridae) in Portugal. *Journal of Crustacean Biology* 15: 248–257.
- Correia, A.M., Anastácio, P.M., 2008. Shifts in aquatic macroinvertebrate biodiversity associated with the presence and size of an alien crayfish. *Ecological Research* 23: 729–734.
- Crandall, K.A., 2010a. *Procambarus acutus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 12. září 2011.
- Crandall, K.A., 2010b. *Procambarus clarkii*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 19. července 2011.
- Crandall, K.A., 2010c. *Procambarus zonangulus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 12. září 2011.
- Crandall, K.A., Buhay, J.E., 2008. Global diversity of crayfish (Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae – Decapoda) in freshwater. *Hydrobiologia* 595: 295–301.
- Crawshaw, L.I., 1974. Temperature selection and activity in the crayfish, *Orconectes immunis*. *Journal of Comparative Physiology* 95: 315–322.
- Crocker, D.W., Barr, D.W., 1968. Handbook of the crayfishes of Ontario. University of Toronto Press, Toronto, 158 pp.
- Croll, S.L., Watts, S.A., 2004. The effect of temperature on feed consumption and nutrient absorption in *Procambarus clarkii* and *Procambarus zonangulus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 35: 478–488.
- Cruz, M.J., Segurado, P., Sousa, M., Rebelo, R., 2008. Collapse of the amphibian community of the Paul do Boquilobo Natural Reserve (central Portugal) after the arrival of the exotic American crayfish *Procambarus clarkii*. *The Herpetological Journal* 18: 197–204.
- D'Agaro, E., De Luise, G., Lanari, D., 1999. The current status of crayfish farming in Italy. *Freshwater Crayfish* 12: 506–517.
- DAISIE (Delivering Alien Invasive Species Inventories for Europe), 2011. *Procambarus clarkii*. In: 100 of the worst. <<http://www.europe-aliens.org/speciesTheWorst.do>>. Navštíveno 22. července 2011.

- Dehus, P., Dussling, U., Hoffmann, C., 1999. Notes on the occurrence of the calico crayfish (*Orconectes immunis*) in Germany. *Freshwater Crayfish* 12: 786–790.
- Del Ramo, J., Díaz-Mayans, J., Torreblanca, A., Núñez, A., 1987. Effects of temperature on the acute toxicity of heavy metals (Cr, Cd, and Hg) to the freshwater crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard). *Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology* 38: 736–741.
- Demers, A., Souty-Grosset, C., Trouillhé, M.C., Füreder, L., Renai, B., Gherardi, F., 2006. Tolerance of three European native species of crayfish to hypoxia. *Hydrobiologia* 560: 425–432.
- De Moor, I., 2002. Potential impacts of alien freshwater crayfish in South Africa. *African Journal of Aquatic Science* 27: 125–139.
- Deng, X., Bechler, D.L., Lee, K.R., 1993. Comparative life history studies of two sympatric *Procambarus* crawfishes. *Journal of Shellfish Research* 12: 343–350.
- Diéguez-Urbeondo, J., Söderhäll, K., 1999. RAPD evidence for the origin of an outbreak of crayfish plague in Spain. *Freshwater Crayfish* 12: 313–318.
- Diéguez-Urbeondo, J., Royo, F., Souty-Grosset, C., Ropiquet, A., Grandjean, F., 2008. Low genetic variability of the white-clawed crayfish in the Iberian Peninsula: its origin and management implications. *Aquatic conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 18: 19–31.
- DiStefano, R.J., Litvan, M.E., Horner, P.T., 2009. The bait industry as a potential vector for alien crayfish introductions: problem recognition by fisheries agencies and a Missouri evaluation. *Fisheries* 34: 586–597.
- Dorn, N., Trexler, J.C., 2007. Crayfish assemblage shifts in a large drought-prone wetland: the roles of hydrology and competition. *Freshwater Biology* 52: 2399–2411.
- Dorn, N.J., Volin, J.C., 2009. Resistance of crayfish (*Procambarus* spp.) populations to wetland drying depends on species and substrate. *Journal of the North American Benthological Society* 28: 766–777.
- Doupé, R.G., Morgan, D.L., Gill, H.S., Rowland, A.J., 2007. Introduction of redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens) to Lake Kununurra, Ord River, Western Australia: prospects for a 'yabby' in the Kimberley. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 87: 187–191.
- Du Boulay, A.J.H., Sayer, M.D.J., Holdich, D.M., 1993. Investigation into intensive culture of the Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus*. *Freshwater Crayfish* 9: 70–78.
- Dussling, U., Hoffmann, C., 1998. First discovery of a population of *Orconectes immunis* in Germany. *Crayfish News* 20 (5): 5.
- Dyk, V., 1953. Hospodářská hodnota raků říčního a bahenního. *Sborník Československé akademie zemědělských věd (řada B) XXVI (1–2)*: 143–148.
- Dyk, V., 1977. Rak říční jako ukazatel čistoty vody. *Památky a příroda* 10: 632–635.
- Đuriš, Z., Horká, I., 2007. První nález invazního raka pruhovaného *Orconectes limosus* (Rafinesque) na území Moravy a Slezska v ČR. *Časopis Slezského Muzea, Opava*, 1: 49–52.
- Đuriš, Z., Kozák, P., Polícar, T., Theimer, J., 2001. Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium* (Schrank) v České republice. *Časopis Slezského Zemského Muzea, Opava*, 50: 85–93.
- Edgerton, B.F., Evans, L.H., Stephens, F.J., Overstreet, R.M., 2002. Synopsis of freshwater crayfish diseases and commensal organisms. *Aquaculture* 206: 57–135.
- Eldredge, L.G., 2000. Non-indigenous freshwater fishes, amphibians, and crustaceans of the Pacific and Hawaiian Islands. In: Sherley, G. (Ed.), *Invasive species in the Pacific: a technical review and draft regional strategy*. South Pacific Regional Environment Programme, Apia, Samoa, 173–190.
- Faller, M., Maguire, I., Klobučar, G., 2006. Annual activity of the noble crayfish (*Astacus astacus*) in the Orłjava River (Croatia). *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 383: 23–39.

- FAO (Food and Agriculture Organization of the United Nations), 2011. *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). In: Species Fact Sheets. <<http://www.fao.org/fishery/species/3454/en>>. Navštíveno 13. září 2011.
- Faulkes, Z., 2010. The spread of the parthenogenetic marbled crayfish, Marmorkrebs (*Procambarus* sp.), in the North American pet trade. *Aquatic Invasions* 5: 447–450.
- Feria, T.P., Faulkes, Z., 2011. Forecasting the distribution of Marmorkrebs, a parthenogenetic crayfish with high invasive potential, in Madagascar, Europe, and North America. *Aquatic Invasions* 6: 55–67.
- Filipová, L., Petrusek, A., Kozák, P., Policar, T., 2006. *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) – rak signální. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky*. ČSOP, Praha, 239–240.
- Filipová, L., Holdich, D.M., Grandjean, F., Petrusek, A., 2010. Cryptic diversity within the invasive virile crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870) species complex: new lineages recorded in both native and introduced ranges. *Biological Invasions* 12: 983–989.
- Filipová, L., Grandjean, F., Chucholl, C., Soes, M., Petrusek, A., 2011a. Identification of exotic North American crayfish in Europe by DNA barcoding. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 11.
- Filipová, L., Lieb, D.A., Grandjean, F., Petrusek, A., 2011b. Haplotype variation in the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*: colonization of Europe and genetic diversity of native stocks. *Journal of the North American Benthological Society* 30: 871–881.
- Firkins, I., 1993. Environmental tolerances of three species of freshwater crayfish. *Disertační práce*. University of Nottingham, Nottingham, Velká Británie, 288 pp.
- Fischer, D., Bádř, V., Vlach, P., Fischerová, J., 2004. Nové poznatky o rozšíření raka kamenáče v Čechách. *Živa* 2: 79–81.
- Flint, R.W., 1975. Growth in a population of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* from subalpine lacustrine environment. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada* 32: 2433–2440.
- Fratini, S., Zaccara, S., Barbaresi, S., Grandjean, F., Souty-Grosset, C., Crosa, G., Gherardi, F., 2005. Phylogeography of the threatened crayfish (genus *Austropotamobius*) in Italy: implications for its taxonomy and conservation. *Heredity* 94: 108–118.
- Füreder, L., Reynolds, J.D., 2003. Is *Austropotamobius pallipes* a good bioindicator? *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 370–371: 157–163.
- Füderer, L., Edsman, L., Holdich, D.M., Kozák, P., Machino, Y., Pöckl, M., Renai, B., Reynolds, J.D., Schulz, H., Schulz, R., Sint, D., Taugbol, T., Trouilhé, M.C., 2006. Indigenous crayfish habitat and threats. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (Eds), *Atlas of Crayfish in Europe*. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 25–48.
- Füreder, L., Gherardi, F., Souty-Grosset, C., 2010. *Austropotamobius torrentium*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 6. června 2011.
- García-Guerrero, M., Hendrickx, M.E., Villarreal, H., 2003. Description of the embryonic development of *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (Decapoda, Parastacidae), based on the staging method. *Crustaceana* 76: 269–280.
- Garvey, J.E., Stein, R.A., 1993. Evaluating how chela size influences the invasion potential of an introduced crayfish (*Orconectes rusticus*). *American Midland Naturalist* 129: 172–181.
- Gelmar, C., Pätzold, F., Grabow, K., Martens, A., 2006. Der Kalikokrebs *Orconectes immunis* am nördlichen Oberrhein: ein neuer amerikanischer Flusskrebs breitet sich schnell in Mitteleuropa aus (Crustacea: Cambaridae). *Lauterbornia* 56: 15–25.

- Ghedotti, M.J., 1998. An annotated list of the crayfishes of Kansas with first records of *Orconectes macrus* and *Procambarus acutus* in Kansas. Transactions of the Kansas Academy of Science 101: 54–57.
- Gherardi, F., Cioni, A., 2004. Agonism and interference competition in freshwater decapods. Behaviour 141: 1297–1324.
- Gherardi, F., Daniels, W.H., 2003. Dominance hierarchies and status recognition in the crayfish, *Procambarus acutus acutus*. Canadian Journal of Zoology 81: 1269–1281.
- Gherardi, F., Daniels, W.H., 2004. Agonism and shelter competition between invasive and indigenous crayfish species. Canadian Journal of Zoology 82: 1923–1932.
- Gherardi, F., Lazzara, L., 2006. Effects of the density of an invasive crayfish (*Procambarus clarkii*) on pelagic and surface microalgae in a Mediterranean wetland. Archiv für Hydrobiologie 165: 401–414.
- Gherardi, F., Acquistapace, P., 2007. Invasive crayfish in Europe: the impact of *Procambarus clarkii* on the littoral community of a Mediterranean lake. Freshwater Biology 52: 1249–1259.
- Gherardi, F., Souty-Grosset, C., 2010. *Astacus pachypus*. In: IUCN 2010. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2010.4. <www.iucnredlist.org>. Navštíveno 2. června 2011.
- Gherardi, F., Barbaresi, S., Salvi, G., 2000. Spatial and temporal patterns in the movement of *Procambarus clarkii*, an invasive crayfish. Aquatic Sciences 62: 179–193.
- Gherardi, F., Aquiloni, L., Diéguez-Urbeondo, J., Tricarico, E., 2011. Managing invasive crayfish: is there a hope? Aquatic Sciences 73: 185–200.
- Gouin, N.F., Grandjean, F., Pain, S., Souty-Grosset, C., Reynolds, J., 2003. Origin and colonization history of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*, in Ireland. Heredity 91: 70–77.
- Grandjean, F., Bramard, M., Souty-Grosset, C., 1996. Distribution and proposals for the conservation of *Austropotamobius pallipes pallipes* in a French department. Freshwater Crayfish 11: 655–664.
- Grandjean, F., Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., 1997. Mitochondrial DNA variation in four British populations of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*; indications for management. Aquatic Living Resources 10: 121–126.
- Grandjean, F., Cornuault, B., Archambault, S., Bramard, M., Otrebsky, G., 2000. Life history and population biology of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes pallipes*, in a brook from the Poitou-Charentes region (France). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 356: 55–70.
- Grandjean, F., Bouchon, D., Souty-Grosset, C., 2002. Systematics of the European endangered crayfish species *Austropotamobius pallipes* (Decapoda: Astacidae) with a re-examination of the status of *Austropotamobius bernthauseri*. Journal of Crustacean Biology 22: 677–681.
- Gutiérrez-Yurrita, P.J., Martínez, J.M., 2002. Expected and potential ecological incidence of red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in Tenerife Island, Canary Islands, Spain. Crayfish News 24 (1): 10–13.
- Gutiérrez-Yurrita, P.J., Sancho, G., Bravo, M.Á., Baltanás, Á., Montes, C., 1998. Diet of the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* in natural ecosystems of the Donana National Park temporary fresh-water marsh (Spain). Journal of Crustacean Biology 18: 120–127.
- Gutzmer, M.P., Tomasso, J.R., 1985. Nitrite toxicity to the crayfish *Procambarus clarkii*. Bulletin of Environmental Contamination and Toxicology 34: 369–376.
- Habsburgo-Lorena, A.S., 1978. Present situation of exotic species of crayfish introduced to Spanish continental waters. Freshwater Crayfish 4: 175–184.

- Habsburgo-Lorena, A.S., 1986. The status of the *Procambarus clarkii* population in Spain. *Freshwater Crayfish* 6: 131–133.
- Hager, J., 1996. Edelkrebse: Biologie, Zucht, Bewirtschaftung. Leopold Stocker Verlag, Graz-Stuttgart, 128 pp.
- Hamr, P., 2002. Orconectes. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 585–608.
- Hamr, P., 2010. The biology, distribution and management of the introduced rusty crayfish, *Orconectes rusticus* (Girard), in Ontario, Canada. *Freshwater Crayfish* 17: 85–90.
- Harlioğlu, M.M., Barım, Ö., Türkgülü, İ., Harlioğlu, A.G., 2004. Potential fecundity of an introduced population, Keban Dam Lake, Elazığ, Turkey, of freshwater crayfish, *Astacus leptodactylus leptodactylus* (Esch., 1852). *Aquaculture* 230: 189–195.
- Harlioğlu, M.M., Güner, U., 2007. A new record of recently discovered crayfish, *Austropotamobius torrentium* (Shrank, 1803), in Turkey. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 387: 1–5.
- Harris, J.A., 1901. Notes on the habits of *Cambarus immunis* Hagen. *American Naturalist* 35: 187–191.
- Harvey, G.L., Moorhouse, T.P., Clifford, N.J., Henshaw, A.J., Johnson, M.F., Macdonald, D.W., Reid, I., Rice, S., 2011. Evaluating the role of invasive aquatic species as drivers of fine sediment-related river management problems: The case of the signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) *Progress in Physical Geography* 35: 517–533.
- Hazlett, A.B., Rittschof, D., 1985. Variation in rate of growth in the crayfish *Orconectes virilis*. *Journal of Crustacean Biology* 5: 341–346.
- Hazlett, B., Rittschof, D., Rubenstein, D., 1974. Behavioral biology of the crayfish *Orconectes virilis*. I. Home range. *American Midland Naturalist* 92: 301–319.
- Heath, W.H., Stewart, P.M., Simon, T.P., Miller, J.M., 2010. Distributional survey of crayfish (Crustacea: Decapoda) in wadeable streams in the coastal plains of southeastern Alabama. *Southeastern Naturalist* 9 (sp3): 139–154.
- Hefti, D., Stucki, P., 2006. Crayfish management for Swiss waters. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 937–950.
- Hendrix, A.N., Loftus, W.F., 2000. Distribution and relative abundance of the crayfishes *Procambarus alleni* (Faxon) and *P. fallax* (Hagen) in southern Florida. *Wetlands* 20: 194–199.
- Henttonen, P., Huner, J.V., 1999. The introduction of alien species of crayfish in Europe: A historical introduction. In: Gherardi, F., Holdich, D.M. (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 13–22.
- Hessen, D.O., Taugbøl, T., Fjeld, E., Skurdal, J., 1987. Egg development and lifecycle timing in the Noble crayfish (*Astacus astacus*). *Aquaculture* 64: 77–82.
- Hill, A.M., Lodge, D.M., 1999. Replacement of resident crayfishes by an exotic crayfish: the roles of competition and predation. *Ecological Applications* 9: 678–690.
- Hobbs, H.H., Jr., 1974. A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 166: iii + 161 pp.
- Hobbs, H.H., Jr., 1981. The crayfishes of Georgia, *Smithsonian Contributions to Zoology* 318: viii + 549 pp.
- Hobbs, H.H., Jr., 1988. Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. In: Holdich D.M., Lowery R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish, Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 52–82.
- Hobbs, H.H., Jr., 1989. An illustrated checklist of the American crayfishes (Decapoda: Astacidae, Cambaridae, and Parastacidae). *Smithsonian Contributions in Zoology* 480: iii + 236 pp.

- Hobbs, H.H., Jr., Shoup, C.S., 1942. On the crayfishes collected from the Big South Fork of the Cumberland River in Tennessee during the summer of 1938. *American Midland Naturalist* 28: 634–643.
- Hobbs, H.H., Jr., Hobbs, H.H., III., 1990. A new crayfish (Decapoda: Cambaridae) from southeastern Texas. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 103: 608–613.
- 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: 299–316.
- Hogger, J.B., 1986. Aspects of the introduction of “signal crayfish”, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), into the southern United Kingdom. 1. Growth and survival. *Aquaculture* 58: 27–44.
- Holdich, D.M., 1988. The dangers of introducing alien animals with particular reference to crayfish. *Freshwater Crayfish* 7: 15–30.
- Holdich, D.M., 2002. Distribution of crayfish in Europe and some adjoining countries. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 367: 611–650.
- Holdich, D.M., Black, J., 2007. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. *Aquatic Invasions* 2: 1–16.
- Holdich, D.M., Sibley, P.J., 2009. ICS and NICS in Britain in the 2000s. In: Brickland, J., Holdich, D.M., Imhoff, E.M. (Eds), *Crayfish Conservation in the British Isles*, Leeds, Velká Británie, 13–33.
- Holdich, D.M., Harlioğlu, M.M., Firkins, I., 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. *Estuarine, Coastal and Shelf Science* 44: 147–154.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Fuderer, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Śmietana, P., Taugbol, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (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* 394–395: 11.
- Horká, I., 2006. *Astacus leptodactylus* (Eschscholz, 1823) – rak bahenní. In: Mlíkovský, J., Stýblo, P. (Eds), *Nepůvodní druhy fauny a flóry České republiky, ČSOP*, Praha, s. 229–231.
- Horwitz, P., 1990. The translocation of freshwater crayfish in Australia: potential impact, the need for control and global relevance. *Biological Conservation* 54: 291–305.
- Horwitz, P., Knott, B., 1995. The distribution and spread of the yabby *Cherax* complex in Australia: speculations, hypotheses and the need for research. *Freshwater Crayfish* 10: 81–91.
- Hubenova, T., Vasileva, P., Zaikov, A., 2002. Characteristics of fecundity of narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus* Esch.) population in Kardjali reservoir with a view to their economic exploitation. *Bulgarian Journal of Agricultural Sciences* 8: 301–306.
- Hubenova, T., Vasileva, P., Zaikov, A., 2010. Fecundity of stone crayfish *Austropotamobius torrentium* from two different populations in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Science* 16: 387–393.
- Huber, M.G.J., Schubart, C.D., 2005. Distribution and reproductive biology of *Austropotamobius torrentium* in Bavaria and documentation of a contact zone with the alien crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture*, 376–377: 759–776.
- Huner, J.V., 1977. Introduction of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard): an update. *Freshwater Crayfish* 3: 193–202.
- Huner, J.V., 2002. *Procambarus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 541–584.

- Huner, J.V., Lindqvist, O.V., 1986. A stunted crayfish *Astacus astacus* population in central Finland. *Freshwater Crayfish* 6: 156–165.
- Huner, J.V., Barr, J.E., 1991. Red swamp crawfish: biology and exploitation. The Louisiana Sea Grant College Program, Louisiana State University, Louisiana, 128 pp.
- Hutchings, R., 1988. A review of the Australian freshwater crayfish fauna with reference to aquaculture. *Freshwater Crayfish* 7: 13–18.
- Cherkashina, N.Y., 1999. *Caspiastacus pachypus* (Rathke, 1837), its biology and distribution. *Freshwater Crayfish* 12: 846–853.
- Chiesa, S., Scalici, M., Negrini, R., Gibertini, G., Nonnis Marzano, F., 2011. Fine-scale genetic structure, phylogeny and systematics of threatened crayfish species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 61: 1–11.
- Chobot, K., 2006. Mapování raků v AOPK ČR. *Ochrana přírody* 61: 57–59.
- Chucholl, C., 2009. The 'newcomer' *Orconectes immunis* keeps spreading in the upper Rhine plain. *Crayfish News* 31 (3): 4–5.
- Chucholl, C., 2011a. Disjunct distribution pattern of *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda, Astacida, Cambaridae) in an artificial lake system in Southwestern Germany. *Aquatic Invasions* 6: 109–113.
- Chucholl, C., 2011b. Population ecology of an alien "warm water" crayfish (*Procambarus clarkii*) in a new cold habitat. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 29.
- Chucholl, C., 2012a. Invaders for sale: trade and determinants of introduction of ornamental freshwater crayfish. *Biological Invasions*, doi: 10.1007/s10530-012-0273-2.
- Chucholl, C., 2012b. Understanding invasion success: life-history traits and feeding habits of the alien crayfish *Orconectes immunis* (Decapoda, Astacida, Cambaridae). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 404: 4.
- Chucholl, C., Daudey, T., 2008. First record of *Orconectes juvenilis* (Hagen 1870) in eastern France: update to the species identity of a recently introduced orconectid crayfish (Crustacea: Astacida). *Aquatic Invasions* 3: 105–107.
- Chucholl, C., Pfeiffer, M., 2010. First evidence for an established Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) population in Southwestern Germany, in syntopic occurrence with *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817). *Aquatic Invasions* 5: 405–412.
- Chucholl, C., Stich, H.B., Maier, G., 2008. Aggressive interactions and competition for shelter between a recently introduced and an established invasive crayfish: *Orconectes immunis* vs. *O. limosus*. *Fundamental and Applied Limnology* 172: 27–36.
- Chucholl, C., Morawetz, K., Groß, H., 2012. The clones are coming – strong increase in Marmorkrebs [*Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis*] records from Europe. *Aquatic Invasions* 7: 511–519.
- Chybowski, L., 2007. Morphometrics, fecundity, density, and feeding intensity of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Raf.) in natural conditions. *Archives of Polish Fisheries* 15: 175–241.
- Ibrahim, A.M., Khalil, M.T., Mubarak, M.F., 1997. Ecological studies on the exotic crayfish, *P. clarkii* and *P. zonangulus* in the River Nile, Egypt. *International Journal of Ecology and Environmental Science* 23: 217–228.
- Jaklić, M., Vrezec, A., 2011. The first tropical alien crayfish species in European waters: the redclaw *Cherax quadricarinatus* (Von Martens, 1868) (Decapoda, Parastacidae). *Crustaceana* 84: 651–665.
- Jansen, W., Geard, N., Mosindy, T., Olson, G., Turner, M., 2009. Relative abundance and habitat association of three crayfish (*Orconectes virilis*, *O. rusticus*, and *O. immunis*) near an invasion front of *O. rusticus*, and long-term changes in their distribution in Lake of the Woods. Canada. *Aquatic Invasions* 4: 627–649.

- Janský, V., Mutkovič, A., 2010. Rak *Procambarus* sp. (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) – prvý nález na Slovensku. *Acta Rerum Naturalium Musei Slovaci* 56: 64–67.
- Jasinska, E.J., Knott, B., Poulter, N., 1993. Spread of the introduced yabbie, *Cherax* sp. Crustacea: Decapoda: Parastacidae, beyond the natural range of freshwater crayfishes in Western Australia. *Journal of the Royal Society of Western Australia* 76: 67–69.
- Jerry, D.R., Purvis, I.W., Piper, L.R., Dennis, C.A., 2005. Selection for faster growth in the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Aquaculture* 247: 169–176.
- Jezerinac, R.F., 1986. Endangered and threatened crayfishes, Decapoda: Cambaridae, of Ohio. *Ohio Journal of Science* 86: 177–180.
- Jimenez, S.A., Faulkes, Z., 2010. Establishment and care of a laboratory colony of parthenogenetic marbled crayfish, *Marmorkrebs*. *Invertebrate Rearing* 1: 10–18.
- Jimenez, S.A., Faulkes, Z., 2011. Can the parthenogenetic marbled crayfish *Marmorkrebs* compete with other crayfish species in fights? *Journal of Ethology* 29: 115–120.
- Johnsen, S.I., Taugbøl, T., Andersen, O., Museth, J., Vrålstad, T., 2007. The first record of the nonindigenous signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in Norway. *Biological Invasions* 9: 939–941.
- Johnson, B., 2010. Redclaw. In: Queensland Government. Department of Primary Industries and Fisheries. <http://www.dpi.qld.gov.au/28_14696.htm>. Navštíveno 1. listopadu 2011.
- Johnson, M.F., Rice, S.P., Reid, I., 2010. Topographic disturbance of subaqueous gravel substrates by signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Geomorphology* 123: 269–278.
- Jones, C.M., 1995. Production of juvenile redclaw crayfish, *Cherax quadricarinatus* (von Martens) (Decapoda, Parastacidae) I. Development of hatchery and nursery procedures. *Aquaculture* 138: 221–238.
- Jones, J.P.G., Andriahajaina, F.B., Hockley, N.J., Crandall, K.A., Ravoahangimalala, O.R., 2007. The ecology and conservation status of Madagascar's endemic freshwater crayfish (Parastacidae; Astacoides). *Freshwater Biology* 52: 1820–1833.
- Jones, J.P.G., Rasamy, J.R., Harvey, A., Toon, A., Oidtmann, B., Randrianarison, M.H., Raminosoa, N., Ravoahangimalala, O.R., 2009. The perfect invader: a parthenogenic crayfish poses a new threat to Madagascar's freshwater biodiversity. *Biological Invasions* 11: 1475–1482.
- Jonsson, A., 1995. Life history differences between crayfish *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in embryonic and juvenile development, laboratory experiences. *Freshwater Crayfish* 8: 170–178.
- Johnston, K., Robson, B.J., 2009. Commensalism used by freshwater crayfish species to survive drying in seasonal habitats. *Invertebrate Biology* 128: 269–275.
- Jussila, J., 1997. Physiological responses of astacid and parastacid crayfishes (Crustacea: Decapoda) to conditions of intensive culture. Disertační práce. University of Kuopio, Kuopio, Finsko, 136 pp.
- Kaldre, K., Meženin, A., Paaver, T., 2012. Marbled crayfish (*Procambarus fallax* f. *virginalis*) resistance and survival rates at low (under 5°C) temperatures during winter period. In: Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Rakousko, p. 75.
- Kanta, J., 2007. Porovnání postembryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 104 s.
- Kawai, T., Nakata, K., Hamano, T., 2002. Temporal changes of the density for two crayfish species, the native *Cambaroides japonicus* (De Haan) and the alien *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in natural habitats of Hokkaido, Japan. *Freshwater Crayfish* 13: 198–206.
- Kawai, T., Scholtz, G., Morioka, S., Ramanamandimby, F., Lukhaup, C., Hanamura, Y., 2009. Parthenogenetic alien crayfish (Decapoda: Cambaridae) spreading in Madagascar. *Journal of Crustacean Biology* 29: 562–567.

- Kilian, J.V., Becker, A. J., Stranko, S.A., Ashton, M., Klauda, R.J., Gerber, J., Hurd, M., 2010. The status and distribution of Maryland crayfishes. *Southeastern Naturalist* 9 (sp3): 11–32.
- King, C.R., 1993a. Egg development time and storage for redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* von Martens. *Aquaculture* 109: 275–280.
- King, C., 1993b. Potential fecundity of red claw crayfish, *Cherax quadricarinatus* von Martens, in culture. *Aquaculture* 114: 237–241.
- Kirjavainen, J., Westman, K., 1995. Development of an introduced signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* (Dana)) population in the small Lake Karisjarvi in central Finland. *Freshwater Crayfish* 10: 140–150.
- Kirjavainen, J., Westman, K., 1999. Natural history and development of the introduced signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in a small, isolated Finnish Lake, from 1968 to 1993. *Aquatic Living Resources* 12: 387–401.
- Koese, B., 2008. Rivierkreeften proeftabel. Naturalis, Leiden, 17 pp.
- Koese, B., Blokland, A., 2008. Gestreepte ontmoet Rode én Geknobbelde. *European Invertebrate Survey. Kreeftennieuwsbrief* 2: 2–6.
- Konikoff, M., Huner, J.V., Guilmet, D.M., 2006. Effects of vegetation and soil on the survival of juvenile *Procambarus clarkii* and *P. zonangulus* in interspecific and intraspecific contests. *Freshwater Crayfish* 15: 36–47.
- Kossakowski, J., 1966. Raki. Państwowe Wydawnictwo Rolnicze i Leśne, Warszawa, 292 pp.
- Kouba, A., 2007. Porovnání embryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, České Budějovice, 82 s.
- Kovačeva, N., 1998. Reprodukce raka bahenního (*Astacus leptodactylus* Esch.) v řízených podmínkách v Bulharsku. *Bulletin VÚRH Vodňany* 30 (3): 103–108.
- Kozák, P., Ďuriš, Z., Policar, T., 2002. The stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in the Czech Republic. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 367: 1–7.
- Kozák, P., Buřič, M., Policar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juveniles production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 1171–1182.
- Kozák, P., Buřič, M., Policar, T., Hamáčková, J., Lepičová, A., 2007. The effect of inter- and intra-specific competition on survival and growth rate of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*. *Hydrobiologia* 590: 85–94.
- Kozák, P., Policar, T., Buřič, M., Kouba, A., 2009. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR (2. přepracované vydání). Edice Metodik (technologická řada), FROV JU Vodňany, č. 92, 27 s.
- Kozubíková, E., Puky, M., Kiszely, P., Petrusek, A., 2010. Crayfish plague pathogen in invasive North American crayfish species in Hungary. *Journal of Fish Diseases* 33: 925–929.
- Körsal, G., 1988. *Astacus leptodactylus* in Europe. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish, Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 365–400.
- Krupauer, V., 1982. Raci. Český rybářský svaz, Pardubice, 67 s.
- Laurent, P.J., 1988. *Austropotamobius pallipes* and *A. torrentium*, with observations on their interaction with other species in Europe. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 341–364.
- Lawrence, C., 2002. Margaret River Marron: morphology and hybrids. In: Molony, B. (Ed.), *Scientific Workshop on the Margaret River Marron*, Perth, Austrálie, pp. 20–23.
- Lawrence, C., 2007. Improved performance of marron using genetic and pond management Strategies. Fisheries Research Contract Report No. 17. Department of Fisheries, Western Australia, 178 pp.

- Lawrence, C.S., Morrissy, N.M., 2000. Genetic improvement of marron *Cherax tenuimanus* (Smith) and yabbies *Cherax* spp. in Western Australia. *Aquaculture Research* 31: 69–82.
- Lawrence, C., Jones, C., 2002. *Cherax*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 635–669.
- Lewis, S.D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 511–540.
- Lewis, S.D., Horton, H.F., 1996. Life history and population dynamics of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon. *Freshwater Crayfish* 11: 34–53.
- Lilley, J.H., Cerenius, L., Söderhäll, K., 1997. RAPD evidence for the origin of crayfish plague outbreaks in Britain. *Aquaculture* 157: 181–185.
- Lindqvist, O.V., Huner, J.V., 1999. Life history characteristics of crayfish: what makes some of them good colonizers? In: Gherardi, F., Holdich, D.M. (Eds), *Crayfish in Europe as alien species: How to make the best of the bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, pp. 23–30.
- Lodge, D.M., Taylor, C.A., Holdich, D.M., Skurdal, J., 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity. *Fisheries* 25: 7–20.
- Lohniský, K., 1984. Rozšíření raků ve východních Čechách a jeho změny v posledních desetiletích. *Zpravodaj Krajského Muzea východních Čech v Hradci Králové* 11: 5–28.
- Loughman, Z.J., 2007. First record of *Procambarus (Ortmannicus) acutus* (white river crayfish) in West Virginia, with notes on its natural history. *Northeastern Naturalist* 14: 495–500.
- Loughman, Z.J., Welsh, S.A., 2010. Distribution and Conservation Standing of West Virginia Crayfishes. *Southeastern Naturalist* 9 (sp3): 63–78.
- Loughman, Z.J., Simon, T.P., Welsh, S.A., 2009. West Virginia crayfishes (Decapoda: Cambaridae): observations on distribution, natural history, and conservation. *Northeastern Naturalist* 16: 225–238.
- Longshaw, M., 2011. Diseases of crayfish: A review. *Journal of Invertebrate Pathology* 106: 54–70.
- Lowery, R.S., Mendes, A.J., 1977a. The biology of *Procambarus clarkii* in Lake Naivasha, Kenya; with a note on its distribution. *Freshwater Crayfish* 3: 203–210.
- Lowery, R.S., Mendes, A.J., 1977b. *Procambarus clarkii* in Lake Naivasha, Kenya, and its effects on established and potential fisheries. *Aquaculture* 1: 111–121.
- Lowery, R.S., Holdich, D.M., 1988. *Pacifastacus leniusculus* in North America and Europe, with details of the distribution of introduced and native crayfish species in Europe. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater crayfish: biology, management and exploitation*, Croom Helm Ltd., London, pp. 283–308.
- Löwe, K., 2010. Gefahr aus dem Aquarium. *Mitteldeutsche Zeitung*. In: *Mitteldeutschen Zeitung*. <<http://www.mz-web.de/servlet/ContentServer?pagename=ksta/page&atype=ksArtikel&aid=1286541137817&openMenu=1013016724285&calledPageId=1013016724285&listid=1018881578312>>. Navštíveno 18. srpna 2011.
- Lukhaup, C., 2001. *Procambarus* sp. – Der Marmorkrebs. *Aquaristik aktuell* 7–8: 48–51.
- Lutz, C.G., Wolters, W.R., 1999. Growth and yield of red swamp crawfish *Procambarus clarkii* stocked separately and in combination with white river crawfish *Procambarus zonangulus*. *Journal of the World Aquaculture Society* 30: 394–397.
- MacDonald, L., Bulach, B., Stamper, R., Ziemba, R., 2006. Hybridization between the crayfishes *Orconectes juvenilis* and *Orconectes cristavarius* in the Kentucky River basin: morphological evidence. *Centre Science Journal* 1: 34–36.
- Mackevičienė, G., Mickėnienė, L., Burba, A., Maeika, V., 1999. Reproduction of noble crayfish *Astacus astacus* (L.) in semi-intensive culture. *Freshwater Crayfish* 12: 462–470.

- Maguire, I., Klobučar, G., 2011. Size structure, maturity size, growth and condition index of stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in North-West Croatia. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 401: 12.
- Maguire, I., Erben, R., Klobučar, G.I.V., Lajtner, J., 2002. A year cycle of *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in streams on Medvednica mountain (Croatia). Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 367: 943–957.
- Maguire, I., Klobučar, G.I.V., Erben, R., 2005. The relationship between female size and egg size in the freshwater crayfish *Austropotamobius torrentium*. Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture 376–377: 777–785.
- Maguire, I., Klobučar, G., Marčić, Z., Zanella, D., 2008. The first record of *Pacifastacus leniusculus* in Croatia. Crayfish News 30 (4): 4.
- Maguire, I., Lucić, A., Schletterer, M., Sint, D., Erben, R., Füreder, L., 2010. Fecundity of indigenous stone crayfish populations: Implications for crayfish conservation in Austria and Croatia. Freshwater Crayfish 17: 103–107.
- Marten, M., Werth, C., Marten, D., 2004. Der Marmorkrebs (Cambaridae, Decapoda) in Deutschland – ein weiteres Neozoon im Einzugsgebiet des Rheins. Lauterbornia 50: 17–23.
- Martin, P., Kohlmann, K., Scholtz, G., 2007. The parthenogenetic Marmorkrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. Naturwissenschaften 94: 843–846.
- Martin, P., Pfeifer, M., Fullner, G., 2008. First record of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803) (Crustacea: Decapoda: Astacidae) from Saxony (Germany). Faunistische Abhandlungen (Dresden) 26: 103–108.
- Martin, P., Dorn, N. J., Kawai, T., van der Heiden, C., Scholtz, G., 2010a. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). Contributions to Zoology 79: 107–118.
- Martin, P., Shen, H., Füllner, G., Scholtz, G., 2010b. The first record of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Astacida, Cambaridae) in the wild in Saxony (Germany) raises the question of its actual threat to European freshwater ecosystems. Aquatic Invasions 5: 397–403.
- Martin, P., Mbacke, R., Thonagel, S., Scholtz, G., 2012. Comparative karyological analyses of a parthenogenetic crayfish: The Marmorkrebs *Procambarus fallax* (Hagen, 1870) f. *virginalis* (Decapoda: Cambaridae) is a triploid organism. In: Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Rakousko, p. 37.
- Martinez, P.J., 2012. Invasive crayfish in a high desert river: implications of concurrent invaders and climate change. Aquatic Invasions 7: 219–234.
- Marzano, F.N., Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Piccinini, A., Gibertini, G., 2009. The first record of the marbled crayfish adds further threats to fresh waters in Italy. Aquatic Invasions 4: 401–404.
- Mason, J.C., 1963. Life history and production of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus trowbridgii* (Stimson), in a small woodland stream. MSc. práce. Oregon State University, Corvallis, USA, 204 pp.
- Mason, J.C., 1978. Significance of egg size in the freshwater crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana). Freshwater Crayfish 4: 83–92.
- Matallanas, B., Ochando, M.D., Vivero, A., Beroiz, B., Alonso, F., Callejas, C., 2011. Mitochondrial DNA variability in Spanish populations of *A. italicus* inferred from the analysis of a COI region. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 401: 30.
- Mathews, L.M., Warren, A.H., 2008. A new crayfish of the genus *Orconectes* Cope, 1872 from southern New England (Crustacea: Decapoda: Cambariidae). Proceedings of the Biological Society of Washington 121: 374–381.

- Mathews, L.M., Adams, L., Anderson, E., Basile, M., Gottardi, E., Buckholt, M.A., 2008. Genetic and morphological evidence for substantial hidden biodiversity in a freshwater crayfish species complex. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 48: 126–135.
- Matsuzaki, S.S., Usio, N., Takamura, N., Washitani, I., 2009. Contrasting impacts of invasive engineers on freshwater ecosystems: an experiment and meta-analysis. *Oecologia* 158: 673–686.
- Maude, S.H., Williams, D.D., 1983. Behavior of crayfish in water currents: hydrodynamics of eight species with reference to their distribution patterns in southern Ontario. *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Sciences* 40: 68–77.
- Mazlum, Y., 2005. Reproduction of eastern white river crayfish, *Procambarus acutus acutus* (Girard, 1852), in two different habitats. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 4: 933–936.
- Mazlum, Y., 2007. Effects of temperature on the survival and growth of two cambarid crayfish juveniles. *Crustaceana* 80: 947–954.
- Mazlum, Y., Eversole, A.G., 2004. Observations on the life cycle of *Procambarus acutus acutus* in South Carolina culture ponds. *Aquaculture* 238: 249–261.
- Mazlum, Y., Eversole, A.G., 2005. Growth and survival of *Procambarus acutus acutus* (Girard, 1852) and *P. clarkii* (Girard, 1852) in competitive settings. *Aquaculture Research* 36: 537–545.
- Mazlum, Y., Eversole, A.G., 2008. Comparison of the survival, growth and yield of red swamp crayfish and white river crayfish in monoculture and polyculture systems. *Aquaculture International* 16: 345–350.
- Mazlum, Y., Can, M.F., Eversole, A.G., 2007. Morphometric relationship of length-weight and chelae length-width of eastern white river crayfish (*Procambarus acutus acutus*, Girard, 1852), under culture conditions. *Journal of Applied Ichthyology* 23: 616–620.
- McClain, W.R., Romaine, R.P., 2007. *Procambarid Crawfish: Life History and Biology*. Southern Regional Aquaculture Center Publication No. 2403, Louisiana, 6 pp.
- McClain, W.R., Romaine, R.P., Lutz, C.G., Shirley, M.G., 2007. *Louisiana crawfish production manual*. Louisiana State University Agricultural Center, Louisiana, 58 pp.
- McGriff, D., 1983. Growth, maturity, and fecundity of the crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, from the Sacramento-San Joaquin Delta. *California Fish and Game* 69: 227–242.
- McMahon, B.R., 2002. Physiological adaptation to environment. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 327–376.
- McMahon, B.R., Stuart, S.A., 1999. Haemolymph gas exchange and ionic and acid-based regulation during long-term air exposure and aquatic recovery in *Procambarus clarkii*. *Freshwater Crayfish* 12: 134–153.
- Medley, P.B., Rouse, D.B., Brady, Y.J., 1993. Interactions and disease relationships between Australian red claw crayfish (*Cherax quadricarinatus*) and red swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in communal culture ponds. *Freshwater Crayfish* 9: 50–56.
- Merrick, J.R., 1993. *Freshwater crayfish of New South Wales*. Linnean Society of New South Wales, Sydney, 127 pp.
- Merrick, J.R., Lambert, C.N., 1991. *The yabby, marron and red claw production and marketing*. Macarthur Press, N.S.W., 180 p.
- Mitchell, D.J., Smock, L.A., 1991. Distribution, life history and production of crayfish in the James River, Virginia. *American Midland Naturalist* 126: 353–363.
- Molony, B.W., Bird, C., 2005. Are marron, *Cherax tenuimanus* (Crustacea: Decapoda), populations in irrigation reservoirs habitat limited? A trial using artificial habitats. *Lakes and Reservoirs: Research and Management* 10: 39–50.
- Molony, B.W., Morrissy, N.M., Bird, C., 2000. The West Australian recreational marron fishery (*Cherax tenuimanus* (Smith)): history and future challenges. *Freshwater Crayfish* 13: 207–220.

- Molony, B.W., Jones, B., Lawrence, C.S., Gouteff, V.A., 2006. Case 3267: *Cherax tenuimanus* Smith, 1912 (Crustacea, Decapoda, Parastacidae): proposed conservation of usage of the specific name. *Bulletin of Zoological Nomenclature* 63: 231–235.
- Momot, W.T., 1967. Population dynamics and productivity of the crayfish *Orconectes virilis* in a marl lake. *American Midland Naturalist* 78: 55–81.
- Momot, W.T., 1988. *Orconectes* in North America and elsewhere. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 262–282.
- Momot, W.T., Gall, J.E., 1971. Some ecological notes on the blue color phase of the crayfish, *Orconectes virilis*, in two lakes. *The Ohio Journal of Science* 71: 363–370.
- Morris, S., Callaghan, J., 1998a. Respiratory and metabolic responses of the Australian Yabby *Cherax destructor* to progressive and sustained environmental hypoxia. *Journal of Comparative Physiology B* 168: 377–388.
- Morris, S., Callaghan, J., 1998b. The emersion response of the Australian Yabby *Cherax destructor* to environmental hypoxia and the respiratory and metabolic responses to consequent air-breathing. *Comparative Physiology B* 168: 389–398.
- Mosig, J., 1998. *The Australian yabby farmer*. Landlinks press, Collingwood, 214 pp.
- Munasinghe, D.H.N., Burridge, C.P., Austin, C.M., 2004. Molecular phylogeny and zoogeography of the freshwater crayfish genus *Cherax* Erichson (Decapoda: Parastacidae) in Australia. *Biological Journal of the Linnean Society* 81: 553–568.
- Nakata, K., Tsutsumi, K., Kawai, T., Goshima, S., 2005. Coexistence of two North American invasive crayfish species, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) and *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in Japan. *Crustaceana* 78: 1389–1394.
- Nakata, K., Hayashi, N., Ozaki, M., Ohtaka, A., Miwa, J., 2010. First record of the North American invasive crayfish *Pacifastacus leniusculus* from the Kanto region, Tone River basin, central Japan: a range expansion to a warm water area. *Plankton and Benthos Research* 5: 165–168.
- Nguyen, T.T.T., Meewan, M., Ryan, S., Austin, C.M., 2002. Genetic diversity and translocation in the marron, *Cherax tenuimanus* (Smith): implications for management and conservation. *Fisheries Management and Ecology* 9: 163–173.
- Nguyen, T.T.T., Austin, C.M., Meewan, M.M., Schultz, M.B., Jerry, J.R., 2004. Phylogeography of the freshwater crayfish *Cherax destructor* Clark (Parastacidae) in inland Australia: historical fragmentation and recent range expansion. *Biological Journal of the Linnean Society* 83: 539–550.
- Noblitt, S.B., Payne, J.F., 1995. A comparative study of selected chemical aspects of the eggs of the crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) and *P. zonangulus* Hobbs and Hobbs, 1990 (Decapoda, Cambaridae). *Crustaceana* 68: 575–582.
- Oluoch, A.O., 1990. Breeding biology of the Louisiana red swamp crayfish *Procambarus clarkii* Girard in Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* 208: 85–92.
- Paaver, T., Hurt, M., 2009. Do we have any real chance to protect noble crayfish from plague and alien species? Experience of Estonia. In: Kozák, P., Kouba, A. (Eds), *Future of Native Crayfish in Europe*, Regional European Crayfish Workshop, Písek, Česká republika, p. 31.
- Pârvulescu, L., Pacioglu, O., Hamchevici, C., 2011. 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* 401: 3.
- Peay, S., Proud, A., Ward, D., 2006. White-clawed crayfish in muddy habitats: monitoring the population in the river Ivel, Bedfordshire, UK. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 1079–1094.

- Pedraza-Lara, C., Alda, F., Carranza, S., Doadrio, I., 2010. Mitochondrial DNA structure of the Iberian populations of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius italicus italicus* (Faxon, 1914). *Molecular Phylogenetics and Evolution* 57: 327–342.
- Penn, G.H., 1954. Introductions of American crawfishes into foreign lands. *Ecology* 35: 296.
- Perdikaris, C., Koutrakis, E., Saraglidou, V., Margaritis, N., 2007. Confirmation of occurrence of the narrow-clawed crayfish *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 in the River Evros in Greece. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 385: 45–52.
- Petutschnig, J., 2008. Der Rote Amerikanischer Sumpfkrebs (*Procambarus clarkii*) in Österreich. *Forum flusskrebse* 10: 21–25.
- Petrusek, A., Petrusková, T., 2007. Invasive American crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Decapoda: Astacidae) in the Morava River (Slovakia). *Biologia* 62: 356–359.
- 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.
- Pieplow, U., 1938. Fischereiwissenschaftliche Monographie von *Cambarus affinis* Say. *Zeitschrift für Fisherei* 36: 349–440.
- Piscia, R., Volta, P., Boggero, A., Manca, M., 2011. The invasion of Lake Orta (Italy) by the red swamp crayfish *Procambarus clarkii* (Girard, 1852): a new threat to an unstable environment. *Aquatic Invasions* 6: S45–S48.
- Policar, T., Kozák, P., 2000. Výskyt raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany* 36 (1–2): 18–22.
- Powell, M.L., Watts, S.A., 2010. Response to long-term nutrient deprivation and recovery in the crayfishes *Procambarus clarkii* and *Procambarus zonangulus*: oxygen consumption and metabolic enzymes. *Journal of the World Aquaculture Society* 41: 81–91.
- Pöckl, M., 1999. Distribution of crayfish species in Austria with special reference to introduced species. *Freshwater Crayfish* 12: 733–750.
- Pöckl, M., Streissl, F., 2005. *Austropotamobius torrentium* as an indicator for habitat quality in running waters. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 376–377: 743–758.
- Pöckl, M., Holdich, D.M., Pennerstorfer, J., 2006. Identifying native and alien crayfish species in Europe. *European Project CRAYNET*, 47 pp.
- Price, J.O., Payne, J.F., 1984. Postembryonic to adult growth and development in the crayfish *Orconectes neglectus chaenodactylus* Williams, 1952 (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana* 46: 177–194.
- Privenau, K., 2010. Marmorkrebs bringt Pest. In: *Mitteldeutsche Zeitung*. <<http://www.mz-web.de/servlet/ContentServer?pagename=ksta/page&atype=ksArtikel&aid=1286541132341&openMenu=1013016724285&calledPageId=1013016724285&listid=1018881578312>>. Navštíveno 18. srpna 2011.
- Puky, M., Schád, P., 2006. *Orconectes limosus* colonises new areas fast along the Danube in Hungary. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 919–926.
- Ramos, M.A., Pereira, T.M., 1981. Um novo Astacidae para a fauna portuguesa: *Procambarus clarkii* (Girard, 1852). *Boletim do Instituto de Investigação das Pescas (Lisboa)* 6: 37–47.
- Renz, M., Breithaupt, T., 2000. Habitat use of the crayfish *Austropotamobius torrentium* in small brooks and in Lake Constance, Southern Germany. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 356: 139–154.
- Reynolds, J.D., 1998. Conservation management of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes*. Part 1. *Irish Wildlife Manuals No. 1*: pp. 33.
- Reynolds, J.D., 2011. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 10.

- Reynolds, J.D., Celada, J.C., Carral, J.M., Matthews, M.A., 1992 Reproduction of astacid crayfish in captivity – current developments and implications for culture, with special reference to Ireland and Spain. *Invertebrate Reproduction and Development* 22: 253–266.
- Rhoades, R., 1944a. Further studies on distribution and taxonomy of Ohio crayfishes, and the description of a new subspecies. *Ohio Journal of Science* 44: 95–99.
- Rhoades, R., 1944b. The crayfishes of Kentucky, with notes on variation, distribution and descriptions of new species and subspecies. *American Midland Naturalist* 31: 111–149.
- Rhoades, R., 1962. The evolution of crayfishes of the genus *Orconectes* section *limosus*. *Ohio Journal of Science* 62: 65–96.
- Rodríguez, C.F., Bécares, E., Fernández-Aláez, M., Fernández-Aláez, C., 2005. Loss of diversity and degradation of wetlands as a result of introducing exotic crayfish. *Biological Invasions* 7: 75–85.
- Rorer, B., Jr., Simmons, G.M., Jr., 1975. Competitive exclusion of *Cambarus bartoni* by *Orconectes juvenilis* in Mountain Lake, Virginia. *ASB Bulletin* 22: 76.
- Savolainen, R., Westman, K., Pursiainen, M., 1996. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11: 319–338.
- Scalici, M., Chiesa, S., Gherardi, F., Ruffini, M., Gilbertini, G., Marzano, F.N., 2009. The new threat to Italian inland waters from the alien crayfish “gang”: the Australian *Cherax destructor* Clark, 1936. *Hydrobiologia* 632: 341–345.
- Scalici, M., Chiesa, S., Scuderi, S., Celauro, D., Gibertini, G., 2010. Population structure and dynamics of *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) in a Mediterranean brackish wetland (Central Italy). *Biological Invasions* 12: 1415–1425.
- Seebacher, F., Wilson, R.S., 2006. Fighting fit: thermal plasticity of metabolic function and fighting success in the crayfish *Cherax destructor*. *Functional Ecology* 20: 1045–1053.
- Seitz, R., Vilpoux, K., Hopp, U., Harzsch, S., Maier, G., 2005. Ontogeny of the Marmorkrebs (marbled crayfish): a parthenogenetic crayfish with unknown origin and phylogenetic position. *Journal of Experimental Zoology* 303A: 393–405.
- Semple, G.P., Rouse, D.B., McLain, K.R., 1995. *Cherax destructor*, *C. tenuimanus* and *C. quadricarinatus* (Decapoda: Parastacidae): a comparative review of biological traits relating to aquaculture potential. *Freshwater Crayfish* 8: 495–503.
- Schilderman, P.A.E.L., Moonen, E.J.C., Maas, L.M., Welle, I., Kleinjans, J.C.S., 1999. Use of crayfish in biomonitoring studies of environmental pollution of the River Meuse. *Ecotoxicology and Environmental Safety* 44: 241–252.
- Schletterer, M., Füreder, L., Bekker, E.I., 2012. Crayfish in Russia: a review of distribution and ecology. In: Book of abstracts, International Association of Astacology 19, Innsbruck, Rakousko, p. 46.
- Scholtz, G., 2002. Phylogeny and evolution. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 30–52.
- Scholtz, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature* 421: 806.
- Schulz, H., Gross, H., Dümpelmann, C., Schulz, R., 2009. Flusskrebse Deutschlands. In: Füreder, L. (Ed.), *Flusskrebse, Biologie – Ökologie – Gefährdung*. Veröffentlichungen des Naturmuseums Südtirol 6, pp. 71–81.
- Schuster, G.A., Taylor, C.A., Cordeiro, J., 2010. *Pacifastacus leniusculus*. In: IUCN 2011. IUCN Red List of Threatened Species. Version 2011.1. <www.iucnredlist.org>. Navštívno 28. července 2011.
- Schwartz, F.J., Rubleman, R., Allison, J., 1963. Ecological population expansion of the introduced crayfish *Orconectes virilis*. *Ohio Journal of Science* 63: 265–273.

- Simon, T.P., 2001. Checklist of the crayfish and freshwater shrimp (Decapoda) of Indiana. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 110: 104–110.
- Simon, T.P., Weisheit, M., Seabrook, E., Freeman, L., Johnson, S., Englum, L., Jorck, K.W., Abernathy, M., Simon, T.P.IV., 2005. Notes on Indiana crayfish (Decapoda: Cambaridae) with comments on distribution, taxonomy, life history, and habitat. *Proceedings of the Indiana Academy of Science* 114: 55–61.
- Skurdal, J., Qvenild, T., 1986. Growth, maturity and fecundity of *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden, SE Norway. *Freshwater Crayfish* 6: 182–186.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 1994. Do we need harvest regulations for European crayfish? *Reviews in Fish Biology and Fisheries* 4: 461–485.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 467–510.
- Skurdal, J., Qvenild, T., Taugbøl, T., Garnas, E., 1993. Long term study of exploitation, yield and stock structure of noble crayfish *Astacus astacus* in Lake Steinsfjorden. *Freshwater Crayfish* 9: 118–133.
- Smart, A.C., Harper, D.M., Malaisse, F., Schmitz, S., Coley, S., Gourder de Beauregard, A.-C., 2002. Feeding of the exotic Louisiana red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Crustacea, Decapoda), in an African tropical lake: Lake Naivasha, Kenya. *Hydrobiologia* 488: 129–142.
- Smith, D.G., 1981a. Evidence for hybridization between two crayfish species (Decapoda: Cambaridae: *Orconectes*) with a comment on the phenomenon in Cambarid Crayfish. *American Midland Naturalist* 105: 405–407.
- Smith, D.G., 1981b. Life history parameters of the crayfish *Orconectes limosus* in Southern New-England USA. *Ohio Journal of Science* 81: 169–172.
- Smith, G.R.T., Learner, M.A., Slater, F.M., Foster, J., 1996. Habitat features important for the conservation of the native crayfish *Austropotamobius pallipes* in Britain. *Biological Conservation* 75: 239–246.
- Snovsky, G., Galil, B. S., 2011. The Australian redclaw crayfish *Cherax quadricarinatus* (von Martens, 1868) (Crustacea: Decapoda: Parastactidae) in the Sea of Galilee, Israel. *Aquatic Invasions* 6: S29–S31.
- Soes, M., 2007. *Orconectes virilis*: a North American crayfish conquering the Netherlands. In: 15th International Conference on Aquatic Invasive Species, Nijmegen, Nizozemsko, 85.
- Soes, D.M., 2008. Een vondst van de Australische roodklauwkreeft (*Cherax quadricarinatus*) in Nederland. *European Invertebrate Survey. Kreeften nieuwsbrief* 2: 7–8.
- Soes, D.M., van Eekelen, R., 2006. Rivierkreeften een opruend probleem? *De Levende Natuur* 107: 56–59.
- Soes, M., Koese, B., 2010. Invasive freshwater crayfish in the Netherlands: a preliminary risk analysis. Bureau Waardenburg, Culemborg, 69 pp.
- Sokolsky, A., Ushivtsev, V., Mikouiza, A.S., Kalmikov, E., 1999. Influence of sea level fluctuations on wild crayfish populations in the Caspian Sea. *Freshwater Crayfish* 12: 655–664.
- Sonntag, M.M., 2006. Taxonomic standing of the three subspecies of *Pacifastacus leniusculus*, and their phylogeographic patterns in the Klamath Basin area. MSc. thesis, Brigham Young University, Provo, USA, 71 pp.
- Söderbäck, B., 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible cause and mechanisms. *Freshwater Biology* 33: 291–304.
- Spitz, R., 1973. Crayfish in Austria: History and actual situation. *Freshwater Crayfish* 1: 10–14.

- Starobogatov, J.I., 1995. Taxonomy and geographical distribution of crayfishes of Asia and East Europe (Crustacea Decapoda Astacoidei). *Arthropoda selecta* 4: 3–25.
- Statzner, B., Fièvet, E., Champagne, J.-Y., Morel, R., Herouin, E., 2000. Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: biological behavior affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography* 45: 1030–1040.
- Stefani, F., Zaccara, S., Delmastro, G. B., Buscarino, M., 2011. The endangered white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes* (Decapoda, Astacidae) east and west of the Maritime Alps: a result of human translocation? *Conservation Genetics* 12: 51–60.
- Stephanou, D., 1987. Cyprus Country Report for 1986–1987. In: FAO Corporate Document Repository. <<http://www.fao.org/docrep/005/s7360b/S7360B02.htm>>. Navštíveno 5. května 2011.
- Stloukal, E., Vitázková, B., 2009. Recent situation of invasive and native crayfish species in Slovakia. In: Kozák, P., Kouba, A. (Eds), *Future of Native Crayfish in Europe, Regional European Crayfish Workshop*, Písek, Česká republika, pp. 50–51.
- Streissl, F., Hödl, W., 2002. Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia* 477: 201–208.
- Stucki, T.P., 1999. Life cycle and life history of *Astacus leptodactylus* in Chatzensee pond (Zürich) and Lake Ägeri, Switzerland. *Freshwater Crayfish* 12: 430–48.
- Stucki, T.P., 2002. Differences in life history of native and introduced crayfish species in Switzerland. *Freshwater crayfish* 13: 463–476.
- Svärdson, G., 1995. The early history of signal crayfish introduction into Europe. *Freshwater Crayfish* 8: 68–77.
- Svobodová, J., Štambergová, M., Vlach, P., Píček, J., Douda, K., Beránková, M., 2008. Vliv jakosti vody na populace raků v České republice – porovnání s legislativou ČR. *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace* 6: 1–5.
- Svobodová, J., Douda, K., Vlach, P., 2009. Souvislost mezi výskytem raků a jakostí vody v České republice. *Bulletin VÚRH Vodňany* 45 (2–3): 100–109.
- Swecker, C.D., Jones, T.G., Donahue, K. II, McKinney, D., Smith, G.D., 2010. The extirpation of *Orconectes limosus* (spinycheek crayfish) populations in West Virginia. *Southeastern Naturalist* 9 (sp3): 155–164.
- Štambergová, M., Kučera, Z., 2009. Celoplošné mapování a monitoring populací raků v ČR. *Bulletin VÚRH Vodňany* 45 (2–3): 91–99.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. Raci v České republice. *Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha*, 255 s.
- Štěpán, V.J., 1932–33. Soudobý stav rakařství v Čechách. *Československý rybář*, 20 s.
- Tack, P.I., 1941. The life-history and ecology of the crayfish *Cambarus immuis* Hagen. *American Midland Naturalist* 25: 420–446.
- Taketomi, Y., Murata, M., Miyawaki, M., 1990. Androgenic gland and secondary sexual characters in the crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Crustacean Biology* 10: 492–497.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990. Effect of density on brood size in noble crayfish, *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. *Aquaculture and Fisheries Management* 21, 17–23.
- Taylor, C.A., 2000. Systematic studies of the *Orconectes juvenilis* complex (Decapoda: Cambaridae), with descriptions of two new species. *Journal of Crustacean Biology* 20: 132–152.
- Taylor, C.A., Redmer, M., 1996. The dispersal of the crayfish *Orconectes rusticus* in Illinois, with notes on species displacement and habitat preference. *Journal of Crustacean Biology* 16: 547–551.
- Taylor, C.A., Knouft, J.H., 2006. Historical influences on genital morphology among sympatric species: gonopod evolution and reproductive isolation in the crayfish genus *Orconectes* (Cambaridae). *Biological Journal of the Linnean Society* 89: 1–12.

- Taylor, C.A., Schuster, G.A., Cooper, J.E., DiStefano, R.J., Eversole, A.G., Hamr, P., Hobbs, H.H., Robison, H.W., Skelton, C.E., Thoma, R.F., 2007. A reassessment of the conservation status of crayfishes of the United States and Canada after 10+ years of increased awareness. *Fisheries* 32: 372–389.
- Thacker, R.W., Hazlett, B.A., Esman, L.A., Stafford, C.P., Keller, T., 1993. Color morphs of the crayfish *Orconectes virilis*. *American Midland Naturalist* 129: 182–199.
- Thompson, K.R., Muzinic, L.A., Engler, L.S., Morton, S., Webster, C.D., 2004. Effects of feeding practical diets containing various protein levels on growth, survival, body composition, and processing traits of Australian red claw crayfish *Cherax quadricarinatus*, and on pond water quality. *Aquaculture Research* 35: 659–668.
- Tierney, A.J., Godleski, M.S., Massanari, J.R., 2000. Comparative analysis of agonistic behavior in four crayfish species. *Journal of Crustacean Biology* 20: 54–66.
- Tricarico, E., Vilizzi, L., Gherardi, F., Copp, G.H., 2010. Calibration of FI-ISK, an invasiveness screening tool for nonnative freshwater invertebrates. *Risk Analysis* 30: 285–292.
- Trontelj, P., Machino, Y., Sket, B., 2005. Phylogenetic and phylogeographic relationships in the crayfish genus *Austropotamobius* inferred from mitochondrial COI gene sequences. *Molecular Phylogenetics and Evolution* 34: 212–226.
- Trouilhé, M.C., Souty-Grosset, C., Grandjean, F., Parinet, B., 2007. Physical and chemical water requirements of the white-clawed crayfish (*Austropotamobius pallipes*) in western France. *Aquatic Conservation: Marine and Freshwater Ecosystems* 17: 520–538.
- Usio, N., Nakata, K., Kawai, T., Kitano, S., 2007. Distribution and control status of the invasive signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Japan. *Japanese Journal of Limnology* 68: 471–482.
- Van Den Brink, F.W.B., Van Der Velde, G., Geelen, J.F.M., 1988. Life history parameters and temperature-related activity of an American crayfish, *Orconectes limosus* (Rafineque, 1817) (Crustacea, Decapoda), in the area of the major rivers in The Netherlands. *Archiv für Hydrobiologie* 114: 275–289.
- Vasileva, P., Zaikov, A., Hubenova, T., 2006. Investigation on fecundity and eggs size in cultured and natural crayfish population of *Astacus leptodactylus* Esch. in Bulgaria. *Bulgarian Journal of Agricultural Sciences* 12: 208–217.
- Vigliano, P.H., Darrigran, G., 2002. Argentina's freshwater systems, aliens in wonderland. In: *Proceedings of the 11th International Conference on Aquatic Invasive Species*, Alexandria, Virginie, USA, pp. 25–44.
- Vlach, P., Fischer, D., Hulec, L., 2009. Microhabitat preferences of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803). *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 394–395: 15.
- Vogt, G., 2002. Functional Anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*, Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 53–151.
- Vogt, G., 2007. Exposure of the eggs to 17 α -methyl testosterone reduced hatching success and growth and elicited teratogenic effects in postembryonic life stages of crayfish. *Aquatic Toxicology* 85: 291–296.
- Vogt, G., 2008a. Investigation of hatching and early post-embryonic life of freshwater crayfish by *in vitro* culture, behavioural analysis, and light and electron microscopy. *Journal of Morphology* 269: 790–811.
- Vogt, G., 2008b. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology* 276: 1–13.
- Vogt, G., 2010. Suitability of the clonal marbled crayfish for biogerontological research: a review and perspective, with remarks on some further crustaceans. *Biogerontology* 11: 643–669.

- Vogt, G., 2011. Marmorkrebs: natural crayfish clone as emerging model for various biological disciplines. *Journal of Biosciences* 36: 377–382.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *Journal of Morphology* 262: 566–582.
- Vogt, G., Tolley, L., Scholtz, G., 2004. Life stages and reproductive components of the Marmorkrebs (marbled crayfish), the first parthenogenetic decapod crustacean. *Journal of Morphology* 261: 286–311.
- Vozgirdaitė, L., 1998. Fecundity of Lithuanian crayfish *Astacus astacus* and *Orconectes limosus* in various natural habitats. In: Taugbøl, T. (Ed.), *Nordic-Baltic Workshop on Freshwater Crayfish Research and Management*, Sagadi, Estonsko, 189–190.
- Weagle, K.V., Ozburn, G.W., 1972. Observations on aspects of the life history of the crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen), in northwest Ontario. *Canadian Journal of Zoology* 50: 366–370.
- Weinländer, M., Füreder, L., 2010. The ecology and habitat requirements of *Austropotamobius torrentium* in small forest streams in Carinthia (Austria). *Freshwater Crayfish* 17: 221–226.
- Westin, L., Gydemo, R., 1986. Influence of light and temperature on reproduction and moulting frequency in the crayfish, *Astacus astacus*. *Aquaculture* 52: 43–50.
- Westman, K., 1973a. Cultivation of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Freshwater Crayfish* 1: 211–220.
- Westman, K., 1973b. The population of the crayfish, *Astacus astacus* L. in Finland and the introduction of the American crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana. *Freshwater Crayfish* 1: 41–55.
- Westman, K., Savolainen, R., Pursiainen, M., 1993. A comparative study on the growth and moulting of the noble crayfish, *Astacus astacus* (L.), and the signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), in a small forest lake in southern Finland. *Freshwater Crayfish* 9: 451–465.
- Wickins, J.F., Lee, D. O'C., 2002. *Crustacean farming. Ranching and Culture*. Blackwell Science Ltd., Oxford, United Kingdom, 446 pp.
- Wiens, W.A., Armitage, K.B., 1961. The oxygen consumption of the crayfish *Orconectes immunis* and *Orconectes nais* in response to temperature and to oxygen saturation. *Physiological Zoology* 34: 39–54.
- Williams, E.W., Jr., Bunkley-Williams, L., Lilyestrom, C.G., Ortiz-Corps, E.A., 2001. A review of recent introductions of aquatic invertebrates in Puerto Rico and implications for the management of nonindigenous species. *Caribbean Journal of Science* 37: 246–251.
- Wingfield, M., 2002. An Overview of the Australian freshwater crayfish farming industry. *Freshwater Crayfish* 13: 177–184.
- Wingfield, M., 2008. An updated overview of the Australian freshwater crayfish farming industry. *Freshwater Crayfish* 16: 15–17.
- Withnall, F., 2000. Biology of Yabbies (*Cherax destructor*). In: *Aquaculture notes*, State of Victoria, Department of Natural Resources and Environment <<http://www.growfish.com.au/Grow/Files/fn082.pdf>>. Navštíveno 1. října 2011.
- Wizen, G., Galil, B.S., Shlagman, A., Gasith, A., 2008. First record of red swamp crayfish, *Procambarus clarkii* (Girard, 1852) (Crustacea: Decapoda: Cambaridae) in Israel – too late to eradicate? *Aquatic Invasions* 3: 181–185.
- Woodlock, B., Reynolds, J.D., 1988. Reproduction in an Irish lake population of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Freshwater Biology* 19: 79–86.
- Xingyong, W., 1995. Report on red crayfish (*Procambarus clarkii*) from Nanjing, Jiangsu Province People's Republic of China. *Freshwater Crayfish* 8: 145–147.

- Yue, G.H., Wang, G.L., Zhu, B.Q., Wang, C.M., Zhu, Z.Y., Lo, L.C., 2008. Discovery of four natural clones in a crayfish species *Procambarus clarkii*. International Journal of Biological Sciences 4: 279–282.
- Yue, G.H., Li, J., Bai, Z., Wang, C.M., Feng, F., 2010. Genetic diversity and population structure of the invasive alien red swamp crayfish. Biological Invasions 12: 2697–2706.
- Ziemba, R., Reneer, D., Buhay, J., Crandall, K., 2005. Population genetic structure of the crayfish, *Orconectes juvenilis*, in central Kentucky. American Geophysical Union, Spring Meeting 2005, abstract No. NB33Q-17.



Kozák a kol., 2013