

Kozák a kol., 2013

EKOLOGIE RAKŮ

Z. Ďuriš, I. Horká, M. Buřič, P. Kozák

8

Kozák a kol., 2013

EKOLOGIE RAKŮ

Z. Ďuriš, I. Horká, M. Buřič, P. Kozák

„Ač rak každému dle vnější podoby své jest znám, přece však způsob života tohoto pozoruhodného zvířete jest mnohemu temnou hádankou. Vždyť i přírodopzpytcům jest ještě ledacos o životě raků neznámo. Nesnadnost této úlohy záleží v tom, že rak jest zvířetem nočním a ve dne jen zřídka viditelným; teprve když se stmívá nebo za silných bouří vylézá ze své skrýše. Pročež nelze mnohé stránky v životě jeho pozorovati.“

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Raci patří k největším bezobratlým živočichům tekoucích i stojatých sladkých vod. Jako všežraví živočichové se širokým spektrem přijímané potravy jsou ve vodním prostředí nezastupitelní. Jejich absence v současné sladkovodní fauně či oslabení jejich populací se bezesporu odráží i v posunech kvality vodního prostředí a struktury biologických společenstev. Raci jako velcí bentičtí makrofágové, dobře pozorovatelní a odlišitelní od jiných živočichů, jsou vhodnými bioindikátory kvality vod. Původní druhy raků svou přítomností obvykle indukují kvalitnější část přírodních vod a stabilizovaná vodní biologická společenstva.

Následující text se bude zabývat vybranými nároky na kvalitu vod především u raků žijících ve volné přírodě na území ČR. Řada poznatků o ekologii těchto druhů je ovšem přejata i ze zahraniční odborné literatury.

8.1. NÁROKY RAKŮ NA ŽIVOTNÍ PROSTŘEDÍ

8.1.1. Rak říční *Astacus astacus*

Příkré břehy prorostlé např. olšovými či vrbovými kořeny (obr. 8.1.) nebo tvořené hrubými kameny (obr. 8.2.) poskytují podle Hagera (1996) raku říčnímu vynikající možnosti úkrytu. V hlinitých, pevných svazích si hrabe nory, které průběžně přizpůsobuje své tělesné velikosti. V nepříznivých podmínkách (nedostatek úkrytů) však využívá jakoukoli možnost pro vytvoření nory (obr. 8.3.a,b). Bahnitému dnu se jako stanovišti vyhýbá, využívá je však při vyhledávání potravy. Teplé nížinné potoky a řeky, jezera, rybníky s příkrými břehy a balvanité břehové záhozy jsou jeho nárokům nejbližší, vyskytují se ale často i ve vodách vyšších poloh.



Obr. 8.1. Břehy prorostlé olšovými kořeny poskytují výborné možnosti úkrytu pro raky (foto P. Kozák).



Obr. 8.2. Raku říčnímu (*Astacus astacus*) za úkryt velmi dobře slouží např. kamenný zához (foto P. Kozák).

Patzner a kol. (2005) zjistili při průzkumu rakouských lokalit výškové rozpětí lokalit raka říčního od 450 do 1 514 m n. m. Nejhojnější výskyt byl přitom zaznamenán v nadmořských výškách 700–800 m n. m. Údaje o výskytu raka říčního z Rakouska z oblasti Tyrolska v rozmezí nadmořských výšek 518–1 284 m n. m. uvádějí také Füreder a Machino (1999). Menší zastoupení populací raka říčního v nižších polohách Rakouska je zřejmě dáno hospodářským využitím toků a krajiny. Z území ČR je známo, že se raci říční vyskytují zejména v podhorských vodách, rak říční byl u nás nalezen nejnižší ve 155 m n. m. (Dyje u Břeclavi) a nejvýše v 941 m n. m. (Světlohorská nádrž na Šumavě) – (Štambergová a kol., 2009). Známa je ale i rozmnožující se populace raka říčního v uměle vybudované nádrži (koupališti) v Kvildě v nadmořské výšce 1 050 m n. m. (Kozák a kol., nepublikovaná data).

Mimořádný vliv na výskyt raků mají hodnoty pH. Rak říční spolu s rakem bahenním jsou typičtí alkali-filní živočichové. Existenční optimum pro raka říčního spadá do rozmezí pH 7–8,7; je ale schopen žít i při hodnotách pH 4–11. Letální účinek mají hodnoty pod 3,5 a nad 12 (Svobodová a kol., 1987). Uváděné hodnoty se shodují také s údaji Cukerzise (1988). Při hodnotách pH 5 byla u samic zaznamenána výrazná ztráta vajíček, pH 4,5 znamenalo 100% úmrtnost embryí. U dospělých jedinců je nízké pH nebezpečné především v době svlékání (Appelberg, 1987), neboť nízké hodnoty pH znemožňují příjem vápníku a komplikují tak tvorbu a rekalcifikaci nového krunýře.

Rak říční je stenotermní živočich, který využívá úzký rozsah teplot a vyžaduje vyrovnaný teplotní režim. Pro dospělé jedince raka říčního je uváděno teplotní optimum 16–19 °C, pro ráčata velikosti 10–13 mm (stáří 16–20 dní) jsou optimální teploty o něco vyšší, tj. 17–21 °C (Svobodová a kol., 1987). Teploty nad 25 °C snášejí raci říční jen po omezenou dobu (Kozák a kol., 1998). Horní letální hranice je 30–33 °C, spodní hranicí je 0 °C (Svobodová a kol., 1987).



Obr. 8.3. Koupaliště v Kvildě s betonovou hrází (a) a nora vyhrabaná ve vydlážděné hrázi (b) (foto P. Kozák).

Raci říční jsou poměrně odolní vůči nízkému obsahu kyslíku ve vodě, což je výhodou v silně zarostlých rybnících se slabým průtokem. Za minimální jsou považovány hodnoty koncentrace kyslíku 3–4 mg.l⁻¹ (Hager, 1996). Při extrémním nedostatku kyslíku opouštějí raci vodu, aby na břehu nebo na kamenech v potocích dýchali vzdušný kyslík přes vlhké žábry. Této schopnosti je využíváno při přirozeném sádkování a případné přepravě raků. Za optimální z hlediska obsahu rozpuštěného kyslíku ve vodě je pro raka říčního uváděno rozpětí 9–12 mg.l⁻¹ (Cukerzis, 1988). Spotřeba kyslíku se mění v závislosti na teplotě a chemismu vody a dále na aktivitě, hmotnosti, stáří a pohlaví raků. Při teplotách 15–18 °C je letální hranicí hodnota 1 mg.l⁻¹ (Krupauer, 1982). V zimním období by neměly hodnoty poklesnout pod 4–5 mg.l⁻¹ a v létě pod 7 mg.l⁻¹ (Svobodová a kol., 1987).

Rak říční je podle Hagera (1996) sice méně citlivý vůči organickému zatížení, reaguje však citlivě na chemické znečištění z průmyslu a zemědělství. Sérii pokusů s účinkem umělých hnojiv, příměsí moči a hašeného vápna provedl Dyk (1940a). Raci říční byli uvedeným látkám vystaveni 24 hod. Při slabém znečištění (1 g.l⁻¹) nedošlo k poškození raků ani při působení delším než 24 hod. Při znečištění vody v množství 100 ml.l⁻¹ čerstvou a 5 dní starou silně zahnilou močí hynuli raci do 24 hodin. Raci byli citliví vůči hašenému vápnu, množství 1–10 g.l⁻¹ je usmrtilo do 22 hodin, při 100 g.l⁻¹ hynuli po 7 hodinách. Přítomnost 10 g síranu železnatého (zelená skalice) v litru vody po dobu 1–2 dnů nemělo na raky žádný viditelný účinek (Dyk, 1940b).

Optimální vodivost vody pro raka říčního uvádí Bohl (1987) v rozmezí 80–700 μS.cm⁻¹. V kontaminovaných poklesových kotlinách Karvinska byli raci říční nalezeni na lokalitách s hodnotami 1 600 μS.cm⁻¹ (Ďuriš a Horká, nepublikovaná data), extrémní hodnoty vodivosti, až 3 360 μS.cm⁻¹, byly naměřeny na lokalitách s raky v oblasti uranových dolů na Příbramsku (Štambergová a kol., 2009).

Reakci raků říčních na kontaminaci těžkými kovy sledoval Meyer a kol. (1991). Po 3–4 týdnech, kdy byli raci vystaveni účinkům olova a kadmia, vykazovali sníženou aktivitu. Problémy nastaly o 1–2 týdny později po svlékání, kdy nedošlo k obvyklému ztvrdnutí nového krunýře. Pro tyto jedince bylo velmi obtížné se pohybovat a přijímat potravu. Největší množství olova bylo kumulováno zejména ve slinivko-jaterní žláze (hepatopankreatu), karapaxu a žábřácích, zatímco v zadní části střeva a svalovině byly hodnoty velmi nízké. Kadmium bylo uloženo zejména v hepatopankreatu a žábřácích.

Saprobní index je hodnota poukazující na stupeň organického znečištění přírodních vod (Sládečková a kol., 1998), zapracovaná i do ČSN. V malé míře je toto znečištění (zde obohacení) přínosné, protože je spojeno s přítomností organických látek široce využívaných organizmy v trofických vztazích. Ve větším množství jde spíše o organickou zátěž, která eliminuje množství i druhové složení organismů, které zde mohou přežívat. V běžných přírodních podmínkách dosahuje saprobní index vody hodnot rozmezí od -0,5 (pramenné a podzemní vody) až 4,5 (silně zatížené lokality s hnilým rostlinným materiálem, ale v řadě případů i odpadní vody ze zemědělství, potravinářského průmyslu, čistíren odpadních vod apod.). Vymezenými stupni saprobity jsou xenosaprobity (-0,5–0,5), oligosaprobity (0,5–1,5), alfa- a beta-mesosaprobity (1,5–3,5) a polysaprobity (3,5–4,5).

Podle Sládečka (1988) a Sládečkové a kol. (1998) vyžaduje rak říční oligosaprobní vody s hodnotami saprobního indexu v rozmezí 1–1,5; výjimečně do 2,2 (tab. 8.1.). Dyk (1977) uvádí rozpětí širší, a to od beta-oligosaprobních pstruhových vod po beta-mesosaprobní vody, což potvrzují také práce Vavříčka (2003) a Šigutové (2005). Indikační váhy (v tab. 8.1. sloupec I₁) vykazují pro uvedené druhy raků shodně hodnotu 3, tj. jako indikátory organického znečištění jsou spíše průměrní (hodnoty I₁ mohou být v rozmezí 1–5, nejlepšími indikátory jsou druhy s I₁ = 5).

Soubor údajů o vybraných parametrech prostředí raka říčního podle Cukerzise (1988) je uveden v tabulce 8.2. Detailní přehledy řady chemických a fyzikálních parametrů vztahujících se k nárokům raků na kvalitu vody jsou uvedeny v pracích Svobodové a kol. (2008, 2009) a Štambergové a kol. (2009).

Tab. 8.1. Porovnání jednotlivých druhů raků jako bioindikátorů saprobity vody, dle Sládečkové a kol. (1998) a Mooga a kol. (1995). Hodnoty x-p v tabulce uvádějí stupně saprobní valence druhu pro jednotlivé saprobní stupně s celkovým součtem stupňů = 10. Zkratky: x – xenosaprobity, o – oligosaprobity, b – beta-mesosaprobity, a – alfa-mesosaprobity, p – polysaprobity, li – indikační váha druhu, Si – saprobní index; + – možná přítomnost druhu, stupeň saprobní valence je ale nižší než 1).

Sládečková a kol. (1998)	x	o	b	a	p	li	Si
Rak říční <i>Astacus astacus</i>	2	6	2	–	–	3	1,0
Rak bahenní <i>Astacus leptodactylus</i>	–	2	6	2	–	3	2,0
Rak pruhovaný <i>Orconectes limosus</i>	–	2	6	2	–	3	2,0
Moog a kol. (1995) – Rakousko							
Rak říční <i>Astacus astacus</i>	+	3	6	1	–	3	1,8
Rak bahenní <i>Astacus leptodactylus</i>	–	2	6	2	–	3	2,0
Rak kamenáč <i>Austropotamobius torrentium</i>	1	6	3	–	–	3	1,2
Rak pruhovaný <i>Orconectes limosus</i>	–	+	6	4	–	3	2,4
Rak signální <i>Pacifastacus leniusculus</i>	–	+	+	+	–	–	–

„Často bylo pozorováno, že řeky nebo jiné vody, které mají směr od jihu k severu, jsou vůbec bez raků nebo tito je osídlují velice řídko, oproti tokům, jež mají směr od východu k západu. Příčina toho je, že rak se zase chrání před paprsky slunečními.“
J. Votrubec, Chov raků a velevruba perlonošného, 1931

Tab. 8.2. Parametry prostředí a vod vhodných pro výskyt, resp. chov raka říčního (*Astacus astacus*) (podle Cukerzise, 1988; upraveno).

Podmínky prostředí	Optimální	Průměrné	Možné, přijatelné
Plocha (ha)	menší než 50	50–100	více než 100
Průměrná hloubka (m)	5–15	10–20	více než 20
Max. hloubka (m)	10–20	20–30	více než 30
Charakter dna	pevné	různorodé	různorodé
Nános (bahno)	zpevněný	různorodý	slabý
Viditelnost (m)	1–2	kolem 1	pod 1
Okysličení vody (MgO ₂ /l)	9–12	7–9	pod 7
pH	7–8	6–8	6–8
Ca ²⁺ (mg eq/l)	~ 3	~ 2	~ 1
Letní teplota (°C)	18–22	16–24	14–26
Šíře rostlinné zóny (m)	10–20	5–10	méně než 5
Vegetace dna (% z celkové plochy)	50–80	30–50	méně než 30
Plankton (mg.m ⁻³)	45–55	35–45	méně než 30
Bentos (mg.m ⁻³)	více než 150	více než 100	méně než 100

„V mnohém malém potůčku, kde není ani ryb ani žab, vedou raci smutný život. Z nedostatku masité potravy jsou nuceni nuzně žít se téměř výhradně rostlinnou stravou nebo na rostlinách vyskytujícím se hmyzem a takto živořit.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

8.1.2. Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium*

Tento druh preferuje především přirozené, meandrující a zastíněné toky s vyšším prouděním vody (Pöckl, 1999). Úkryty si vytváří převážně pod kameny nebo si hloubí nory v celém korytě toku, zejména pak v klidných zónách vody (Hager, 1996). Preferuje kamenitý a štěrkovitý typ dna, vyhýbá se bahnitému a písčitému substrátu (Machino a Füreder, 2005; Vlach a kol., 2010a). Silné usazeniny sedimentů ze zemědělství vedou ke stálému vyplňování prostorů mezi kameny a k mizení populací raků kamenáčů a zabraňují opětovnému osídlení jinak vhodných lokalit raky. Hager (1996) uvádí, že rak kamenáč je v protikladu k raku říčnímu citlivější vůči organickému zatížení vod, údaje zveřejněné Štambergovou a kol. (2009) tomu však nenasvědčují.

Údaje o nadmořské výšce výskytu raka kamenáče se různí. V Německu byl druh zaznamenán od 180 do 820 m n. m. (Bohl, 1987; Kappus a kol., 1999; Vogt a kol., 1999). Nejvýše doložené populace byly nalezeny v Rakousku v nadmořské výšce 838–1 124 m n. m. (Füreder a Machino, 1999). Na území ČR v oblasti západních Čech byl rak kamenáč zjištěn v nadmořských výškách 360–630 m n. m. (Fischer a kol., 2004; Vlach a kol., 2010b). Ďuriš a kol. (2001) uvádí výskyt od 335 m n. m. z Křivoklátska po výšku 425 m n. m. v Podkrkonoší. Nejvyšší poloha, 900 m n. m. na Horní Vltavici, byla hlášena Štěpánem ve dvacátých letech 20. století. Tento údaj však byl zpochybněn Dykem (1977). Z literatury jsou dále známy údaje Brtka (1992), který uvádí pro bývalé Československo rozmezí 100–500 m n. m.

Raku kamenáči vyhovuje nižší teplota vody, 14 °C až 18 °C. Nejnižší letní teplota by se neměla pohybovat pod hodnotami 11–14 °C. Nejvyšší naměřené teploty na lokalitách s výskytem raka kamenáče byly od 21 do max. 26 °C (Bohl, 1987; Troschel a kol., 1995; Hager, 1996; Kozák a kol., 1998). Při teplotách nad 18 °C, resp. při koncentracích kyslíku pod 7–8 mg.l⁻¹ vykazují raci nezvyklou aktivitu přičítanou vyhledávání vody o vyšším obsahu kyslíku (Svobodová a kol., 2008).

Fyzikální a chemické parametry vod s výskytem raka kamenáče můžeme charakterizovat takto: pH 5,0–8,6, vodivost 80–700 µS.cm⁻¹, vápník 7–70 mg.l⁻¹, hořčík 2,6–21,0 mg.l⁻¹, železo do 1,2 mg.l⁻¹, chloridy do 16,7 mg.l⁻¹, dusitanový dusík do 0,16 mg.l⁻¹, dusičnanový dusík do 44 mg.l⁻¹ (Bohl, 1987), obsah kyslíku 7,6–10,0 mg.l⁻¹ (Kozák a kol., 2000). Štambergová a kol. (2009) uvádí extrémně vysoké koncentrace amonných iontů, 1,5 mg.l⁻¹, v lokalitě s výskytem raka kamenáče, a to v Zákolanském potoce ve Středočeském kraji. Rovněž hodnoty dusitanů, až 1,7 mg.l⁻¹, zde byly enormně vysoké.

Zjištěné hodnoty saprobního indexu se pohybují od 1,4 do 2,6 (Bohl, 1987), Moog (1995) jej však řadí do převážně oligosaprobních vod (tab. 8.1.).

„Také třeba k tomu přihlížeti, aby se v přítékající vodě vepří nekoupali, jelikož zápach z nich jest rakům nesnesitelným.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

8.1.3. Rak bahenní *Astacus leptodactylus*

Dává přednost stojatým nebo pomalu tekoucím vodám. V protikladu k raku říčnímu využívá jako stanoviště také bahnitě části dna. Několika rychlými záškuby těla se dokáže zahrabat v bahně tak, že jsou viditelná jen tykadla (obr. 8.4.). V pevných březích si také vyhrabává nory. Jeho odolnost vůči organickému zatížení a nedostatku kyslíku je větší než u raka říčního (Hager, 1996).



Obr. 8.4. Rak bahenní (*Astacus leptodactylus*) se vyskytuje i na lokalitách s vyšším organickým zatížením (foto P. Kozák).

Rak bahenní je živočichem vyskytujícím se v prostředí se širší teplotní amplitudou. Obecně je pro dospělé jedince raka bahenního uváděno teplotní optimum od 17 do 21 °C (Svobodová a kol., 1987), Hager (1996) uvádí 23–26 °C. Za horní letální hranici je považována teplota 33–35 °C, za spodní hranici hodnota 0 °C (Svobodová a kol., 1987). Köksal (1988) uvádí jako limitní hodnoty 4 a 32 °C. Optimum pro svlékání raků představuje teplota 25 °C, při teplotách pod 15 °C dochází ke snížení četnosti svlékání (Hesni a kol., 2009).

Za optimální pro výskyt raka bahenního jsou považovány vody s obsahem vápníku 50–100 mg.l⁻¹. Raky je možné ve velkých počtech najít nebo úspěšně chovat také na lokalitách s nižším obsahem vápníku. Horká (2003) uvádí na lokalitách severní Moravy průměrné hodnoty 45 mg.l⁻¹ a Kovačeva (1998) rozpětí 32–37 mg.l⁻¹. V práci Alexandrové (1999) je uvedeno, že na jí zkoumaných lokalitách v Rusku byla koncentrace rozpuštěného vápníku obvykle pod 20 mg.l⁻¹. Hraniční hodnoty 5 a 130 mg.l⁻¹ uvádí Krupauer (1982). Rak bahenní snáší krátkodobě i poměrně vysoké koncentrace chloridů, jeho srdeční činnost však reaguje i na poměrně nízký obsah NaCl (Kozák a kol., 2010). Pro svlékání bylo zjištěno optimum 10 mg.l⁻¹ (Hesni a kol., 2009).

Optimální hodnoty pH se pohybují zhruba v rozmezí hodnot 7–9 (Svobodová a kol., 1987). Také Köksal (1988) na základě pozorování v tureckých jezerech uvádí vyšší početnost raků bahenních ve vodách s hodnotami pH 7,3–9,0. Po časově omezenou dobu jsou však raci bahenní schopni žít v rozsahu hodnot pH 3–12, s letální hranicí pH 2,5 a 13 (Svobodová a kol., 1987).

Podle Sládečka (1988) se raci bahenní vyskytují ve vodách s BSK_5 kolem $5,0 \text{ mg.l}^{-1}$. Výjimečně jsou schopni snést hodnotu až 10 mg.l^{-1} . S výše uvedenými průměrnými hodnotami korespondují také údaje Kovačevové (1998).

Nasycení vody kyslíkem pro raky bahenní by mělo být minimálně 4 mg.l^{-1} , krátkodobě jsou přípustné také hodnoty nižší než 2 mg.l^{-1} (Sládeček, 1988).

Moog a kol. (1995) a Sládečková a kol. (1998) uvádějí pro výskyt raka bahenního shodně saprobní index 2,0 (tab. 8.1.). Dle ČSN 75 7221 (1998) to odpovídá vodám β -mezosaprobním a II. třídě čistoty.

*„Sedne-li moucha na pohozené račí krunýře, může prý přenést rakovinu.
Proto třeba krunýře bez odkladu do ohně házeti a spalovati.“
A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916*

8.1.4. Rak pruhovaný *Orconectes limosus*

Nemá vysoké požadavky na své stanovištní vody. Teploty okolo 20°C a více jsou optimální. Je extrémně odolný vůči znečištění vod a nedostatku kyslíku. Dává přednost bahnitému dnu, kde je velmi aktivní i přes den (Momot, 1988). Mimo jiné u něj bylo zjištěno, že je vysoce odolný i vůči mědi v koncentraci několika miligramů na litr vody (Laurent, 1973). Pro ostatní raky je tato koncentrace toxická.

Raci pruhovaní byli nalezeni nejen ve sladkých vnitrozemských vodách, ale také ve vodách brakických při salinitě vody do 10 ‰. Experimentálně bylo prokázáno, že samice jsou schopny úspěšně odchovat mláďata i při hodnotách 7 ‰ (Jaszczolt a Szanlawska, 2011).

Podle Sládečkové a kol. (1998) je řazen jako indikátor organického znečištění na úrovni beta-mezosaprobity s přítomností v oligosaprobních až alfa-mezosaprobních vodách. Předpokládáme však, že hodnoty pro raka pruhovaného vyžadují revizi. Rakouské normy (Moog, 1995) jej označují jako druh beta- až alfa-mezosaprobní (tab. 8.1.).



Obr. 8.5. Rak pruhovaný (*Orconectes limosus*) VN Orlik (foto P. Kozák).

8.1.5. Rak signální *Pacifastacus leniusculus*

Je velmi podobný raku říčnímu nejen vzhledem, ale i svými požadavky na kvalitu vody, vykazuje však poněkud vyšší toleranci vůči vysokým teplotám a nevyhýbá se tolik bahnitým úsekům (Hager, 1996). V otázce nároků na kyselost vody Svobodová a kol. (1987) uvádí, že rak signální je citlivý na kyselé prostředí a hodnoty nižší než pH 6,5. Patzner a kol. (2005) uvádí výskyt raka signálního v Rakousku v nadmořské výšce převážně od 500 do 600 m n. m., nejvýše položená lokalita se nacházela v 810 m n. m.

8.2. PREDÁTOŘI RAKŮ

„Jako každé zvíře s chutným masem má rak mnoho milovníků: Nejvykříčenější zloděj ryb, vydra, nechá nejkrásnějšího pstruha plavati mimo a chňapne po blízkém raku.“
A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

I když jsou raci chráněni vůči predátorům tvrdým krunýřem, ohrožuje je velké množství živočichů, ať už vodních nebo suchozemských. Nejzranitelnější jsou v juvenilní fázi a dále v období bezprostředně před a po svlékání (Krupauer, 1968). Významný je i příležitostný kanibalismus jak mezi ráčaty navzájem, tak ze strany dospělců vůči ráčatům, ale i napadání a konzumace čerstvě svlečených dospělců raky stejného druhu.

„Důležitým zjevem u raků je kanibalismus, čímž rozumíme požívání vlastních soukmenovců... Dröschler obhazuje račí kanibalismus v tom smyslu, že dochází k němu pouze při skutečném hladu. Vylučuje tedy jmenovaný, oproti jiným autorům, vraždění z rozkoše.“
J. Votrubec, Chov raků a velevruba perlonosného, 1931

Skurdal a Taugbøl (2002) uvádějí, že predace je pravděpodobně klíčovým faktorem ovlivňujícím populaci raka říčního v přírodních ekosystémech, i když mají raci jako potrava pro predátory spíše sezónní význam. Hager (1996) uvádí jako nejvýznamnější predátory a konzumenty raků úhoře, pstruha, okouna, jelce tlouště a kapra. Mimo jiné existují i práce popisující predaci ráčat larvami vážek (např. Jonsson, 1992). Ackefors (1998) v této souvislosti cituje práce: Munkhammar a kol. (1989), Gydemo a kol. (1990) a Jonsson (1992), ve kterých je zmiňován predací tlak larev šídla velkého (*Aeschna grandis*) vůči ráčatům. Kromě výše jmenovaných druhů ryb se raky živí také štiky, mníci, sumci, plotice, mřenky, vranky, hrouzci, ostroretky, líni, parmy, siveni a lipani (Štěpán, 1932–33; Bohl, 1987; obr. 8.6.).

Z teplokrevných živočichů raky vyhledává vydra říční (*Lutra lutra*), norek americký (*Mustela vison*), a dokonce i ondatra pižmová (*Ondatra zibethicus*) (Štěpán, 1932–33; Ackefors, 1998). Výzkumy z Portugalska ukázaly, že pro vydra se raci mohou stát po úhořích druhým nejvýznamnějším zdrojem energie. Odhaduje se, že na celoročním příjmu energie se podílejí 18%. Raci spolu s úhoři jsou zvláště důležitou složkou potravy vyder v Portugalsku v období od dubna do října, po zbytek roku se hlavní potravou stávají kaprovité ryby a žáby (Beja, 1996). Na území ČR z jihozápadní oblasti Čech je zdokumentován predací tlak norka amerického na populace raka kamenáče. Podle nalezených zbytků raků bylo odhadnuto, že norek ročně uloví na 7 km úseku 8 000–36 000 jedinců (Fischer a kol., 2004). Příležitostně raky loví také liška, z ptáků pak rackové, vrány, kachny, husy a volavky (Krupauer, 1968; Ackefors, 1998). Juvenilní raky loví také ledňáček říční (Hager, 1996).





Obr. 8.6. Někteří významní predátoři a konzumenti raků – štika obecná (*Esox lucius*) (a; foto Z. Mauric), okoun říční (*Perca fluviatilis*) (b; foto P. Kozdák), sumec velký (*Silurus glanis*) (c; foto Z. Mauric), kapr obecný (*Cyprinus carpio*) (d; foto Z. Mauric), úhoř říční (*Anguilla anguilla*) (e; foto M. Bláha), vydra říční (*Lutra lutra*) (f; foto L. Hlášek), norek americký (*Mustela vison*) (g; foto Z. Šrédl).

8.3. OVLIVNĚNÍ POPULACÍ PŮVODNÍCH RAKŮ OSTATNÍMI DRUHY

„Rak je lstivým společníkem, obrněným loupeživým rytířem a zákeřníkem mezi vodními zvířaty. Ač nemotorně a neobratně jeho pohyby vypadají, přece skrývá se za ním zosobněná loupeživost. Jeho celý život od nejútlejšího mládí jest ustavičným bojem se sobě rovnými a se svými sousedy.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

„Při tom mají ve svých způsobech něco krokodilového, zákeřnického.“
J. Sax, Živa, 1853

Rak říční se může v přirozených podmínkách vyskytovat na téže lokalitě také s jinými druhy raků. Příklady společného výskytu raků říčních a bahenních jsou zdokumentovány např. v Polsku, Švýcarsku, Litvě nebo Lotyšsku (Kossakowski, 1964; Cukerzis, 1988; Stucki, 1999; Arens a Taugbøl, 2005). Rak bahenní je silným kompetitorem raka říčního. V porovnání s rakem říčním má rak bahenní vyšší počet chromozomů, z čehož Cukerzis (1988) odvozuje jeho vyšší ekologickou plasticitu (je eurytermní, euryoxybiontní, euryfotický, vykazuje vyšší diurnální aktivitu, lepší regulaci výměny plynů), což je v přímé souvislosti s jeho biologickými vlastnostmi (lepší využití potravní základny, vyšší plodnost, mláďata raků bahenních v prvním roce života rostou podstatně rychleji). V místech s vyšší hustotou raka bahenního bylo pozorováno vyšší procento poranění (ztráta končetiny) jedinců téhož druhu, což svědčí o poměrně silné vnitrodruhové kompetici a agresivitě druhu. To vše způsobuje, že rak říční je při společném výskytu rakem bahenním vytlačován (Stucki a Romer, 2001). Experimentální výsledky naopak poukazují na schopnost raků říčních oproti rakům bahenním úspěšněji obsadit úkryty (Zaikov a kol., 2010).

Dyk (1953) a Krupauer (1968) se zmiňují o křížencích raků bahenních a říčních. Holzer (1996) uvádí dvě konkrétní lokality: nádrž Jezerná (k.ú. Velké Karlovice) a Tvrdkov (okres Bruntál). V roce 1999 se podle determinačních znaků o výskytu kříženců raka říčního a raka bahenního (cca 40%) v řece Odře u Jakubčovic zmiňuje také herpetolog Ivan Zwach (Lelek, 2001). Tyto údaje vycházejí z morfologických odchylek, ale nejsou podloženy genetickými studiemi.

Pokusy s křížením raka říčního a bahenního provedl v laboratorních podmínkách Furrer a kol. (1999). Cílem bylo zjistit, zda je možný výskyt kříženců v přírodě. V experimentu byly mezdruhově kříženy samice *A. leptodactylus* se samci *A. astacus* a samice *A. astacus* se samci *A. leptodactylus*. V případech pokřížených samic raků říčních však u všech jedinců došlo ke ztrátě vajíček ještě před vylihnutím, zatímco samice raků bahenních si vajíčka zachovaly. U mláďat II. vývojového stádia pak byla zaznamenána určitá podobnost s rakem bahenním, ale protože bylo procento přežití mláďat velmi nízké a všechna do dvou měsíců uhynula, nelze tento znak u tak mladých jedinců považovat za určující. O křížení raků bahenních a říčních se zmiňuje také Kossakowski (1962), s odvoláním na Cukerzise, který uvádí úspěšné zkřížení obou druhů. U některých samic raků říčních i bahenních došlo k vylihnutí hybridních ráčat. O dalším vývoji jedinců se autoři více nezmiňují. Mezdruhové páření bylo potvrzeno i při experimentech provedených v ČR, životnost potomstva ale zůstává nejasná (Kouba a kol., nepublikovaná data).

K mezdruhovým kompetitorům raka říčního patří také rak signální *P. leniusculus* a rak pruhovaný *O. limosus*. Oba zmíněné druhy mohou být přenašeči račího moru, vůči kterému jsou mnohem odolnější než původní evropské raci. Při kontaktu nepůvodních druhů s populacemi raka říčního, bahenního a kamenáče většinou dochází k hromadným úhynům těchto evropských raků (více viz podkapitola 9.3.).

Společný výskyt raků říčních a signálních byl však také pozorován, a to např. v několika finských jezerech nebo i na některých lokalitách u nás. Takové případy naznačují, že některé populace raků signálních mohou být původcem račího moru nakažené jen minimálně nebo vůbec. Rak signální je ale schopný raky říční vytlačovat i přímou kompeticí. Preferuje stejné biotopy a vykazuje obdobné biologické a eko-

logické ukazatele (Westman a Pursiainen, 1984). Söderbäck (1995) na základě několikaletého výzkumu ve švédském jezeře Skillötsjön uvádí, že raci signální dosahují v porovnání s raky říčními pohlavní zralosti při menších velikostech a nižším věku a vykazují také rychlejší růst. Dominance juvenilních i adultních raků signálních nad rakem říčním byla prokázána Söderbäckem (1991). Vytlačení populací raka říčního rakem signálním bylo zdokumentováno Westmanem (2000) ve Finsku a Söderbäckem (1995) ve Švédsku.

Trvalý společný výskyt raka pruhovaného s rakem říčním nebyl zřejmě v ČR dosud zaznamenán. Výjimkou je smíšená populace raka říčního s rakem pruhovaným v Černovickém potoce v Soběslavi zjištěná při záchranném transferu v roce 2009 (viz podkapitola 11.2., obr. 11.19.) (Kozák a kol., nepublikovaná data). Krátkodobý výskyt s rakem říčním i bahenním byl hlášen Beranem (1995), následně však došlo k úhynu obou našich druhů raků pravděpodobně na račí mor (Beran, 1999). Kozubíková a kol. (2009) zjistila u několika populací raka pruhovaného v ČR téměř 100% nakaženost račím morem, naopak některé populace tohoto druhu jsou zřejmě nakaženy jen velmi málo (Matasová a kol., 2011), což by mohlo vést i k delšímu soužití obou druhů. Krzywosz (2004) připouští na základě vlastních zkušeností možnost delšího společného výskytu tohoto amerického raka s původními druhy v Polsku (rak říční a bahenní), který však nebyl delší 10 let. Schulz a kol. (2006) dokonce popisují případy koexistence obou druhů, přičemž u raků pruhovaných nedetekovali přítomnost patogenu račího moru.

8.4. ASPEKTY ŠÍŘENÍ NEPŮVODNÍCH DRUHŮ RAKŮ

Nepůvodní druhy raků, které se v Evropě staly úspěšnými invazními druhy, jsou bezpochyby velmi dobře biologicky vybaveny pro kompetici s autochtonní astakofaunou. Vzhledem k jejich plastičtějšímu životnímu a reprodukčnímu cyklu a vyšší adaptabilitě (viz kapitola 5 – popis jednotlivých druhů) mají lepší předpoklady pro osídlení volných evropských habitatů, pro další šíření a vytlačování původních druhů z jejich stávajících lokalit výskytu. K tomu jim často pomáhá přenos račího moru na původní raky (viz podkapitola 9.3.1.).

Raci jsou jedním z klíčových komponentů sladkovodních ekosystémů – jsou dominantními konzumenty bentických bezobratlých, detritu, makrofyt a řas zejména v menších tocích, ale i stojatých vodách a navíc jsou často důležitou složkou potravy ryb a jiných vodních predátorů (Lodge a Hill, 1994; Momot, 1995; Füreder a kol., 2006). Proto ztráta původních nebo introdukce a invaze nových druhů (nebo obě varianty najednou) často vedou k velkým změnám v daném ekosystému a ztrátě biodiverzity (Covich a kol. 1999; Gherardi, 2007a; Holdich a Pöckl, 2007). Často je negativně ovlivněna abundance a složení makrofyt (Nyström a kol., 1996; Nyström, 1999) a větších vodních bezobratlých včetně larev hmyzu (Nyström, 1999), tzn. úbytek důležitých potravních zdrojů, což může vést ke snížení výskytu obojživelníků či měkkýšů (Warner a kol., 1995; Renai a Gherardi, 2004) a zároveň ovlivňovat výskyt a druhové složení rybiho společenstva (Guan a Wiles, 1997; Ilhéu a kol., 2007). Šíření nepůvodních raků a zhoršování dopadů jejich přítomnosti navíc výrazně napomáhá ruka člověka, a to přímo vysazováním nepůvodních druhů i nepřímo ovlivňováním životního prostředí.

Mechanismy podporující šíření nepůvodních druhů

Aktivita a agresivita

Vyšší aktivita a agresivita do značné míry ovlivňují úspěšnost druhu v kompetici s jedinci druhu jiného zejména o potravní zdroje i úkryty a může je zvýhodňovat při přímých interakcích – soubojích. Výsledkem vysoké aktivity jednoho druhu může být často nedostatek potravních zdrojů pro druh méně aktivní (Holdich a kol., 2009). Stejně tak větší agresivita může mít za následek získání vhodnějších úkrytů

či zdrojů potravy (Vorburger a Ribí, 1999; Dunn a kol., 2009) či dokonce zvýšenou predací na druhém druhu (Dunn a kol., 2009). Obecně však platí, že v mezidruhových interakcích rozhoduje zejména velikost těla a klepet (Bovbjerg, 1956).

V otázce původních a nepůvodních druhů raků v Evropě se výhody plynoucí z vyšší aktivity a agresivity kloní jasně na stranu nepůvodních severoamerických druhů. Autochtonní evropské druhy se vyznačují výhradně noční aktivitou vrcholící během soumraku a svítání (Hamrin, 1987; Holdich a kol., 2006). V denních hodinách jsou aktivní pouze v případě nedostatku potravy (Nyström a Granéli, 1997), nedostatku úkrytových možností (Westin a Gydemo, 1988) nebo v případě, že s danou populací není něco v pořádku, např. může poukazovat na nepříznivé podmínky prostředí nebo onemocnění raků (Bohl, 1999; viz také kapitola 9 – nemoci). Oproti tomu rak pruhovaný a rak signální, u nás alochtonní druhy, jsou během nočních hodin více aktivní a zároveň vykazují i relativně vysokou denní aktivitu (Lozan, 2000; Bubb a kol., 2006; Buřič a kol., 2009a; Musil a kol., 2010). Tato flexibilita umožňuje populacím nepůvodních druhů rozšířit svou potravní aktivitu během období s příznivými podmínkami (pro co největší využití zdrojů) i nepříznivými podmínkami (využití všeho, co je ještě k dispozici). Zástupci původních druhů pak nemohou efektivně využít zdroje pro rozvoj populace. Nedostatek potravních zdrojů může vést k pomalejšímu růstu a zároveň k pozdějšímu dosažení pohlavní dospělosti (Reynolds, 2002) nebo zvýšení aktivity přes den, kdy se tak raci vystavují vyššímu riziku predace. Vyšší a zároveň denní aktivitou jsou ale vystaveni zvýšenému riziku predace i nepůvodní druhy. Nicméně, dle studie Hazletta a kol. (2003), jsou nepůvodní druhy raků (konkrétně rak pruhovaný a rak červený) schopny rozpoznat nebezpečí lépe než např. rak bělonohý (*Austropotamobius pallipes*), zástupce původní evropské astakofauny.

Výhoda vyšší aktivity nepůvodních druhů je posílena navíc jejich vyšší agresivitou (Gherardi, 2002). Agresivnější jedinec bude pravděpodobně i úspěšnější v kompetici o potravu i úkryty, a to i v případě, že je úkryt již obsazen. Vysoce úspěšný je díky své agresivitě rak signální v kompetici s rakem kamenáčem (Vorburger a Ribí, 1999), ale i s rakem říčním (Söderback, 1991, 1995). Přímé agresivní interakce menšího raka pruhovaného s rakem říčním či kamenáčem by pravděpodobně byly závislé na velikosti soupeřů, nicméně pouze přítomnost raka pruhovaného dokáže významně změnit chování raka říčního. Rak říční ve společné obsádce s rakem pruhovaným vykazoval vyšší denní aktivitu (Musil a kol., 2010), což je pro něj nepřírozené a zvyšuje se tak riziko predáčního tlaku denních predátorů (Lodge a Hill, 1994). Tento efekt je uváděn jako jeden z podpůrných mechanismů podílejících se na vytlačení původních druhů (Bubb a kol., 2006). Původní populace, které nejsou schopny trvalé konkurence s nepůvodními druhy, se mohou stahovat na jiná méně výhodná místa, mohou být pod větším predáčním tlakem ryb či jiných predátorů i samotných nepůvodních druhů, což může v konečném efektu vést k zániku dané populace (Gherardi, 2007b).

Reprodukční strategie

U raků existují dva odlišné modely reprodukce a růstu v závislosti na jejich životní strategii. Raci pocházející zejména ze subtropických oblastí rostou kontinuálně a vykazují tzv. r-strategii s rychlým pohlavním dospíváním, vysokou plodností, ale většinou kratší délkou života. Oproti tomu tzv. K-strategové se u raků vyznačují obvykle pomalejším sezónním růstem, který je způsoben průběhem teploty vody. Mezi K-strategie řadíme naše původní druhy, raka říčního, raka kamenáče, ale také pro zajímavost např. největšího sladkovodního raka *Astacopsis gouldi* (Reynolds, 2002). Mezi r-strategie u nás řadíme zejména příslušníky čeledi Cambaridae (rak pruhovaný, rak červený, rak mramorovaný), ale určité znaky lze ve srovnání s původními druhy pozorovat i u raka signálního (např. plodnost, růst). V porovnání s původními evropskými druhy tak mohou již v polovičním stáří (a často i poloviční velikosti) produkovat stejné či větší množství potomstva. Plodnost (průměrná i maximální) je navíc u nepůvodních druhů významně vyšší než u druhů původních. Výhodou mohou být i specifika životního cyklu severoamerických přísluš-

níků čeledi Cambaridae, která mohou přispívat k co nejefektivnějším využitím zdrojů pro aktuální potřeby jedinců (výskyt reprodukční formy I a II) nebo pro zvýšení úspěšnosti reprodukce (prodloužená doba páření na podzim a na jaře, možnost dlouhodobého uchování spermatoforů, kratší inkubační doba). V případě raka pruhovaného a raka mramorovaného můžeme mluvit o perfektním přizpůsobení pro invaze, neboť samice těchto druhů jsou schopny reprodukce i bez účasti samců (u raka mramorovaného jsou známy pouze samice). V poslední době se množí spekulace o podobných schopnostech i u raka červeného. Podrobnější informace o specifických reprodukčních vlastnostech nepůvodních raků jsou uvedeny v podkapitole 7.2. Specifika reprodukčního cyklu raka pruhovaného.

Migrační schopnosti

Rychlý nárůst abundance nepůvodního druhu vede k přemnožení a k vyčerpání nosné kapacity prostředí. V takovém případě, kdy jsou základní zdroje v nedostatku, se populace začíná rychle šířit ve směru kvalitnějších životních podmínek, zejména dostupných potravních zdrojů. Není to proces skokový, ale kontinuální, který s hustotou populací sílí. Schopnost kolonizace nových lokalit je u nepůvodních druhů poměrně vysoká a liší se mezi jednotlivými druhy. Obecně lze říci, že migrační schopnosti jedince jsou mnohem vyšší než rychlost šíření celé populace. Někteří jedinci mohou denně urazit i stovky metrů (Bubb a kol., 2004; Buřič a kol., 2009a), neznamená to však, že se stejnou rychlostí šíří celá populace. Krátkodobé migrace na delší vzdálenost mohou být dané vyrušením jedince, přesunem za lepšími podmínkami v rámci osídleného habitatu (Bubb a kol., 2004; Bubb a kol., 2006) nebo reprodukčním chováním (Buřič a kol., 2009b).

Osídlování toků lze relativně dobře vyjádřit počtem kilometrů, o které se daná populace posunula za jeden rok. Poměrně značné rozdíly potom můžeme vidět v hodnotách migrace po a proti proudu vodního toku. U raka signálního byla ve všech sledovaných případech poproudová migrace rychlejší než migrace proti proudu, u raka pruhovaného se v literatuře s údaji o protiproudové migraci střetneme jen vzácně, většinou je pouze zmíněna, ale ne vyčíslena, i když k ní taktéž dochází (např. kolonizace Labe a Vltavy v ČR).

Co se týče individuálních možností jedinců raka pruhovaného, jsou schopni poměrně rychlého pohybu (> 100 m za den), a to jak směrem po proudu, tak proti proudu (Buřič a kol., 2009a, b). To je vzhledem k velikosti raka pruhovaného úctyhodný výkon, nicméně v porovnání s ostatními druhy není nijak výjimečný. Postup šíření populace byl dobře popsán na Dunaji v Maďarsku, kde rychlost šíření raka pruhovaného po proudu řeky dosahovala až 16 km za rok (Puky a Schád, 2006). U raka pruhovaného byla navíc zjištěna periodická migrace z velkého toku do drobných chladnějších přítoků a zpět (Buřič a kol., 2010). Tyto přítoky mu dlouhodobě nevyhovují, a tak je využívá zřejmě pouze jako bezpečné stanoviště před predátory či z hlediska příznivějších životních podmínek (potrava, kyslík) během vegetační sezóny. To může být nebezpečné pro zbytkové populace původních druhů žijící v těchto malých vodních tocích z hlediska přenosu račího moru.

Jedinci raka signálního jsou schopni za den urazit až několik set metrů proti i po proudu (Bubb a kol., 2002), schopnost šíření jeho populací je ale nižší než u menšího raka pruhovaného a výrazně se liší i podle směru migrace. Rychlost šíření proti proudu se dle dostupné literatury pohybuje od 0,5 do maximálně 4 km za rok (Ibottson a kol., 1996; Bubb a kol., 2002; Weinländer a Füreder, 2009; Bernardo a kol., 2011). V opačném směru, po proudu, je šíření populací rychlejší a udává se v rozmezí 1,5–7 km za rok (Wright a Williams, 2000; Holdich a kol., 2006; Weinländer a Füreder, 2009; Bernardo a kol., 2011). Dle posledních studií je za určitých okolností možné migraci raka signálního zpomalit trvalým odchytem velkých jedinců z populace. Tím se uvolní životní prostor pro zbytek populace tj. potravní zdroje a úkrytové možnosti. Díky tomu se daná populace nemá potřebu dále rychle rozpínat (Moorhouse a MacDonald, 2011). Takto však lze šíření nepůvodního druhu pouze zpomalit, nikoli zastavit.

Z předchozích údajů je zjevné, že postupnému šíření nepůvodních druhů z lokalit, na nichž se momentálně vyskytují, nelze zabránit a pravděpodobně jej ani dlouhodobě brzdít. Jedinými známými

překážkami dalšího šíření jsou klimatické podmínky nebo lokální fyzikální a chemické parametry prostředí nevhodné pro daný druh. Mechanické bariéry (jezy, přehrady) nejsou vzhledem k působení lidského faktoru dostatečnou překážkou v šíření.

Odhadnout, jakým směrem a jak rychle se budou ubírat další invaze nepůvodních druhů, je důležité pro ochranu stávajících populací autochtonních druhů. Tyto predikce ale počítají s velmi širokým spektrem informací včetně započtení vlivu lidské činnosti. I s kvalitně zpracovanými daty velkého rozsahu je ale takový odhad stále pouze málo pravděpodobnou hypotézou (MacIsaac a kol., 2007).

Račí mor

Pakliže jsou výrazným aspektem šíření alochtonních druhů jejich migrační schopnosti, jejich význam roste v případech, kdy jsou migrující jedinci zároveň přenašeči račího moru. Rychlé vyhynutí populací původních druhů zasažených račím morem znamená uvolnění bentických nik a možnost jejich osídlení nepůvodními druhy v mnohem rychlejším čase. Tzn. že ani nedojde ke konfrontaci původního a nepůvodního druhu a k jejich případné koexistenci. Volné přirozené habitaty raků (vyprázdněné právě následkem račího moru) v počátcích výrazně napomohly šíření nepůvodních druhů a zároveň byly paradoxně důvodem, proč byly nepůvodní druhy do Evropy introdukovány. Podrobné informace o račím moru poskytuje kapitola 9.

Lidská činnost

Z výčtu vlastností nepůvodních druhů by se zdálo, že jsou právě tyto druhy strůjci všeho ohrožení našich původních druhů a vodních ekosystémů jako celku. Není tomu tak. Největším nebezpečím byl, je a pravděpodobně zůstane člověk. Ten byl na počátku všech introdukcí, ať už z důvodů čistě komerčních (rak signální a červený) nebo s dobrým úmyslem jak nahradit račím morem zdecimované populace původních druhů (rak pruhovaný).

Prvotními introdukcemi ale role člověka zdaleka neskončila. Nadále pokračoval přímý (vysazování raků na nové lokality, chov nepůvodních druhů) i nepřímý (změny životního prostředí, znečištění a úpravy toků, stavby propojovacích kanálů mezi povodími) vliv lidského faktoru. Zejména využití vodních zdrojů, změny vodního prostředí (znečištění, stavební úpravy) nebo zanášení toků kvůli nevhodnému způsobu obhospodařování půdy či intenzivnímu rybníkářství vytváří méně vhodné prostředí pro původní druhy, ale stále ještě přijatelné pro druhy nepůvodní (Hobbs a kol., 1989; Lindqvist a Huner, 1999; Lodge a kol., 2000). Navíc je lidská činnost stále hlavní příčinou přesunů raků z místa na místo. Problémem je zejména neinformovaná veřejnost. Lidé chtějí často v dobré víře pomoci rakům na místa, kde na ně byli z minulosti zvyklí, a neuvědomují si, že přenosem nepůvodních raků ohrožují izolované populace autochtonních druhů, ke kterým by se alochtonní druhy přirozenou cestou nedostaly. Dokazují to případy úhynů způsobených račím morem z nedávné minulosti (Kozubíková a kol., 2008).

Nehledě na výčet předpokladů, které předurčují některé nepůvodní druhy být úspěšnějšími než druhy původní, je lidská činnost a její postupné důsledky stále prokazatelně nejdůležitějším mechanismem podporujícím šíření alochtonních druhů. Svou důležitou roli zde hraje celá řada socioekonomických faktorů, které v rámci biologických invazí hrají důležitější roli než původně nalézaná vysvětlení vycházející z ekologických studií jednotlivých druhů (Pyšek a kol., 2010; Perdikaris a kol., 2012). Recentní studie dokazují, že všechny předchozí důvody úspěchu invazních druhů (včetně výše popsaných migračních schopností a výhod v životním a reprodukčním cyklu) jsou převáženy vlivem lidské činnosti (Walther a kol., 2009). Ekonomické, sociologické a demografické proměnné reflektují intenzitu lidské činnosti a zapojují efekt faktorů, které přímo determinují výsledek invaze, jakými jsou introdukční úsilí (vyjadřovaný jako počet introdukovaných jedinců na lokalitu), způsoby introdukce (legální, ilegální, nahodilá, náhodná, cílená), eutrofizace a intenzita antropogenního znečištění-narušení prostředí (Pyšek a kol., 2010; Perdikaris a kol., 2012).

Nečekaně vysoký efekt lidské činnosti na biologické invaze, tj. silný vliv ekonomických a demografických faktorů zjištěný pro několik zásadních taxonomických skupin invazních druhů (rostliny, hmyz, vodní bezobratlí, ryby, ptáci, savci), jasně ukazuje na odpovědnost lidské činnosti za podporu a rozvoj biologických invazí (Pyšek a kol., 2010). Budoucí řešení problému biologických invazí na národních úrovních proto spočívá v ukončení zlehčování a omlouvání negativních následků lidské činnosti generující zisk. Ekonomická významnost daného invazního druhu totiž ještě zvyšuje pravděpodobnost jeho invazního šíření (Perrings a kol., 2005).

Závěrem je nutno zdůraznit, že problematika šíření nepůvodních invazních druhů není pouze problematikou původních raků, ale je hrozbou pro biodiverzitu a fungování vodních ekosystémů jako celku. Boj proti šíření nepůvodních druhů je pak otázkou všech skupin obyvatelstva včetně státních orgánů a organizací, zájmových neziskových organizací, rybářských hospodářů, vodohospodářů, odborníků i široké veřejnosti.

Kozák a kol., 2013

LITERATURA

- Ackefors, H.E.G., 1998. The culture and capture crayfish fisheries in Europe. *World Aquaculture* 29: 18–24; 64–67.
- Alexandrova, E., 1999. *Pontastacus leptodactylus*: cultivation and restoration of stocks in Central Russia. *Freshwater Crayfish* 12: 563–572.
- Appelberg, M., 1987. Some factors regulating the crayfish *Astacus astacus* L. in acid and neutralized waters. *Annales de la Societe Royale Zoologique de Belgique* 117 (suppl. 1): 166–179.
- Arens, A., Taugbøl, T., 2005. Status of freshwater crayfish in Latvia. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 376–377: 519–528.
- Beja, P.R., 1996. An analysis of otter *Lutra lutra* predation on introduced American crayfish *Procambarus clarkii* in Iberian streams. *Journal of Applied Ecology* 33: 1156–1170.
- Beran, L., 1995. Raci v CHKO Kokořínsko. *Ochrana přírody* 50: 114–115.
- Beran, L., 1999. Konec raků v Pšovce? *Sosna (CHKO Kokořínsko)* 1: 25.
- Bernardo, J.M., Costa, A.M., Bruxelas, A., Teixeira, A., 2011. Dispersal and coexistence of two non-native crayfish species (*Pacifastacus leniusculus* and *Procambarus clarkii*) in NE Portugal over a 10-year period. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 28.
- Bohl, E., 1987. Comparative studies on crayfish brooks in Bavaria (*Astacus astacus* L., *Austropotamobius torrentium* Schr.). *Freshwater Crayfish* 7: 287–294.
- Bohl, E., 1999. Motion of individual noble crayfish *Astacus astacus* in different biological situations: in-situ studies using radio telemetry. *Freshwater Crayfish* 12: 677–687.
- Bovbjerg, R.V., 1956. Some factors affecting aggressive behavior in crayfish. *Physiological Zoology* 29: 129–136.
- Brtek, J., 1992. Rak kamenáč, rak skalný *Austropotamobius torrentium* (Schr., 1803). In: Červená kniha ohrožených a vzácných druhů živočichů ČSFR, 3, bezobratlí. *Příroda*, Bratislava, 58–59.
- Bubb, D.H., Lucas, M.C., Thom, T.J., 2002. Winter movements and activity of signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in an upland river, determined by radio telemetry. *Hydrobiologia* 483: 111–119.
- 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.
- Bubb, D.H., Thom, T.J., Lucas, M.C., 2006. Movement, dispersal and refuge use of co-occurring introduced and native crayfish. *Freshwater Biology* 51: 1359–1368.
- Buřič, M., Kozák, P., Kouba, A., 2009a. 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., 2009b. Spring mating period in *Orconectes limosus*: the reason for movement. *Aquatic Sciences – Research Across Boundaries* 71: 473–477.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2010. Seasonal migrations of *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) to a small tributary of large river. *Freshwater Crayfish* 17: 183–186.
- Covich, A.P., Palmer, M.A., Cowl, T.A., 1999. The role of benthic invertebrate species in freshwater ecosystems. *BioScience* 49: 119–127.
- Cukerzis, J.M., 1988. *Astacus astacus* in Europe. In: Holdich, D.M., Lowery R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploitation*. Timber Press, Portland, pp. 309–340.
- ČSN 75 7221, 1998. *Jakost vod – Klasifikace jakosti povrchových vod*. Český normalizační institut, Praha, 12 s.

- Dunn, J.C., McClymont, E.H., Christmas, M., Dunn, A.M., 2009. Competition and parasitism in the native White Clawed Crayfish *Austropotamobius pallipes* and the invasive Signal Crayfish *Pacifastacus leniusculus* in the UK. *Biological Invasions* 11: 315–324.
- Đuriš, Z., Kozák, P., Polícar, T., Theimer, J., 2001. Rak kamenáč *Austropotamobius torrentium* (Schränk) v České republice. *Časopis Slezského zemského muzea v Opavě* (A) 50 (suppl.): 85–93.
- Dyk, V., 1940a. Vzdornost raka říčního (*Potamobius astacus* L.) k znečištění vody umělými hnojivy, močí skotu a vepřů a hašeným vápnem. *Sborník České Akademie Zemědělské* 15: 84–86.
- Dyk, V., 1940b. Může ničení lučních mechů zelenou skalicí ohrozit zájmy rybářské? *Český zemědělec* 22: 168.
- Dyk, V., 1953. Hospodářská hodnota raka říčního a bahenního. *Sborník Československé akademie zemědělských věd řada B* 26: 143–148.
- Dyk, V., 1977. Rak říční jako ukazatel čistoty vod. *Památky a příroda* 10: 632–635.
- Fischer, D., Bádr, V., Vlach, P., Fischerová, J., 2004. Nové poznatky o rozšíření raka kamenáče v Čechách. *Živa* 52: 79–81.
- Füreder, L., Machino, Y., 1999. Past and present crayfish situations in Tyrol (Austria and Northern Italy). *Freshwater Crayfish* 12: 751–764.
- Füreder, L., Edsman, L., Holdich, D.M., Kozak, P., Machino, Y., Pockl, M., Renai, B., Reynolds, J.D., Schulz, H., Schulz, R., Sint, D., Taugbol, T., Trouilhe, M.C., 2006. Indigenous crayfish habitat and threats. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noel, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (Eds), *Atlas of Crayfish in Europe*. Museum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 25–48.
- Furrer, S.C., Cantieni, M., Duvoisin, N., 1999. Freshly hatched hybrids between *Astacus astacus* and *Astacus leptodactylus* differ in chela shape from purebred offspring. *Freshwater Crayfish* 12: 90–97.
- Gherardi, F., 2002. Behaviour. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 258–290.
- Gherardi, F., 2007a. Understanding the impact of invasive crayfish. In: Gherardi, F. (Ed.), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 507–542.
- Gherardi, F., 2007b. Biological invasions in inland waters: an overview. In: Gherardi, F. (Ed.), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 3–26.
- Guan, R., Wiles, P.R., 1997. Ecological impact of introduced crayfish on benthic fishes in a British lowland river. *Conservation Biology* 11: 641–647.
- Gydemo, R., Westin, L., Nissling, A., 1990. Predation on larvae of the noble crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture* 86: 155–161.
- Hager, J., 1996. *Edelkrebse*. Leopold Stocker Verlag, Graz, 128 pp.
- Hamrin, S.F., 1987. Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Holarctic Ecology* 10: 45–51.
- Hazlett, B.A., Burba, A., Gherardi, F., Acquistapace, P., 2003. Invasive species of crayfish use a broader range of predation-risk cues than native species. *Biological Invasions* 5: 223–228.
- Hesni, A.M., Shabanipour, N., Zahmatkesh, A., Toutouni, M.M., 2009. Effects of temperature and salinity on survival and moulting of the narrow-clawed crayfish, *Astacus leptodactylus* Eschscholtz, 1823 (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana* 82: 1495–1507.
- 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.

- Holdich, D.M., Pöckl, M., 2007. Invasive crustaceans in European inland waters. In: Gherardi, F. (Ed.), Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 29–76.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füreder, 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.
- Holzer, M., 1996. Populace raků v malých nádržích. Sb. ze semináře „Ochrana biodiverzity drobných stojatých vod“. ZO ČSOP, Vlašim, 91–93.
- Horká, I., 2003. Výskyt, biometrie a biologie raka bahenního (*Pontastacus leptodactylus*) na Karvinsku. Bakalářská práce. Ostravská univerzita, Ostrava, 81 s.
- Ibottson, A.T., Furse, M.T., Tapia, G., Lowans, L.M., 1996. The distribution of crayfish populations in the River Thame in summer 1996. Report to Environment Agency, Reading, UK, p. 9.
- Ilhéu, M., Bernardo, J., Fernandes, S., 2007. Predation of invasive crayfish on aquatic vertebrates: the effect of *Procambarus clarkii* on fish assemblages in Mediterranean temporary streams. In: Gherardi, F. (Ed.), Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 543–558.
- Jaszczołt, J., Szaniawska, A., 2011. The spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) as an inhabitant of the Baltic Sea – experimental evidences for its invasion of brackish waters. Oceanological and Hydrobiological Studies 40: 52–60.
- Jonsson, A., 1992. Shelter selection in YOY crayfish *Astacus astacus* under predation pressure by dragonfly larvae. Nordic Journal of Freshwater Research 67: 82–87.
- Kappus, B., Peissner, T., Raver-Jost, C., 1999. Distribution and habitat conditions of crayfish populations in the urban freshwater systems of Stuttgart (Baden-Württemberg, Germany). Freshwater Crayfish 12: 778–785.
- Köksal, G., 1988. *Astacus leptodactylus* in Europe. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploitation. Timber Press, Portland, 365–400.
- Kossakowski, J., 1962. Porównanie kilku wstażników morfometrycznych u trzech gatunków raków z wód polskich. Roczniki nauk rolniczych 81B: 359–376.
- Kossakowski, J., 1964. Współbytovanie raków *Astacus astacus* (L.) i *Astacus leptodactylus* Esch. W jeziorze Łoby. Roczniki nauk rolniczych 84B: 431–455.
- Kovačeva, N., 1998. Reprodukce raka bahenního (*Astacus leptodactylus* Esch.) v řízených podmínkách v Bulharsku. Bulletin VÚRH Vodňany 34 (3): 103–108.
- Kozák, P., Pokorný, J., Policar, T., Kouřil, J., 1998. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR. Edice Metodik, VÚRH JU, Vodňany, č. 56, 20 s.
- Kozák, P., Policar, T., Ďuriš, Z., 2000. Rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium* Schr.) – podklady pro vytvoření soustavy chráněných území NATURA 2000. Závěrečná zpráva projektu, dep. u AOPK Praha a ve VÚRH Vodňany, 54 s.
- Kozák, P., Policar, T., Fedotov, V.P., Kuznetsova, T.V., Buřič, M., Kholodkevich, S.V., 2010. Effect of chloride content in water on heart rate in narrow-clawed crayfish (*Astacus leptodactylus*). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 394–395: 8.
- Kozubíková, E., Petrusek, A., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Uribeondo, J., Oidtmann, B., 2008. The old menace is back: recent crayfish plague outbreaks in the Czech Republic. Aquaculture 274: 208–217.

- Kozubíková, E., Filipová, L., Kozák, P., Ďuriš, Z., Martín, M.P., Diéguez-Uribeondo, J., Petrusek, A., Oidtmann, B., 2009. Prevalence of the crayfish plague pathogen *Aphanomyces astaci* in invasive American crayfishes in the Czech Republic. *Conservation Biology* 23: 1204–1213.
- Krupauer, V., 1968. Zlatý rak. Nakl. České Budějovice, 109 s.
- Krupauer, V., 1982. Raci. Český rybářský svaz, Pardubice, 69 s.
- Krzywosz, T., 2004. Czy to odwrót raka pręgowatego? *Komunikaty rybackie* 5: 21–23.
- Laurent, P.J., 1973. *Astacus* and *Cambarus* in France. *Freshwater Crayfish* 1: 69–78.
- Lelek, P., 2001. Průvodce naučnou stezkou Stříbrný chodník v Odrách, ZO ČSOP Odry, vyšlo jako příloha Oderského zpravodaje č.1/2001: 17–20.
- 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, Netherlands, pp. 23–30.
- Lodge, D.M., Hill, A.H., 1994. Factors governing species composition, population size, and productivity of cool-water crayfishes. *Nordic Journal of Freshwater Research* 69: 111–136.
- Lodge, D.M., Taylor, C.A., Holdich, D.M., Skurdal, J., 2000. Nonindigenous crayfishes threaten North American freshwater biodiversity: Lessons from Europe. *Fisheries* 25: 7–20.
- Lozan, J.L., 2000. On the threat to the European crayfish: A contribution with the study of the activity behaviour of four crayfish species (Decapoda: Astacidae). *Limnologica* 30: 156–166.
- MacIsaac, H.J., Herborg, L.M., Muirhead, J.R., 2007. Modeling biological invasions of inland waters. In: Gherardi, F. (Ed.), *Biological invaders in inland waters: profiles, distribution, and threats*. Springer, Dordrecht, The Netherlands, pp. 347–368.
- Machino, Y., Füreder, L., 2005. How to find a stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schrank, 1803): a biogeographic study in Europe. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 376–377: 507–517.
- Matasová, K., Kozubíková, E., Syoboda, J., Jarošík, V., Petrusek, A., 2011. Temporal variation in the prevalence of the crayfish plague pathogen (*Aphanomyces astaci*) in three Czech spiny-cheek crayfish populations. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 401: 14.
- Meyer, W., Kretschmer, M., Hoffmann, A., Harisch, G., 1991. Biochemical and Histochemical Observations on Effect of Low-Leven Heavy Metal Lead (Lead, Cadmium) in Different Organ System of the Freshwater Crayfish, *Astacus astacus* L. (Crustacea Decapoda). *Ecotoxicology and Environmental Safety* 21: 137–156.
- Momot, W.T., 1988. *Orconectes* in North America and elsewhere. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploitation*. Timber Press, Portland, pp. 262–280.
- Momot, W.T., 1995. Redefining the role of crayfish in aquatic ecosystems. *Reviews in Fisheries Science* 3: 33–63.
- Moog, O. (Ed.), 1995. *Fauna Aquatica Austriaca*. Wasserwirtschaftskataster, Bundesministerium für Land und Forstwirtschaft, Wien.
- Moorhouse, T.P., MacDonald, D.W., 2011. The effect of manual removal on movement distances in populations of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*). *Freshwater Biology* 56: 2370–2377.
- Munkhammar, T., Gydemo, R., Westin, L., Ackefors, H., 1989. Survival of noble crayfish (*Astacus astacus* L.) larvae alone and in the presence of females. In: Pauw, N., Jaspers, E., Ackefors, H., Wilkins, N. (Eds), *Aquaculture – a biotechnology in progress*. European Aquaculture Society, Bredene, Belgium, pp. 409–414.
- Musil, M., Buřič, M., Polícar, T., Kouba, A., Kozák, P., 2010. Comparison of day and night activity between noble (*Astacus astacus*) and spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Freshwater Crayfish* 17: 189–193.
- Nyström, P., 1999. Trophic aspects of crayfish introductions in Europe. In: Gherardi, F., Holdich, D.M. (Eds), *Crayfish in Europe as alien species. How to make the best of a bad situation?* A.A. Balkema, Rotterdam, The Netherlands, pp. 63–85.

- Nyström, P., Granéli, W., 1997. The effect of food availability on survival, growth, activity and the number of mature females in crayfish populations. *Freshwater Crayfish* 11: 170–181.
- Nyström, P., Brönmark, C., Granéli, W., 1996. Patterns in benthic food webs: a role for omnivorous crayfish? *Freshwater Biology* 36: 631–646.
- Patzner, R.A., Langmaier, S., Schacherl, A., Strasser, D.Z., 2005. Distribution of crayfish in Salzburg, Austria. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 376–377: 539–546.
- Perdikaris, C., Kozák, P., Kouba, A., Konstantinidis, E., Paschos, I., 2012. Socio-economic drivers and non-indigenous freshwater crayfish species in Europe. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems* 404: 1.
- Perrings, C., Dehnen-Schmutz, K., Touza, J., Williamson, M., 2005. How to manage biological invasions under globalization. *Trends in Ecology and Evolution* 20: 212–215.
- Pöckl, M., 1999. Distribution of crayfish species in Austria with special reference to introduced species. *Freshwater Crayfish* 12: 733–750.
- Puky, M., Schád, P., 2006. *Orconectes limosus* colonizes new areas fast along the Danube in Hungary. *Bulletin Français de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 919–926.
- Pyšek, P., Jarošík, V., Hulme, P.E., Kühn, I., Wild, J., Arianoutsou, M., Bacher, S., Chiron, F., Didžiulis, V., Essl, F., Genovesi, P., Gherardi, F., Hejda, M., Kark, S., Lambdon, P.W., Desprez-Loustau, M.L., Nentwid, W., Pergl, J., Poboljšaj, K., Rabitsch, W., Roques, A., Roy, D.B., Shirley, S., Solarz, W., Vila, M., Winter, M., 2010. Disentangling the role of environmental and human pressures on biological invasions across Europe. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America* 107: 12157–12162.
- Renai, B., Gherardi, F., 2004. Predatory efficiency of crayfish: comparison between indigenous and non-indigenous species. *Biological Invasions* 6: 89–99.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., London, UK, pp. 152–191.
- Schulz, H.K., Smietana, P., Maiwald, T., Oidtmann, B., Schulz, R., 2006. Case studies on the co-occurrence of *Astacus astacus* (L.) and *Orconectes limosus* (Raf.): snapshots of a slow displacement. *Freshwater Crayfish* 15: 212–219.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 467–510.
- Sládeček, V., 1988. Rak říční – *Astacus astacus* Linné. Souborný referát pro JZD Mír v Práčích, VŠCHT, Praha, 27 s.
- Sládečková, A., Sládeček, V., Fremrová, R., Čermák, O., 1998. Jakost vody – Biologický rozbor – Stanovení saprobního indexu. Česká technická norma 757716. Český norm. inst., Praha, 174 s.
- Söderbäck, B., 1991. Interspecific dominance and aggressive interaction in the freshwater crayfishes *Astacus astacus* (L.) and *Pacifastacus leniusculus* (Dana). *Canadian Journal of Zoology* 69: 1321–1325.
- Söderbäck, B., 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology* 33: 291–304.
- Stucki, T.P., 1999. Life cycle and life history of *Astacus leptodactylus* in Chatzensee Pond (Zurich) and Lake Ageri, Switzerland. *Freshwater Crayfish* 12: 430–448.
- Stucki, T.P., Romer, J., 2001. Will *Astacus leptodactylus* displace *Astacus astacus* and *Austropotamobius torrentium* in Lake Ägeri, Switzerland? *Aquatic Sciences* 63: 477–489.
- 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.
- Svobodová, J., Štambergová, M., Vlach, P., Pícek, J., Douda, K., Beránková, M., 2008. Vliv jakosti vody na populace Raků v České republice – Porovnání s legislativou ČR. *Vodohospodářské technicko-ekonomické informace* 50: 1–5.

- Svobodová, Z. a kol., 1987. Toxikologie vodních živočichů. SZN, Praha, 232 s.
- Šigutová, M., 2005. Biologie raka říčního (*Astacus astacus*) v Křivém potoce na Karvinsku. Bakalářská práce. Ostravská univerzita, Ostrava, 70 s.
- 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. Separatum. Československý rybář, 1932–33. Vodňany, vlastní náklad, 20 s.
- Troschel, H.J., Schulz, U., Berg, R., 1995. Seasonal activity of stone crayfish *Austropotamobius torrentium*. Freshwater Crayfish 10: 196–199.
- Vavříček, O., 2003. Výskyt a biometrie raka říčního (*Astacus astacus*) na Karvinsku. Bakalářská práce. Ostravská univerzita, Ostrava, 41 s.
- Vlach, P., Fischer, D., Hulec, L., 2010a. Microhabitat preferences of the stone crayfish *Austropotamobius torrentium* (Schränk, 1803). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 394–395, art. 15.
- Vlach, P., Hulec, L., Fischer, D., 2010b. Recent distribution, population densities and ecological requirements of the stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*) in the Czech Republic. Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 394–395, art.13.
- Vogt, G., Brandis, D., Krüger, C., Breker, C., 1999. Crayfish populations in the vicinity of Heidelberg (Germany, Baden-Württemberg). Freshwater Crayfish 12: 948–949.
- Vorburger, C., Ribi, G., 1999. Aggression and competition for shelter between a native and an introduced crayfish in Europe. Freshwater Biology 42: 111–119.
- Walther, G.R., Roques, A., Hulme, P.E., Sykes, M.T., Pyšek, P., Kühn, I., Zobel, M., 2009. Alien species in a warmer world: Risks and opportunities. Trends in Ecology and Evolution 24: 686–693.
- Warner, G.F., Wood, J.C., Orr-Ewing, R.H., 1995. Signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) feeding on pond snails: optimal foraging? Freshwater Crayfish 8: 352–359.
- Weinländer, M., Füreder, L., 2009. The continuing spread of *Pacifastacus leniusculus* in Carinthia (Austria). Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems 394–395: 17.
- Westin, L., Gydemo, R., 1988. The locomotor-activity patterns of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) and the effect of shelter availability. Aquaculture 68: 361–367.
- Westman, K., 2000. Comparison of the crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana, a species introduced into Finland, with the native species, *Astacus astacus* L., in allopatry and sympatry. Academic dissertation. University of Helsinki, Helsinki, 233 s.
- Westman, K., Pursiainen, M., 1984. Introduction of the American crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in Finland; impact on the native crayfish (*Astacus astacus*). EIFAC Technical Paper suppl.42: 420–426.
- Wright, R., Williams, M., 2000. Long term trapping of signal crayfish at Wixoe on the River Stour, Essex. Proceedings of the Crayfish Conference, Leeds, UK, pp. 75–78.
- Zaikov, A., Piskov, I., Iliev, I., 2010. Investigation on shelter competition between narrow-clawed crayfish *Astacus leptodactylus* (Esch.) and noble crayfish *Astacus astacus* L. Bulgarian Journal of Agricultural Science 6: 369–375.

