

Univerzita Karlova
Přírodovědecká fakulta

Studijní program: Biologie
Studijní obor: Ekologická a evoluční biologie



Kateřina Plasová

Faktory ovlivňující diurnální aktivitu raků a její sezónní změny
Factors influencing diurnal activity of crayfish and its seasonality

Bakalářská práce

Školitel: prof. RNDr. Adam Petrusek, Ph.D.

Praha, 2020

Prohlášení:

Prohlašuji, že jsem závěrečnou práci zpracovala samostatně a že jsem uvedla všechny použité informační zdroje a literaturu. Tato práce ani její podstatná část nebyla předložena k získání jiného nebo stejného akademického titulu.

V Praze, 13.8. 2020

.....

Kateřina Plasová

Poděkování:

Mé poděkování patří mému školiteli, Adamu Petruskovi, za neskutečnou trpělivost, pochopení a věcné rady při vedení mé bakalářské práce. Velké díky patří Viktorii Königové, která mi byla pomocnou rukou a hlavně hlavou, když už mi docházela slova pro veškeré ractvo a také Lence Backové za podporu a pomoc nejen v momentech, kdy se mi tajil dech.

Abstrakt

Raci jsou živočichové s převážně, ale ne výhradně, noční aktivitou. Aktivita raků je specifická pro konkrétní taxony a může být dále ovlivňována mnoha faktory. Cílem této bakalářské práce je vytvořit přehled faktorů a shrnout dostupné informace o jejich působení. Faktory mohou být rozděleny do kategorií ovlivňující každodenní aktivitu a ovlivňující sezónní změny. V práci se zaměřuji na rozdílnou reakci konkrétních druhů na tyto faktory a také rozdílnou intenzitu působení jednotlivých faktorů. Nedostatek dat potřebných pro bližší porozumění zimní aktivitě dává prostor k dalšímu výzkumu.

Klíčová slova:

raci; každodenní aktivita; abiotické faktory; biotické faktory; sezonalita

Abstract

Crayfish is mainly but not exclusively a nocturnal animal. The crayfish activity is taxon specific and can be further affected by various factors. The aim of this thesis is to create an overview of factors affecting the activity and to summarize their impact. Factors can be divided into those influencing daily activity and those influencing seasonal behaviour. This thesis focuses on discussing different reactions to the factors and its intensity by individual species. Insufficient data covering activity during the winter season offers an opportunity for further research.

Key words:

crayfish; daily activity; abiotic factors; biotic factors; seasonality

Obsah

| | |
|--|----|
| 1. Úvod | 1 |
| 2. Faktory ovlivňující aktivitu raků | 3 |
| 2.1. Fyziologické faktory | 3 |
| 2.1.1. Stádium ontogenetického vývoje | 3 |
| 2.1.2. Vnitřní řízení aktivity | 4 |
| 2.2. Faktory prostředí | 5 |
| 2.2.1. Fotoperiodicita | 5 |
| 2.2.2. Život v jeskyni | 6 |
| 2.2.3. Externí vlivy | 6 |
| 2.2.4. Úkryty a nory | 7 |
| 2.2.5. Predátoři | 9 |
| 2.2.6. Populační hustota | 11 |
| 3. Faktory ovlivňující sezónní změny v aktivitě raků | 13 |
| 3.1. Abiotické faktory | 13 |
| 3.1.1. Teplota vody | 13 |
| 3.1.2. Změna doby aktivity v chladné vodě | 15 |
| 3.2. Biotické faktory | 15 |
| 3.2.1. Potrava | 15 |
| 3.2.2. Svlékání | 16 |
| 3.2.3. Páření | 17 |
| 4. Závěr | 18 |
| Literatura | 20 |

1. Úvod

Raci jsou největší sladkovodní korýši (Nyström, 2002). Tvoří významnou součást vodních ekosystémů, kde plní funkci predátorů, dekompozitorů a zároveň jsou významnou kořistí pro mnoho druhů (Haertel-Borer et al., 2005). Raci jsou živočichové s převážně noční aktivitou, jejíž míru a načasování ovlivňuje mnoho faktorů (Gherardi, 2002). Aktivita raků je ve většině vědeckých prací zaměřených na dané téma definována jako čas strávený mimo úkryt (Musil et al., 2010). Aktivita raků ovšem není omezena pouze na dobu, kdy jsou mimo úkryt. Raci jsou aktivní i ve svém úkrytu (De-Miguel a Arechiga, 1994), ale tato aktivita je řešena jen ve velmi malém množství prací.

Každodenní aktivita raků je převážně spojena s potravním chováním. Raci jsou všežravci (Nyström, 2002). Dominantní složku jejich potravy tvoří detrit a rostlinná strava. Predační chování zahrnuje lov ryb a mnoho jiného (Goddard, 1988). Další část aktivity představuje agonistické chování včetně bojů o potravu a úkryty (Davis a Huber, 2007). Mezi sezónně vázané aktivity patří páření a migrace.

V této práci se budu zabývat faktory ovlivňujícími aktivitu na každodenní i sezónní bázi. Mezi faktory řídící každodenní aktivitu patří fyziologické faktory a faktory prostředí. Každodenní řízení aktivity endokrinní a nervovou soustavou je jedním z nejdůležitějších fyziologických faktorů. Nejdůležitější faktor prostředí je fotoperioda.

Sezónní faktory můžeme rozdělit na biotické a abiotické. Nejvýznamnější biotický faktor je rozmnožování a jeho načasování (Gherardi, 2002). Vzhledem k tomu, že raci jsou ektotermní živočichové, vůbec nejvíce určujícím abiotickým faktorem je teplota vody (Reynolds, 2002).

Reakce raků na různé faktory může být závislá na konkrétním taxonu. V současnosti žijící raky dělíme dle nejnovějšího klasifikace do 4 čeledí (Crandall a De Grave, 2017). Čeleď severní polokoule Astacidae, do které patří evropští raci spolu se severoamerickým rodem *Pacifastacus*, dále čeleď Cambaridae pocházející ze Severní Ameriky a třetí čeleď Cambarodididae z východní Asie. Čtvrtou čeledí je Parastacidae, do které patří raci jižní polokoule. Různé druhy raků se těmito prostředím přizpůsobily a mají tedy různá teplotní optima pro život (Nyström, 2002).

Hlavní motivací pro sepsání bakalářské práce na toto téma bylo zajímavé pozorování prof. Petruska. Ten v období pozdní zimy sledoval raky v prostředí zatopeného kamenolomu se zamrzlou hladinou. Raci druhu *Faxonius limosus*, žijící v lomu Starý Klíčov na Chodsku vykazovali výraznou denní aktivitu ve vodě o teplotě 4 °C. Při porovnání letní a zimní

aktivity v průběhu dne je patrný velký rozdíl. Zatímco v létě raci na této lokalitě nevykazují téměř žádnou aktivitu, v zimě se jich pohybovalo ve volném prostoru lomu mimo své úkryty velké množství.

Tato bakalářská práce by měla shrnout publikace zaměřené na aktivitu raků, faktory ovlivňující každodenní aktivitu a její změnu v průběhu měnících se ročních období. Také bych se chtěla zaměřit na to, jestli je v již publikované literatuře nějaké možné vysvětlení pro již zmiňovanou zimní aktivitu raků v lomu a jestli je to běžně pozorovaný fenomén.

Informace získané touto rešerší budou základem mého následného magisterského studia a s ním související diplomové práce, která se bude zabývat sezonalitou aktivity raků *F. limosus* na vybraných českých lokalitách.

2. Faktory ovlivňující aktivitu raků

Raci jsou živočichové s převážně noční aktivitou (Gherardi, 2002; Lozán, 2000). Čas, který tráví mimo úkryty je nejvíce využíván pro shánění potravy (Davis a Huber, 2007). Denní aktivitu při hledání potravy mají například rak signální *Pacifastacus leniusculus* a rak pruhovaný *Faxonius limosus* oproti raku říčnímu *Astacus astacus*, který se krmí skoro výhradně za tmy (Lozán, 2000). Největší rak světa, rak tasvánský *Astacopsis gouldi*, nemá vyhraněnou svou aktivitu na denní ani noční. Pravděpodobnou příčinou je absence predátorů vzhledem k rozměrům dospělých jedinců, kteří mohou vážit až 5 kg (Webb and Richardson, 2004). Existují druhy, které jsou aktivní primárně v průběhu dne. Rak modrobílý *Euastacus sulcatus* žijící v Austrálii vykazuje denní aktivitu, patrně z důvodu primárně noční aktivity australských savčích predátorů (Furse et al., 2006).

Aktivita raků je různou měrou ovlivňována mnoha faktory. V této kapitole se zaměřím na ty, které ji ovlivňují primárně na denní bázi. Známe faktory fyziologické, ovlivňující aktivitu na úrovni jedince, a vlivy prostředí, které ovlivňují celý ekosystém. Na některé tyto vlivy mají různé druhy jinou reakci.

2.1. Fyziologické faktory

Denní i noční aktivita raků je ovlivněna fyziologickými faktory, a to ať už jde o různé stádium vývoje nebo o řízení prostřednictvím endokrinní či nervové soustavy na bazální úrovni, které v této části práce uvádím.

2.1.1. Stádium ontogenetického vývoje

Denní výskyt raků na lokalitě mimo úkryty je ovlivněn vývojovým stádiem jedince. Limitem studií zabývajících se rozdíly v aktivitě jedinců různého stáří jsou nepřesné metody stanovení chronologického věku jedinců v přírodě. Dostupné metody odhadu věku raků vycházejí z velikosti jedince.

Mladá ráčata těsně po vylíhnutí se zdržují u matky, ale další chování je závislé na druhu raka. Čeleď Astacidae a raci východní Asie čeledi Cambarodidae, jsou nezávislí na matce v raném stádiu vývoje, přesněji od II. vývojového stádia (Kozák et al., 2013). Severoameričtí raci čeledi Cambaridae jsou závislí na samici déle. Například rak obroučový *Faxonius neglectus* je samostatný až od IV. vývojového stádia (Price a Payne, 1984). Vyšší intenzita mateřské péče a tím i snížení nebezpečí úhynu potomstva mohla vést k úspěšnému uchycení nepůvodních druhů v Evropě.

Juvenilem rozumíme takového jedince, který ještě nedosáhl pohlavní dospělosti, a který se tedy nerozmnožuje. Tento věk je pro každý druh specifický. Naši evropští raci dospívají později a také se dožívají vyššího věku než introdukované druhy (Kozák et al., 2013). Juvenilní jedinci vykazují jinou aktivitu narození od dospělců. Obvykle se jedná o prokazatelně výraznější denní chování vázané na jejich cirkadiální rytmus. Například juvenilové raka červeného *Procambarus clarkii* mají odlišnou aktivitu než dospělí jedinci. Juvenilové *P. clarkii* vykazují v laboratorních podmínkách výraznou aktivitu v průběhu celého dne, oproti dospělcům, kteří jsou aktivní za svítání a stmívání (De La O-Martínez et al., 2004). Juvenilové *P. clarkii* jsou aktivní i za denního světla, a tak jsou více vystaveni denním predátorům na lokalitě. Pravděpodobně kvůli tomu mají na rozdíl od dospělců kryptické zbarvení (Beingesser a Copp, 1985). Blake et al., (1994) v laboratorním výzkumu prokázali vazbu denní aktivity juvenilů *Pacifastacus leniusculus* na přítomnost dospělců stejného druhu. Taktéž juvenilové druhu raka rusobokého *Faxonius rusticus* vykazovali v přirozeném prostředí větší denní aktivitu než dospělci (Davis a Huber, 2007) a při výzkumu Westina a Gydemoa (1988) vykazovali aktivitu ve dne také juvenilové evropského *Astacus astacus*. De La O-Martínez et al. (2004) ve své práci ale zmiňují, že denní aktivita juvenilů může být způsobena nedostatečným vývinem oscilátorů, které u dospělců noční aktivitu ovlivňují.

2.1.2. Vnitřní řízení aktivity

Režim aktivity raků je řízen endokrinní soustavou a nervovou soustavou. Existují pravděpodobně dvě skupiny oscilátorů zodpovědné za generování a expresi pohybů (Rodríguez-Sosa et al., 2008). První oscilátor se vyvíjí v rané ontogenezi, je zodpovědný za cirkadiální rytmus a má centrum v cerebrálním gangliu (mozku). Druhá skupina oscilátorů se vyvíjí později, a i proto můžeme pozorovat rozdílnou denní aktivitu u juvenilů a dospělců. Tento systém navíc synchronizuje cirkadiální režim s okolními vlivy a jeho centrum je umístěno v sinusové žláze v oční stopce (Fuentes-Pardo et al., 2003).

Na řízení režimu ve tmě se podílí buňky nacházející se v sítnici a melatonin, který se nejvíce uvolňuje právě v noci (Mendoza-Vargas et al., 2018). Při světelném režimu jako antagonistu melatoninu funguje hormon PDH (pigment disperzní hormon) (Mendoza-Vargas et al., 2018) a dále jako senzor slouží cerebrální ganglion (Hernández and Fuentes-Pardo, 2001). Jeskynní raci patrně také nemají dostatečně rozvinuté oscilátory (někteří nemají vůbec oči), což dokazuje podobnost v cirkadiálních rytmech mladých juvenilů a jeskynních raků v experimentu De La O-Martíneze et al. (2004).

2.2. Faktory prostředí

Za nejvíce ovlivňující abiotické faktory je možné považovat fotoperiodicitu a dostupnost úkrytů. Doba, po kterou raci úkryty v rámci dne využívají je druhově rozdílná. Raci zde mohou trávit až 100 % času (Hazlett et al., 1979). Úkryty rakům slouží také k ochraně před predátory. Proto je pro raky důležité najít si co nejlepší úkryt. Další ovlivňující faktor, který zde zmíním je například i počasí včetně atmosférického tlaku.

2.2.1. Fotoperiodicita

Nejvíce určující abiotický faktor pro aktivitu je pravděpodobně fotoperiodicita. Většina raků je aktivních v noci (Gherardi, 2002; Lozán, 2000) s existujícími výjimkami jako již zmíněný *Euastacus sulcatus* nebo *Procambarus clarkii* a rak mramorovaný *Procambarus virginalis*. Střídání dne a noci u raků způsobuje přizpůsobení se ultradiálnímu (24 h) rytmu. Pokud jsou raci drženi v konstantní tmě, jejich rytmus aktivity se změní a mluvíme v tomto případě o cirkadiálním rytmu, který je jiný než 24 hodin (Fanjul-Moles et al., 1998; Farca Luna et al., 2009; Mendoza-Vargas et al., 2016). Schopnost raků adaptovat se na měnící se délku dne a noci se zlepšuje spolu s jejich ontogenetickým vývojem (Fanjul-Moles et al., 1998).

Aktivita *Astacus astacus* je omezena převážně na noc, s nejvyšší aktivitou po setmění (Musil et al., 2010; Styrišave et al., 2007). U *A. astacus* můžeme pozorovat posun tohoto vrcholu aktivity v závislosti na délce dne v průběhu roku. Při krátké světelné fázi (L:D, světlo: tma; 6:18) se vrchol aktivity posouvá na začátek stmívání oproti dlouhému dni (L:D, 17:7), kdy byla nejvyšší aktivita až za tmy (Hamrin, 1987). Podobný vzorec aktivity měl i *Faxonius rusticus* v pozorování v přirozeném prostředí v letních měsících (dlouhá světelná fáze), nejvyšší aktivita dospělců byla při setmění a na začátku noci (Davis a Huber, 2007). Vrchol aktivity jedinců po setmění u *Pacifastacus leniusculus* a vyšší denní aktivitu tohoto druhu oproti *A. astacus* dokazuje na svém pozorování Styrišave et al. (2007). Posun největší aktivity později do noci v závislosti na délce dne byl ukázán také na raku sepnutém *Faxonius nais* (Rice and Armitage, 1974). Norující druh rak srstnatý *Procambarus acanthophorus* je také nočním druhem a vrchol své aktivity vykazuje před svítáním (Mendoza-Vargas et al., 2016).

V prostředí můžeme nalézt i druhy, které nemají svou aktivitu omezenou převážně na noční dobu. *Procambarus clarkii* vykazuje ve své aktivitě bimodální rozložení s jedním vrcholem aktivity při rozbřesku a druhým při setmění (Correia, 1998). Pollard a Larimer (1977) k tomuto rozdělení aktivity u *P. clarkii* dodávají, že vrchol aktivity při setmění je

výsledkem působení cirkadiálního řízení a aktivita při rozbřesku je reflexivní reakcí na světlo. Aktivita *Procambarus virginalis* je také bimodální, s jedním vrcholem při rozbřesku a druhý je opožděn oproti *P. clarkii* a má vrchol až na začátku noci (Farca Luna et al., 2009). *Faxonius limosus* v pokusu Musila et al. (2010) nevykazoval statisticky významný rozdíl v čase stráveném mimo úkryty a tedy i ve své aktivitě mezi dnem a nocí.

Délka dne a noci ovlivňuje také růst, dospívání a načasování páření raků, tyto faktory jsou rozebrány v samostatné kapitole.

2.2.2. Život v jeskyni

Jeskyně jsou velmi specifickým prostředím. V tomto prostředí je stálá teplota a zamezen vstup denního světla. Raci žijící v jeskyních nemají možnost pozorovat denní cyklus, a tak fotoperiodicita neovlivňuje jejich aktivitu (Brown, 1961; Jegla a Poulson, 1968). Navíc se zde žijící druhy tomuto prostředí přizpůsobily, například u nich došlo ke druhotné ztrátě očí (Crandall, 2016). Jeskynní druhy rak skrytý *Procambarus cavernicola* i rak skleněný *Orconectes pellucidus* vykazují cirkadiální rytmus aktivity (22 h resp. 27 h) a ani po vystavení světelnému režimu L:D 12:12 se tyto druhy neadaptovaly k 24hodinovému cyklu (*P. cavernicola*, De La O-Martínez et al., 2004; *O. pellucidus*, Jegla a Poulson, 1968).

2.2.3. Externí vlivy

Na rozdíl od jeskynního habitatu je prostředí, ve kterém se raci vyskytují (tekoucí a stojaté vody), ovlivňováno mnoha vnějšími vlivy. Jedním z takových vlivů je lunární cyklus. Raci jsou více aktivní v době novu, a naopak nejméně v době úplňku, kdy je i jasnější obloha (Araujo a Romaine, 1989). Aktivitu v době úplňku by neměla zvýšit ani zatažená obloha (Guyselman, 1957; Mitchell a Hazlett, 1996). V době úplňku je tedy menší aktivita, čemuž nasvědčuje i menší počet odchytů, kdy ale zároveň byli odchyceni raci větších rozměrů než průměr na lokalitě (Somers a Stechey, 1986).

Také atmosférický tlak spolu s počasím nezanedbatelně ovlivňuje aktivitu raků, ať už přímo nebo jevy způsobenými těmito činiteli, jako je zvýšený průtok a hladina vody a její kalnost. Stabilní atmosférický tlak má pozitivní vliv na aktivitu raka *Astacus astacus*, který měl větší pohybovou aktivitu v průběhu pozorování a spolu s rakem kamenáčem *Austropotamobius torrentium* měli i vyšší aktivitu v reakci na slunečné počasí s jasnou oblohou (Daněk et al., 2018). *A. torrentium* vykazoval navíc v této studii i sníženou aktivitu v době vyšší kalnosti vody. Tyto tři vlivy spolu souvisejí. Výkyvy v atmosférickém tlaku, mohou být ukazatelem na špatné podmínky, jako je dešť a tím vyšší průtok v toku a vysokou kalnost vody. Souvislost studené fronty a s ní výkyv počasí pozoroval Araujo a Romaine

(1989) na menším odchytu jedinců *Procambarus clarkii* ve sledovaném období. V laboratoři negativní vliv nestabilního tlaku na raka statného *Faxonius virilis* zaznamenal také Guyselman (1957).

Spolu s výkyvy tlaku mohou přijít i srážky a tím vyšší hladina a průtok vody v toku. Zvýšený průtok (rychlost proudu) negativně ovlivňuje aktivitu většiny raků, například *Pacifastacus leniusculus* v době vyššího průtoku výrazně snížil svou pohybovou aktivitu (Johnson et al., 2014), případně se přemístil do hlubších částí (Light, 2003). Nízkou aktivitu v době vyšší hladiny vody měl také *Astacus astacus* (Bohl 1998, podle Daněk et al. 2018). Vysoký průtok vody může způsobit strhnutí raka proudem (Momot, 1966) a i jeho úmrtí (Robinson et al., 2000). Royo et al. (2002) našli po bouřkách se silným deštěm vyšší počet mrtvých jedinců raka italského *Austropotamobius fulcisanus orientalis*, což příkládá důkazy k danému tvrzení. Ovšem ne všichni raci vykazují sníženou aktivitu s vyšším průtokem vody. Rak Williamsův *Faxonius williamsi* se specializuje na habitat s rychlejším prouděním vody a jak ukazuje výzkum týmů Herleth-King et al. (2015) i Wagner et al. (2010), vyšší průtok nijak neovlivňuje míru jeho aktivity.

Extrémním případem velmi zvýšeného průtoku jsou bleskové povodně. Ty mají markantní vliv na ekosystém, kdy způsobují velkou mortalitu flory i fauny. Clark a Kershner (2011) na raku hnědavém *Faxonius obscurus* sledoval důsledky „desetileté vody“, kdy na zpětném odchytu jedinců ukázali, že se juvenilové i dospělci v době povodně pravděpodobně schovali na okrajích toku nebo do úkrytu, kde je nestrhl velký proud.

2.2.4. Úkryty a nory

Nejen v extrémních případech, jsou pro raky úkryty a nory důležité. Jsou totiž patrně nejdůležitější určující faktor pro přežití račí populace (Hobbs 1991, podle Gherardi 2002). Slouží jako ochrana před nepříznivými podmínkami jako je sucho (Berrill a Chenoweth, 1982), povodně (Pârvulescu et al., 2016) a extrémní teploty (Mundahl, 1989), na přezimování (Williams et al., 1974) nebo naopak k letní estivaci (Johnston a Robson, 2009), ale hlavně na ochranu před predátory (Jurcak a Moore, 2014; Stein a Magnuson, 1976) a dalšími raky a rybami (Blake et al., 1994).

Ačkoliv o račí aktivitě přímo v úkrytu informace většinou chybí, tak pokud řešíme aktivitu raků nesmíme úkryty opomenout. Jen pár studií uvádí aktivitu raka přímo v úkrytu. Páry *Faxonius limosus* i *Faxonius virilis* byly pozorovány při kopulaci v norách nebo pod kameny (Francois, 1959; Hazlett et al., 1974). *Faxonius virilis* byl také pozorován, jak si do nory táhne mrtvou rybu a v noře jí zkonsumoval (Hazlett et al., 1979). De-Miguel a Arechiga

(1994) studovali raky *Procambarus clarkii* i uvnitř nory. Aktivita uvnitř nory byla v průběhu 24 hodin v režimu L:D 12:12 relativně stejná s mírným zvýšením po začátku temné fáze.

Raci tráví v úkrytu většinu svého života. Jedinci *Faxonius virilis* při pozorování ve volném prostředí nevyšli každý večer ze své nory, nevykazovali tedy žádnou aktivitu (Hazlett et al., 1979). Dospělí jedinci *Astacus astacus* jsou schováni v průměru až 90 % času, rak bahenní *Pontastacus leptodactylus* je v úkrytu zhruba 80 % času (Groza et al., 2016), zatímco *Faxonius limosus* jen 60 % (Musil et al., 2010).

Preferované úkryty jsou cennou komoditou, o kterou raci bojují (Capelli a Hamilton, 1984; Fero a Moore, 2014). Boje tvoří významný podíl na aktivitě (mimo aktivity, které jsou provázány s potravním chováním raků) jak ukazuje na druhu *Faxonius rusticus* Davis a Huber (2007). Intenzita a délka takové aktivity je závislá na dostupnosti a kvalitě úkrytu. Pokud jsou úkryty nedostupné, intenzita bojů je vyšší (Martin a Moore, 2007). Pokud je dostatek dostupných úkrytů, agresivní chování raka severního *Faxonius propinquus* se snížilo a tím i boje mezi jednotlivci (Corkum a Cronin, 2004). *Faxonius rusticus* měl s ohledem na velikost bráněného úkrytu (vzhledem k velikosti těla) různou délku trvání boje o tento úkryt. Boje o menší úkryty trvaly kratší dobu než o úkryty větší (Percival a Moore, 2010). *Pacifastacus leniusculus* dokonce při snaze získat již obsazený úkryt, svého protivníka, pokud mu to jeho velikost dovolila, vytáhl z úkrytu ven a tento úkryt obsadil sám (Ranta a Lindstrom, 1993).

Přítomnost či nepřítomnost vhodného úkrytu výrazně ovlivňuje aktivitu raka v daném prostředí. Juvenilové raka *Astacus astacus* měli při dostupnosti úkrytů vyšší celkovou aktivitu než v období, kdy úkryt dostupný nebyl. Navíc aktivita juvenilů v pokusu bez úkrytů byla nejen v noci, ale také ve dne (Westin a Gydemo, 1988). Výraznější aktivita v denních hodinách při nedostupnosti úkrytů byla zaznamenána také u dospělců raka bělonohého *Austropotamobius pallipes* (Barbaresi a Gherardi, 2001). V tomto pozorování měl *A. pallipes* kromě vyšší aktivity ve dne také bimodální rytmus noční aktivity s druhým maximem v době svítání, v přítomnosti úkrytu druhý vrchol zmizel. Norující druh, *Procambarus acanthophorus*, v prostředí, kdy si nemohl vybudovat noru a byl tak ve volném prostoru, snížil svou celkovou aktivitu v porovnání s prostředím s norou (Mendoza-Vargas et al., 2016).

Některé druhy raků svou aktivitu omezují na prostor v okolí své nory nebo úkrytu, kam se později vrací. Tento prostor, kde se raci zdržují delší dobu lze nazvat domovským okrskem. Merkle (1969) domovským okrskem vymezuje prostor, kde se raci mladiství *Faxonius juvenilis* zdržovali po dobu sledování trvajících tři a půl týdne. Velikost tohoto

prostoru nebyla závislá ani na pohlaví ani na velikosti jedince. Domovský okrsek byl také popsán jako část toku, ve kterém raci zůstávají (Black, 1963). Při označení a zpětném odchytu zůstalo 85 % jedinců raka Pennova *Procambarus penni* a raka dvoupruhého *Procambarus bivittatus* v dané části toku. Hazlett et al. (1974) tento prostor vymezili na pohyb raků *Faxonius virilis* v okruhu 5 metrů. Loughman et al. (2013) dodává, že raci tenkoprstí *Cambarus chasmodactylus* v průběhu života obývají několik domovských okrsků. Podle Hazlett et al. (1979) ani podle Robinson et al. (2000) *Faxonius virilis* respektive *Austropotamobius pallipes* nejsou na svůj domovský okrsek striktně vázáni a při přemístění v rámci toku si našli jiný úkryt a nevraceli se do původního okrsku. Existují také druhy raků, kteří neváží svou aktivitu ke své skrýši. Pozorování aktivity druhu *Procambarus clarkii* neukazují na přítomnost domovského okrsku a jeho aktivita tedy není vázána k jednomu místu (Gherardi et al., 2002; Ilhéu et al., 2003).

2.2.5. Predátoři

Přítomnost predátora výrazně ovlivňuje račí aktivitu na lokalitě. Raci v přítomnosti pachu predátora snižují svoji aktivitu, vyhledávají úkryty a vykazují obranné chování (Acquistapace et al., 2004, 2003; Hazlett a Schoolmaster, 1998; Kenison et al., 2018; Stein a Magnuson, 1976). Juvenilové i dospělci jsou nuceni přizpůsobit svou aktivitu s ohledem na predátory pro úspěšné přežití. Pokud mají raci možnost volby, zvolí habitat bez přítomnosti pachu predátora (Jurcak a Moore, 2014).

Mezi terestrické predátory raků patří ptáci jako například volavky (Flinders a Magoulick, 2007), kachny (Dasho a Distefano, 2020) a rackové (Gherardi, 2002). Dalšími predátory jsou také savci jako je norek a vydra (Skurdal a Taugbøl, 2002) nebo mývalové (Englund a Krupa, 2000). Z vodního prostředí je na raky vyvíjen vyšší predační tlak. Na našem území nevyskytující se, ale v Severní Americe běžná kajmanka dravá je tamním predátorem raků (Hazlett a Schoolmaster, 1998) stejně jako velemlok americký (Kenison et al., 2018) a vodní hadi (Kofron, 1978). Mladá ráčata mohou být také napadána larvami šídla velkého (Jonsson, 1992). Kanibalismus je také jedním z důvodů mortality raků (Guan a Wiles, 1998; Westin a Gydemo, 1988).

Největší predační tlak mají raci ze strany ryb (Haertel-Borer et al., 2005). Úhoř, štika, mník, pstruh, okoun a další druhy ohrožují jedince v prostředí (Hamrin, 1987). Také ryby, které nejsou račími predátory, ovlivňují račí aktivitu. Juvenilové *Pacifastacus leniusculus* v přítomnosti slunky, která je planktonožravá, snížili svou aktivitu stejně jako v případě vystavení predátorovi (Blake et al., 1994). Ryby svou aktivitu mohou měnit s ohledem na mnoho faktorů (dostupnost potravy, kompetice, světelné podmínky) a dokonce mohou úplně

změnit svou aktivitu z denní na noční, pokud jsou v tu dobu podmínky výhodnější pro dané jedince (Reebs, 2002). Existuje teorie, která uvádí, že raci jsou nočními živočichy z důvodu menší predace v noční dobu (Nyström, 2002), ale nebyla potvrzena.

Hamrin (1987) zdůrazňuje existenci trade-off mechanismu mezi hloubkou a s ní související predací rybami a podmínkami u hladiny. Například vlny a predace terestrickými predátory jsou nebezpečnými faktory blízko břehu, které ovlivňují distribuci a aktivitu v tomto habitatu (Alberstadt et al., 1995; Bubb et al., 2002; Englund a Krupa, 2000; Flint, 1977). Juvenilové v přítomnosti rybích predátorů volí raději habitaty blíže k hladině, kde predací tlak ryb na malé jedince není tak velký (Davis a Huber, 2007; Englund a Krupa, 2000; Flinders a Magoulick, 2007). Prostorová distribuce v různé hloubce je také závislá na vnitrodruhové konkurenci (Mundahl and Benton, 1990). Nejen juvenilní jedinci, ale i starší, ale v populaci stále růstově menší jedinci *Faxonius rusticus* obývají v řece mělký habitat. Tito raci v mělčině vykazují výraznou denní aktivitu oproti jedincům v hlubším habitatu (Davis and Huber, 2007).

Větší dospělci, narozdíl od juvenilů, se rybám dokáží ubránit (Stein a Magnuson, 1976) a tak mohou zvolit vhodnější otevřené prostředí v hloubce (Abrahamsson a Goldman, 1970) i přes celkově vyšší predaci v daném habitatu (Flinders a Magoulick, 2007). Svou kořist si rybí predátoři selektivně vybírají a zranitelní jedinci jsou donuceni ke změně prostředí (Stein, 1977). Nejen stáří račích jedinců ovlivňuje míru reakce na predátory. Stein a Magnuson (1976) a Stein (1977) na *Faxonius propinquus*, prokázali větší zranitelnost samic. Samice mají menší klepeta oproti samcům, a tak nejsou tak úspěšné v obraně proti rybám a jejich aktivita je proto nižší než aktivita samců. Nejvýraznější odpověď na rybího predátora mají nejvíce zranitelní jedinci, tedy juvenilové a samice s vajíčky. O něco slabší odpověď mají pak samice a obecně menší jedinci. Nejméně výraznou odpověď mají velcí samci, kteří se rybám mohou ubránit (Stein, 1977).

Mezi původními druhy raků a ryb se ve volném prostředí vyvinula jistá míra rovnováhy (Reynolds, 2011). Při introdukci nového druhu do prostředí se tato rovnováha změní. Introdukované druhy raků mohou mít nevýhodu při přechodu do nového prostředí v podobě nezvyku na tamní predátory a jejich pachy (kairomony). Hirvonen et al. (2007) prokázali neschopnost introdukovaných raků rozpoznat pro ně nezvyklý pach predátora oproti původním druhům, kteří tento pach identifikovali jako hrozbu a více vyhledávali úkryt a snížili svou aktivitu. Podobný problém je pro původní druhy raků rozpoznat kairomony nepůvodního druhu ryb (Shave et al., 1994). Elvira et al. (1996) ve svém výzkumu pozorovali interakci dvou introdukovaných druhů ve Španělsku, štika a raka *Procambarus*

clarkii, kdy prokázali, že raci tvořili dominantní část potravy štik v průběhu celého roku. To jen potvrzuje hypotézu, že přítomnost nezvyklého predátora raků snižuje šanci na přežití raků, protože rybu neidentifikují jako hrozbu a nepřizpůsobí tomu své chování. Rybí predátoři tak mohou být použiti pro boj s nepůvodními druhy raků (Aquiloni et al., 2010; Mount et al., 2011).

Raci kromě kairomonů ryb ve vodě rozpoznávají další chemickou informaci. Chemické látky vypuštěné poraněným jedincem stejného druhu, které nazýváme alarm pachy (Breithaupt et al., 2016). Raci na pach poraněného jedince reagují snížením své aktivity z důvodu možného nebezpečí. *Faxonius virilis* snížil svou aktivitu v přítomnosti alarm pachu a pachu potravy, oproti době, kdy byl přítomen jen pach potravy (Mitchell a Hazlett, 1996). Driscoll et al. (2020) při sledování stejného druhu *Faxonius virilis* zjistili, že raci při vystavení alarm pachu tráví více času v úkrytech. Když byli raci *Faxonius rusticus* vystaveni kairomonům, snížila se jejich aktivita a trávili více času v úkrytech. Při vystavení těchto raků kombinaci kairomonů a alarm pachu se tento efekt prohloubil (Kenison et al., 2018). Raci jsou schopni, pokud jsou podněty v podobě alarm pachu a pro raka neznámé kairomony spojeny dohromady, později reagovat na neznámého predátora snížením své aktivity, stejně jako v přítomnosti známého predátora (Acquistapace et al., 2003; Hazlett a Schoolmaster, 1998).

Nejefektivnějším predátorem raků v Evropě se zdá být štika a úhoř (Reynolds, 2011). Pro úspěšnou predaci je důležitý velikostní rozdíl mezi rybou a rakem (Keller a Moore, 2000; Reynolds, 2011). Račí aktivita zůstává ovlivněna i několik týdnů po odstranění predátorské ryby z prostředí, kdy jsou raci stále více vázáni na úkryty a mají sníženou celkovou aktivitu, což se může projevit ve studiích, kde na tuto skutečnost nebude brán ohled (Collins et al., 1983).

2.2.6. Populační hustota

Struktura a hustota populace je také ovlivňujícím faktorem račí aktivity. V račích populacích je možné pozorovat hierarchické uspořádání (Farca Luna et al., 2009; Martin a Moore, 2008; Reynolds, 2002). Hierarchie je postavená na velikosti – starší, větší a silnější jedinci jsou dominantní (Bovbjerg, 1956). Hierarchické postavení může ovlivnit míru aktivity. Dominantní jedinci *Astacus astacus* snížili celkovou aktivitu submisivních jedinců o zhruba jednu třetinu (Franke a Hörstgen-Schwark, 2015).

Hierarchie se může vybudovat převážně kvůli nedostupnosti a kvalitě úkrytů. (Chibucos et al., 2015). Na ustanovení hierarchického postavení v závislosti na dostupnosti úkrytů rakům stačí několik dní v novém prostředí (Statzner et al., 2000). Crowley et al.

(2020) ze svého pozorování *Procambarus clarkii* naznačují, že dominance a lineární hierarchické uspořádání je slabší v tekoucích vodách oproti stojatým vodám.

Se zvyšující se koncentrací raků *Pacifastacus leniusculus* v prostředí se zvyšuje počet interakcí mezi jednotlivci a dochází ke zvýšené agresivitě (Pintor et al., 2009). Savolainen et al. (2004) na studii stejného druhu ukázal, že se zvyšujícími se počty jedinců v prostředí se zvýšil i počet zranění klepet.

3. Faktory ovlivňující sezónní změny v aktivitě raků

Raci jsou ektotermní živočichové a jejich aktivita tedy úzce souvisí s okolní teplotou, v tomto případně převážně teplotou vody. Díky tomu můžeme pozorovat sezonalitu račí aktivity. Sezónní aktivitu neovlivňuje jen samotná teplota vody, ale i další faktory prostředí. Také dostupnost potravy a rozmnožování jakožto biotické faktory ovlivňují sezónní aktivitu raků a budu se jimi v této kapitole dále zabývat.

3.1. Abiotické faktory

Vlivy prostředí jsou nezanedbatelné s ohledem na račí aktivitu i v průběhu roku. Mění se teplota vody je hlavním faktorem pro změnu aktivity a byla také důkladně prostudována. V rámci publikovaných prací na toto téma byl popsán i velmi zajímavý jev, změna doby aktivity ve velmi chladné vodě, kterému se budu v této části také věnovat.

3.1.1. Teplota vody

Nejvíce ovlivňujícím faktorem pro změnu aktivity v průběhu roku je teplota vody (Barbaresi a Gherardi, 2001; Kozák et al., 2013; Nyström, 2002). Teplota vody se v průběhu roku v závislosti na lokalitě může výrazně měnit. Například teplotní stratifikace jezer, nádrží a rybníků a také jejich míchání na jaře a na podzim v podnebí mírného pásu anebo naopak horské potoky, které nemají tak výrazné teplotní rozdíly v průběhu roku. Raci si nejen v závislosti na teplotě vybírají vhodný habitat.

Abrahamsson a Goldman (1970) ukázali v jezeře Tahoe na druhu *Pacifastacus leniusculus*, že 90 % tamní populace se nachází v hloubce mezi 10 až 20 m, kde jsou letní teploty kolem 14 °C a v zimě s teplotou kolem 5 °C s výskytem až do 60 m, ale také dodávají, že v hloubce pod 40 m, kde je teplota nižší než 6,8 °C by se nemohla vylíhnout račí vajíčka, a proto se samice s vajíčky zdržovaly nad touto hloubkou.

Výzkumy v laboratorních podmínkách prokazují pozitivní závislost račí aktivity na teplotě (Hamrin, 1987; Lozán, 2000). V teplejší vodě jsou raci aktivnější než v chladné. Nejvyšší aktivitu raci vykazují v období pozdního léta, kdy je teplota vody na lokalitách nejvyšší (Capurro et al., 2007; Faller et al., 2006). Každý druh má své optimální teplotní rozmezí, ve kterém je nejvíce aktivní a kritickou teplotu, která je pro jedince většinou letální (Nyström, 2002). Pro čeleď Astacidae je optimální teplota v porovnání s ostatními čeleděmi nižší. Teplotní optimum zástupců čeledě Astacidae je v rozmezí 14-21 °C (Svobodová, 1987 podle Kozák et al., 2013) Letální teploty jsou pro tuto čeleď okolo 30 °C (Ďuriš et al., 2013). Australský rod *Cherax* je teplomilný a ideální rozmezí teplot je pro jeho zástupce při

teplotách 20-30 °C (Kouba et al., 2013). Rod *Faxonius* má teplotní optima okolo 20 °C a zástupci rodu *Procambarus* mají teplotní optima v rozmezí 18-25 °C, oba rody z čeledi Cambaridae (Kouba et al., 2013). *Procambarus* spp. mají letální teplotu pod hranicí 40 °C (Caine, 1978).

Na konci léta se samice raka *Faxonius virilis* přesunuly z mělkých částí do hlubších a chladnějších částí jezer, tato migrace patrně souvisí s dozráváním gonád, které nedozrávají při teplotách vyšších než 10 °C (Momot a Gowing, 1972). Další příklad migrace v rámci jezer, způsobené teplotními rozdíly je ukázána na rakovi *Pacifastacus leniusculus*. Se snižující se teplotou a sluneční radiací na podzim a začátkem zimy, raci *Pacifastacus leniusculus* migrují do hlubší části jezera, do hloubek přes 30 m, kde je teplejší voda než u hladiny (cca 5 °C), kde ale mají v zimních měsících velmi nízkou aktivitu, drží se velmi blízko svých úkrytů a jejich aktivita je omezena jen na občasné krmení (Flint, 1977). Migrace pravděpodobně způsobená teplotou byla zaznamenána také v ČR u raka *Faxonius limosus*, který se na podzim přemístil z chladného potoka (7 °C) do prostoru vodní nádrže kde přezimoval, poté migroval zpět do potoka (Buřič et al., 2009).

Se snižující se teplotou tedy račí aktivita klesá (Barbaresi a Gherardi, 2001; Johnson et al., 2014; Lozán, 2000). Raci jsou relativně neaktivní při teplotách pod 10 °C, to je důvodem nízkého počtu odchytů raků v pokusech na přírodních lokalitách v zimních měsících (Capurro et al., 2007; Faller et al., 2006; Somers a Stechey, 1986).

Ačkoliv má většina raků v chladném období utlumený organismus, i ve velmi chladné vodě jen několik stupňů nad bodem mrazu, vykazují známky aktivity, spojené převážně s krmením, jak ukazuje na druhu *Pacifastacus leniusculus* Bubb et al. (2002). Zimní aktivita v přírodním prostředí byla prokázána i u dalších druhů, například u *Astacus astacus* (Faller et al., 2006), raka bělonohého *Austropotamobius pallipes* (Barbaresi a Gherardi, 2001) i u *Faxonius limosus* (Buřič et al., 2010). Lozán (2000) ve svém laboratorním výzkumu studoval aktivitu raků ve studené vodě o teplotě 4 °C. Konkrétně ukázal, že je aktivita studovaných druhů raků (*Pontastacus leptodactylus*, *Faxonius limosus*, *Astacus astacus* a *Pacifastacus leniusculus*) výrazně menší, zhruba o 80 %, oproti aktivitě zjištěné v teplé vodě. Lozán také uvedl, že druhy *Pontastacus leptodactylus* a *F. limosus* mají výraznější aktivitu ve studené vodě než *A. astacus* a *Pacifastacus leniusculus*. Výjimkou je například rak bachratoklepetý *Cambarus latimanus*, který vykazuje v zimním období mnohem větší aktivitu z důvodu reprodukčního období. (Thorp, 1978).

3.1.2. Změna doby aktivity v chladné vodě

Při zkoumání vlivu teploty na aktivitu raků byl objeven jev phase shifting, který takto nazval Hamrin (1987). Tento jev se projevuje jako posun běžné noční aktivity raků na aktivitu v průběhu dne. Tato změna chování byla popsána na aktivitě v zimních měsících, případně jen v chladné vodě.

Hamrin (1987), který zkoumal juvenilní jedince *Astacus astacus* v laboratoři s upraveným světelným režimem, tento jev popisuje jako posun v aktivitě v závislosti na zkrácené denní době v zimě. Juvenily *A. astacus* v laboratoři při přírodním světelném režimu studovali Westin a Gydemo (1988), ale ti tento posun v aktivitě přikládají působení studené vody v zimním období. Při pozorování raků *Austropotamobius pallipes* v laboratorním prostředí při teplotě vody 5 °C, je také pozorovatelná denní aktivita raků, ačkoliv toto pozorování autorky Barbaresi a Gherardi (2001) nepopsaly jako jev změny aktivity.

V novějším výzkumu cirkadiální aktivity raků *Procambarus clarkii* se Palma-Anzures et al. (2012) zaměřili na vliv teploty na schopnost synchronizace cirkadiální aktivity s rytmem při světelném režimu. Raci byli 5 dní pod světelným režimem L:D 12:12, kdy vykazovali běžnou aktivitu v průběhu tmavé fáze a velmi omezenou aktivitu na světle. Po 5 dnech byli raci vystaveni pulsům chladné vody a drženi v konstantní tmě. Jejich aktivita se v následujících 5 dnech posunula v průměru o 11,3 h, tedy do původní světelné fáze.

Podobný jev byl pozorován i u dalších ektotermních živočichů a to u ryb, při pozorování blízko polárnímu kruhu, kde mohl být tento jev výsledkem chladné vody nebo také velmi nízkou intenzitou slunečního záření v zimě (Müller 1978, podle Hamrin 1987).

3.2. Biotické faktory

Biotickým faktorem, který ovlivňuje sezónní změnu raků je potrava. Potravním chováním raci tráví nejvíce své aktivity. Dalším faktorem je svlékání a v neposlední řadě vliv páření a jeho načasování na aktivitu raků.

3.2.1. Potrava

Potrava je ovlivňujícím faktorem pro přežití, rychlost růstu, rozmnožování a svlékání (Kozák et al., 2013). Největší račí aktivita je spojena s hledáním a požíváním potravy (Davis a Huber, 2007; Groza et al., 2016). Intenzita krmení u raků roste spolu s teplotou (Chybowski, 2007), nejvíce potravy bylo u raků zaznamenáno v létě a na podzim (Guan a Wiles, 1998).

Dominantní strava raků se mění spolu s růstem jedince. Ráčata se živí filtrací a nánosem řas (Kozák et al., 2013), zatímco juvenilové loví více vodní hmyz (Goddard, 1988).

Juvenilové do 2 let jsou více masožraví než dospělci, kteří se živí výrazněji rostlinným materiálem (Goddard, 1988).

Vojkovská et al. (2014) na studii raků *Faxonius limosus* uvádí, že množství a složení potravy se mění v průběhu roku. V žaludcích raků celoročně převládá potrava neživočišného původu (detrit, řasy, rostliny). V jarních měsících je živočišná potrava přítomna asi v 50 % případech a v létě a na podzim je živočišná potrava přítomna u více jak 80 % zkoumaných jedinců. Raci v období, kdy jsou díky okolní teplotě více aktivní a zároveň jsou na lokalitách přítomny larvy hmyzu i ryby, tento zdroj potravy aktivně loví. Ryby tvoří menší část račí potravy. Nejenže raci ryby loví, ale podílejí se také na dekompozici mrtvých ryb (Schneider, 1998). Po příjmu potravy dojde u raků ke snížení dalšího potravního chování a zvýšení klidové fáze (Tierney et al., 2020).

Nedostatek zdrojů potravy může vést až k bojům mezi jedinci stejného (Bovbjerg, 1956; Capelli a Hamilton, 1984) i jiného druhu raků (Lele a Pârvulescu, 2017). Tyto boje mohou vést až k zabití oponenta a jeho pozřením. Kanibalismus se u *Pacifastacus leniusculus* objevil převážně v létě a na podzim a stejně jako lov ryb v tomto období byl závislý na velikosti raků (Guan and Wiles, 1998)

3.2.2 Svlékání

S příjmem potravy úzce souvisí také růst a tím pádem svlékání. Na druhu *Faxonius obscurus* byla prokázána závislost rychlosti růstu (množství svlékání) na dominantním postavení v hierarchii při omezeném množství potravy. Dominantní jedinci, kteří měli větší přístup k potravě se svlékali dříve a častěji než submisivní jedinci (Dise and Goldina, 2017).

Období, kdy se raci svlékají, je ovlivněno několika faktory, ale tím největším je teplota vody (Lowery, 1988). V teplé vodě se raci svlékají častěji než ve studené (Kouba et al., 2010; Mundahl a Benton, 1990). Raci mají největší příjem potravy v létě, kdy také nejvíce rostou a tím mají potřebu se svlékat (Westin a Gydemo, 1986).

Dospělí raci ve volném prostředí synchronizují svlékání, jde o vzájemnou ochranu proti kanibalismu (Kozák et al., 2013). Raci jsou v době po svlékání velmi zranitelní kvůli měkkému exoskeletu. Z tohoto důvodu se v období po svlékání schovávají v úkrytech, kde zůstávají několik dní jako ochrana před predátory (Lundberg, 2004). I samotná příprava na proces svlékání je náročná a nebezpečná. Minerální látky z exoskeletu se uvolňují a krunýř měkne. V tuto dobu raci omezují svou aktivitu, méně se krmí a více vyhledávají úkryty (Kozák et al., 2013). Westin a Gydemo (1986) při studii juvenilů *Astacus astacus* pozorovali jedince, kteří opustili své úkryty a svlékali se ve volném prostoru.

Kromě teploty ovlivňuje svlékání také fotoperiodicita. Největší procento raků *Procambarus clarkii* se svlékalo při režimu L:D 12:12 (Yue et al., 2009). Pokud jsou raci drženi v abnormálních světelných podmínkách může to vyvolat zvýšenou mortalitu jedinců v době svlékání (Aiken, 1969).

3.2.3. Páření

V době páření jsou raci více aktivní. V tomto období si aktivně hledají partnera, se kterým by se mohli spářit. Načasování páření nejvíce ovlivňuje teplota vody a fotoperioda (Kozák et al., 2013) a ovlivňují ho i feromony (Breithaupt et al., 2016). Také hustota populace může mít vliv na páření raků. Samice *Austropotamobius pallipes* se při vysokých hustotách populace v laboratorním pokusu s přítomností většího samce pářily dříve než při hustotách nižších (Woodlock and Reynolds, 1988). Období páření pohlavně dospělých jedinců je často závislé na čeledi, do které rak patří.

Čeď Astacidae se v přírodních podmínkách páří jednou ročně, v období podzimu (Kozák et al., 2013). *Astacus astacus* se páří v době, kdy je teplota vody pod 8-12 °C (Taugbøl and Skurdal, 1990). Období páření *A. astacus* je na konci září a v průběhu října. Toto období je obvykle dlouhé 2-3 týdny (Kouba et al., 2013).

Doba páření u raků z čeledi Cambaridae je druhově specifická. U druhu *Procambarus virginalis* jsou známy pouze samice rozmnožující se apomiktickou partenogenezí, které jsou schopné se v vhodných podmínkách rozmnožovat celý rok (P. Martin et al., 2007). Druh *Faxonius williamsi*, stejně jako raci z čeledě Astacidae, se rozmnožuje na podzim, v průběhu října (DiStefano et al., 2013). *Faxonius limosus* i *Faxonius rusticus* se páří dvakrát ročně, na jaře a na podzim (Hamr, 2002; McLay a van den Brink, 2016). Na některých místech může docházet i k nepravidelnému páření jedinců *F. limosus* v zimě (Francois, 1959; Kozák et al., 2013). Raci *Procambarus clarkii* se páří obvykle na jaře a v brzkém létě, ale je možné pozorovat pářící se raky v průběhu celého roku, pokud jsou ve vhodných podmínkách (Kouba et al., 2013).

U druhů z čeledi Parastacidae dochází k páření v reakci na zvyšující se teploty a prodlužování dne. Páří se obvykle v období jara a na začátku léta (Kouba et al., 2013). Raci ničiví *Cherax destructor* se páří v době kdy začne být teplota vody vyšší než 15 °C. Pozorování pářících se párů je obvykle možné od začátku jara do poloviny léta (Beatty et al., 2005). I v čeledi Parastacidae existuje druh, který je schopen se za příznivých podmínek rozmnožovat několikrát do roka. Raci červenoklepetí *Cherax quadricarinatus* se páří v období jara a léta, ale při teplotách vyšších než je 23 °C se tento druh může pářit zhruba třikrát až pětkrát v průběhu celého roku (Barki and Karplus, 1999).

4. Závěr

Aktivita raků je ovlivňována mnoha faktory na několika úrovních. Fyziologické faktory řídí aktivitu raků na každodenní bázi. Endokrinní a nervová soustava ovlivňuje raky už od vylíhnutí. Postupným vývojem těchto soustav v průběhu ontogeneze mohou mít odlišná vývojová stádia raků jiné načasování aktivity. Juvenilové, a i mladí jedinci některých druhů mají výraznou denní aktivitu. Důležitým zjištěním mé práce byla druhová specifická reakce na některé faktory, a proto je velmi těžké generalizovat vliv těchto faktorů na všechny druhy raků.

Fotoperioda je jedním z hlavních faktorů prostředí, které ovlivňují aktivitu raků a její načasování. Ačkoliv jsou raci převážně noční živočichové, vykazují některé primárně noční druhy (*Astacus astacus*, *Pontastacus leptodactylus*) aktivitu i průběhu dne. V přírodě najdeme také druhy, které nemají svou aktivitu vyhrazenou na specifickou dobu. Patří mezi ně *Faxonius limosus* a *Astacopsis gouldi*. Existují také úplné výjimky, tedy raci s aktivitou převážně v denní dobu a těmi jsou *Procambarus clarkii* a *Euastacus sulcatus*.

Úkryty jsou pro raky velmi důležité pro přežití nejen extrémních podmínek. Tráví v nich většinu svého života. Raci při nedostatku úkrytů zvyšují míru své agresivity a v populaci jsou častější souboje mezi jednotlivci. Raci se do úkrytů schovávají například před predátory. Raci mají mnoho predátorů z různých habitatů. Největší predáčnický tlak je na jedince ze strany ryb. Raci jsou schopni v prostředí rozeznat specifický pach predátora, případně signál zraněného jedince a přizpůsobit tomu svou aktivitu.

Nejdůležitějším faktorem ovlivňujícím aktivitu raků je teplota vody. Většina raků je nejvíce aktivní v průběhu léta, kdy je nejvyšší teplota vody. Bylo pozorované, že je úměrná závislost mezi teplotou vody a aktivitou raků. Existuje rozpětí teplot vody, specifické teplotní optimum pro každý druh, při kterém mají raci největší aktivitu. Stejně tak je možné pro každý druh najít teplotu vody, která je pro raka letální. U raků můžeme v průběhu roku v reakci na teplotu vody pozorovat migraci. V laboratorních pozorování zaměřených na vliv chladné vody na raci aktivitu byl zjištěn jev phase shifting. Tento jev je popsán na juvenilních jedincích ve velmi chladné vodě, kdy pozorovaní jedinci vykazovali výraznou denní aktivitu.

Z biotických faktorů nejvíce ovlivňuje aktivitu raků v průběhu roku proces páření. Tento proces je velmi specifický pro jednotlivé taxony. S ohledem na tento faktor je nejaktivnější čeleď Cambaridae s několika druhy, které se s ohledem na podmínky mohou rozmnožovat v průběhu celého roku a druhy s dvojím pářením na podzim a na jaře.

Při zpracování rešerše jsem zjistila, že práce zabývající se raky mírného pásma často zanedbávají aktivitu v zimním období v přírodě. Jedním z důvodů může být předpoklad velmi nízké až nulové aktivity vzhledem k velmi chladným teplotám. Nedostatek dat k aktivitě raků v zimním období ve stojatých vodách je oblast s potenciálem k dalšímu výzkumu. V rámci diplomové práce bych se proto chtěla věnovat sezónní změně v aktivitě raků ve stojatých vodách, se zaměřením na zimní aktivitu a na ověření existence zimního páření raků *Faxonius limosus*, případně na pozorování změny aktivity raků na denní dobu v chladné vodě v přírodních podmínkách.

Literatura

- Abrahamsson, S. A. A. and Goldman, C. R. (1970). Density and Production of the Crayfish *Pacifastacus leniusculus* Dana in Lake Tahoe , California - Nevada. *Oikos*, 21(1), 83–91.
- Acquistapace, P., Daniels, W. H. and Gherardi, F. (2004). Behavioral responses to “alarm odors” in potentially invasive and non-invasive crayfish species from aquaculture ponds. *Behaviour*, 141(6), 691–702.
- Acquistapace, P., Hazlett, B. A. and Gherardi, F. (2003). Unsuccessful predation and learning of predator cues by crayfish. *Journal of Crustacean Biology*, 23(2), 364–370.
- Aiken, D. E. (1969). Photoperiod , Endocrinology and the Crustacean Molt Cycle. *Science*, 164(3876), 149–155.
- Alberstadt, P. J., Steele, C. W. and Skinner, C. (1995). Cover-Seeking Behavior in Juvenile and Adult Crayfish, *Orconectes rusticus*: Effects of Darkness and Thigmotactic Cues. *Journal of Crustacean Biology*, 15(3), 537.
- Aquiloni, L., Brusconi, S., Cecchinelli, E., Tricarico, E., Mazza, G., Paglianti, A. and Gherardi, F. (2010). Biological control of invasive populations of crayfish: The European eel (*Anguilla anguilla*) as a predator of *Procambarus clarkii*. *Biological Invasions*, 12(11), 3817–3824.
- Araujo, M. A. and Romaine, R. P. (1989). Effects of Water Quality, Weather and Lunar Phase on Crawfish Catch. *Journal of the World Aquaculture Society*, 20(4), 199–207.
- Barbaresi, S. and Gherardi, F. (2001). Daily activity of the white-clawed crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet): A comparison between field and laboratory studies. *Journal of Natural History*, 35(12), 1861–1871.
- Barki, A. and Karplus, I. (1999). Mating Behavior and a Behavioral Assay for Female Receptivity in the Red-claw Crayfish *Cherax Quadricarinatus*. *Journal of Crustacean Biology*, 19(3), 493–497.
- Beatty, S., Morgan, D. and Gill, H. (2005). Role of life history strategy in the colonisation of Western Australian aquatic systems by the introduced crayfish *Cherax destructor* Clark, 1936. *Hydrobiologia*, 549(1), 219–237.
- Beingesser, K. R. and Copp, N. H. (1985). Differential Diurnal Distribution of *Procambarus Clarkii* (Girard) Juveniles and Adults and Possible Adaptive Value of Color Differences Between Them (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 49(1–3), 164–172.
- Berrill, M. and Chenoweth, B. (1982). The Burrowing Ability of Nonburrowing Crayfish. *American Midland Naturalist*, 108(1), 199–201.
- Black, J. B. (1963). Observations on the Home Range of Stream-Dwelling Crawfishes. *Ecology*, 44(3), 592–595.
- Blake, M., Nyström, P. and Hart, P. (1994). The effect of weed cover on juvenile signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus* Dana) exposed to adult crayfish and non-predatory

- fish. *Annales Zoologici Fennici*, 31(3), 297–306.
- *Bohl, E. (1998). 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(2), 127–136.
- Breithaupt, T., Gherardi, F., Aquiloni, L. and Tricarico, E. (2016). Chemical Ecology of Crayfish. In *Biology and Ecology of Crayfish* (pp. 132–170).
- Brown, F. A. (1961). Diurnal rhythm in cave crayfish. *Nature*, 191(4791).
- Bubb, D. H., Lucas, M. C. and 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.
- Buřič, M., Kouba, A. and Kozák, P. (2010). Seasonal migrations of introduced *Orconectes limosus* (Rafinesque) to a small tributary of a large river. *Freshwater Crayfish*, 17, 183–186.
- Buřič, M., Kozák, P. and Kouba, A. (2009). Movement patterns and ranging behavior of the invasive spiny-cheek crayfish in a small reservoir tributary. *Fundamental and Applied Limnology*, 174(4), 329–337.
- Caine, E. A. (1978). Comparative Ecology of Epigeal and Hypogean Crayfish (Crustacea: Cambaridae) from Northwestern Florida. *American Midland Naturalist*, 99(2), 315.
- Capelli, G. M. and Hamilton, P. A. (1984). Effects of Food and Shelter on Aggressive Activity in the Crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). *Journal of Crustacean Biology*, 4(2), 252–260.
- Capurro, M., Galli, L., Mori, M., Salvidio, S. and Arillo, A. (2007). The signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana, 1852) [Crustacea: Decapoda: Astacidae], in the Brugneto Lake (Liguria, NW Italy). The beginning of the invasion of the River Po watershed? *Aquatic Invasions*, 2(1), 17–24.
- Chibucos, K., Moore, P. A. and Wofford, S. (2015). Hierarchical decision making: Resource distribution exhibits stronger effect on crayfish dominance relationships and shelter occupation than prior social experience and resource ownership. *Behaviour*, 152(7–8), 1063–1082.
- Chybowski, L. (2007). Morphometrics, fecundity, density, and feeding intensity of the spinycheek crayfish, *Orconectes limosus* (Raf.) in natural conditions. *Archives of Polish Fisheries*, 15(3), 175–241.
- Clark, J. M. and Kershner, M. W. (2011). Short- and long-term impacts of a major flood event on crayfish (*Orconectes obscurus*) in a forested stream. *Fundamental and Applied Limnology*, 179(3), 225–233.
- Collins, N. C., Harvey, H. H., Tierney, A. J. and Dunham, D. W. (1983). Influence of predatory fish density on trapability of crayfish in Ontario lakes. *Canadian Journal of*

Fisheries and Aquatic Sciences, 40(10), 1820–1828.

- Corkum, L. D. and Cronin, D. J. (2004). Habitat complexity reduces aggression and enhances consumption in crayfish. *Journal of Ethology*, 22(1), 23–27.
- Correia, A. M. (1998). Seasonal and Circadian Foraging Activity of *Procambarus clarkii* (Decapoda, Cambaridae) in Portugal. *Crustaceana*, 71(2), 158–166.
- Crandall, K. A. (2016). Collecting and processing freshwater crayfishes. *Journal of Crustacean Biology*, 36(5), 761–766.
- Crandall, K. A. and De Grave, S. (2017). An updated classification of the freshwater crayfishes (Decapoda: Astacidea) of the world, with a complete species list. *Journal of Crustacean Biology*, 37(5), 615–653.
- Crowley, P. H., Greene, K., Peter, S. J. and Seale, T. L. (2020). Socializing in experimental streams: crayfish groups exposed to cues, refuges, and day-night conditions. *Journal of Ethology*, 38(2), 195–205.
- Daněk, T., Musil, J., Vlašánek, P., Svobodová, J., Johnsen, S. I., Barteková, T., Štrunc, D., Barankiewicz, M., Bouše, E. and Andersen, O. (2018). Telemetry of co-occurring noble crayfish (*Astacus astacus*) and stone crayfish (*Austropotamobius torrentium*): Diel changes in movement and local activity. *Fundamental and Applied Limnology*, 191(4), 339–352.
- Dasho, I. and Distefano, R. J. (2020). Burrowing Crayfish: These Elusive Engineers Contribute Greatly to Their Habitats. *Missouri Conservationist*, (March), 10–15.
- Davis, K. M. and Huber, R. (2007). Activity patterns, behavioural repertoires, and agonistic interactions of crayfish: A non-manipulative field study. *Behaviour*, 144(2), 229–247.
- De-Miguel, F. F. and Arechiga, H. (1994). Circadian locomotor activity and its entrainment by food in the crayfish *Procambarus clarkii*. *Journal of Experimental Biology*, 190, 9–21.
- De La O-Martínez, A., Verde, M. A., Valadez, R. L., Viccon-Pale, J. A. and Fuentes-Pardo, B. (2004). About the existence of circadian activity in cave crayfish. *Biological Rhythm Research*, 35(3), 195–204.
- Dise, K. and Goldina, A. (2017). Social instability stimulates molting in *Orconectes obscurus*. *Bios*, 88(1), 46–54.
- DiStefano, R. J., Black, T. R., Herleth-King, S. S., Kanno, Y. and Mattingly, H. T. (2013). Life histories of two populations of the imperiled crayfish *Orconectes (Procericambarus) Williamsi* (Decapoda: Cambaridae) in Southwestern Missouri, U.S.A. *Journal of Crustacean Biology*, 33(1), 15–24.
- Driscoll, J., Kola, M. and Mathews, L. (2020). Perception of alarm cues influences the outcome of shelter competition in crayfish. *Ethology*, 126(5), 584–592.
- Řuriš, Z., Horká, I., Buřič, M. and Kozák, P. (2013). Ekologie raků. In P. Kozák (Ed.), *Biologie a chov raků* (pp. 223–2448).

- Elvira, B., Nicola, G. G. and Almodovar, A. (1996). Pike and red swamp crayfish: A new case on predator-prey relationship between aliens in central Spain. *Journal of Fish Biology*, 48(3), 437–446.
- Englund, G. and Krupa, J. J. (2000). Habitat use by crayfish in stream pools: Influence of predators, depth and body size. *Freshwater Biology*, 43(1), 75–83.
- Faller, M., Maguire, I. and 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), 23–40.
- Fanjul-Moles, M. L., Castañón-Cervantes, O. and Prieto-Sagredo, J. (1998). Effect of skeleton photoperiods upon the circadian locomotor activity rhythm during development in crayfish *Procambarus clarkii*. *Biological Rhythm Research*, 29(4), 427–441.
- Farca Luna, A. J., Hurtado-Zavala, J. I., Reischig, T. and Heinrich, R. (2009). Circadian regulation of agonistic behavior in groups of parthenogenetic marbled crayfish, *Procambarus* sp. *Journal of Biological Rhythms*, 24(1), 64–72.
- Fero, K. C. and Moore, P. A. (2014). Shelter availability influences social behavior and habitat choice in crayfish, *Orconectes virilis*. *Behaviour*, 151(1), 103–123.
- Flinders, C. A. and Magoulick, D. D. (2007). Effects of depth and crayfish size on predation risk and foraging profitability of a lotic crayfish. *Journal of the North American Benthological Society*, 26(4), 767–778.
- Flint, W. R. (1977). Seasonal Activity , Migration and Distribution of the Crayfish , *Pacifastacus Ieniusculus* , in Lake Tahoe. *The American Midland Naturalist*, 97(2), 280–292.
- Francois, D. D. (1959). The Crayfishes of New Jersey. *The Ohio Journal of Science*, 59(2), 108–127.
- Franke, R. and Hörstgen-Schwark, G. (2015). Influence of social factors on the nocturnal activity pattern of the noble crayfish, *Astacus astacus* (Crustacea, Decapoda) in recirculating aquaculture systems. *Aquaculture Research*, 46(12), 2929–2937.
- Fuentes-Pardo, B., Guzmán-Gómez, A. M., Lara-Aparicio, M. and López De Medrano, S. (2003). A qualitative model of a motor circadian rhythm. *BioSystems*, 71(1–2), 61–69.
- Furse, J. M., Wild, C. H., Sirotti, S. and Pethybridge, H. (2006). The Daily Activity Patterns of *Euastacus sulcatus* (Decapoda : Parastacidae) in Southeast Queensland. *Freshwater Crayfish*, 15(Coughran 2003), 139–147.
- Gherardi, F. (2002). Behavior. In D.M. Holdich (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish* (pp. 258–290).
- Gherardi, F., Tricarico, E. and Ilhéu, M. (2002). Movement patterns of an invasive crayfish, *procambarus clarkii*, in a temporary stream of southern portugal. *Ethology Ecology and Evolution*, 14(3), 183–197.

- Goddard, J. S. (1988). Food and feeding. In David M. Holdich & R. S. Lowery (Eds.), *Freshwater Crayfish Biology* (pp. 145–166).
- Groza, M. I., Pop-Vancia, V. and Miresan, V. (2016). Diel activity and use of multiple artificially constructed shelters in *Astacus leptodactylus* (Decapoda: Astacidae). *Biologia (Poland)*, 71(12), 1369–1379.
- Guan, R. Z. and Wiles, P. R. (1998). Feeding ecology of the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* in a British lowland river. *Aquaculture*, 169(3–4), 177–193.
- Guyselman, B. J. (1957). Solar and Lunar Rhythms of Locomotor Activity in the Crayfish *Cambarus virilis*. *Physiological Zoology*, 30(1), 70–87.
- Haertel-Borer, S. S., Zak, D., Eckmann, R., Baade, U. and Hölker, F. (2005). Population density of the crayfish, *Orconectes limosus*, in relation to fish and macroinvertebrate densities in a small mesotrophic lake - Implications for the lake's food web. *International Review of Hydrobiology*, 90(5–6), 523–533.
- Hamr, P. (2002). *Orconectes*. In David M. Holdich (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish* (pp. 585–602).
- Hamrin, S. F. (1987). Seasonal crayfish activity as influenced by fluctuating water levels and presence of a fish predator. *Holarctic Ecology*, 10(1), 45–51.
- Hazlett, B. A., Rittschof, D. and Ameyaw-Akumfi, C. (1979). Factors Affecting the Daily Movements of the Crayfish *Orconectes virilis* (Hagen, 1870). *Crustaceana Supplement*, 5, 121–130.
- Hazlett, B. A., Rittschof, D. and Rubenstein, D. (1974). Behavioral Biology of the Crayfish *Orconectes virilis* I. Home Range. *The American Midland Naturalist*, 92(2), 301–319.
- Hazlett, B. A. and Schoolmaster, D. R. (1998). Responses of cambarid crayfish to predator odor. *Journal of Chemical Ecology*, 24(11), 1757–1770.
- Herleth-King, S. S., Mattingly, H. T. and DiStefano, R. J. (2015). Habitat use of *Orconectes meeki meeki* and *Orconectes williamsi* in an intermittent Ozark stream. *Freshwater Crayfish*, 21(1), 103–114.
- Hernández, O. H. and Fuentes-Pardo, B. (2001). Cerebroid ganglion is the presumptive pacemaker of the circadian rhythm of electrical response to light in the crayfish. *Biological Rhythm Research*, 32(2), 125–144.
- Hirvonen, H., Holopainen, S., Lempiäinen, N., Selin, M. and Tulonen, J. (2007). Sniffing the trade-off: Effects of eel odours on nocturnal foraging activity of native and introduced crayfish juveniles. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 40(3), 213–218.
- *Hobbs, H. H. (1991). Adaptations and convergence in North American crayfishes. *Freshwater Crayfish*, 2, 541–549.
- Ilhéu, M., Acquistapace, P., Benvenuto, C. and Gherardi, F. (2003). Shelter use of the red-swamp crayfish (*Procambarus clarkii*) in dry-season stream pools. *Archiv Fur*

- Hydrobiologie*, 157(4), 535–546.
- Jegla, T. C. and Poulson, T. L. (1968). Evidence of circadian rhythms in a cave crayfish. *Journal of Experimental Zoology*, 168(2), 273–282.
- Johnson, M. F., Rice, S. P. and Reid, I. (2014). The activity of signal crayfish (*Pacifastacus leniusculus*) in relation to thermal and hydraulic dynamics of an alluvial stream, UK. *Hydrobiologia*, 724(1), 41–54.
- Johnston, K. and Robson, B. J. (2009). Commensalism Used by Freshwater Crayfish Species to Survive Drying in Seasonal Habitats. *Biology*, 128(3), 269–275.
- Jonsson, A. (1992). Shelter selection in YOY crayfish *Astacus astacus* under predation pressure by dragonfly larvae. *Nordic Journal of Freshwater Research*, 67, 82–87.
- Jurcak, A. M. and Moore, P. A. (2014). Behavioral decisions in sensory landscapes: Crayfish use chemical signals to make habitat use choices. *Journal of Crustacean Biology*, 34(5), 559–564.
- Keller, T. A. and Moore, P. A. (2000). Context-specific behavior : crayfish size influences crayfish – fish interactions. *Journal of the North American Benthological Society*, 19(2), 344–351.
- Kenison, E. K., Weldy, P. Y. and Williams, R. N. (2018). There must be something in the water: assessing the behavioral responses of rusty crayfish (*Orconectes rusticus*) to fish and amphibian predator kairomones. *Journal of Ethology*, 36(1), 77–84.
- Kofron, C. P. (1978). Foods and Habitats of Aquatic Snakes (Reptilia, Serpentes) in a Louisiana Swamp. *Journal of Herpetology*, 12(4), 543.
- Kouba, A., Buřič, M. and Petrusek, A. (2013). Druhy raků v Evropě. In P. Kozák (Ed.), *Biologie a chov raků* (pp. 75–152).
- Kouba, A., Kanta, J., Buřič, M., Policar, T. and Kozák, P. (2010). The effect of water temperature on the number of moults and growth of juvenile noble crayfish, *Astacus astacus* (Linnaeus). *Freshwater Crayfish*, 17(January), 37–41.
- Kozák, P., Buřič, M. and Kouba, A. (2013). Reprodukce a životní cyklus. In P. Kozák (Ed.), *Biologie a chov raků* (pp. 189–222).
- Lele, S. F. and Pârvulescu, L. (2017). Experimental evidence of the successful invader *Orconectes limosus* outcompeting the native *Astacus leptodactylus* in acquiring shelter and food. *Biologia (Poland)*, 72(8), 877–885.
- Light, T. (2003). Success and failure in a lotic crayfish invasion: The roles of hydrologic variability and habitat alteration. *Freshwater Biology*, 48(10), 1886–1897.
- Loughman, Z. J., Skalican, K. T. and Taylor, N. D. (2013). Habitat selection and movement of *Cambarus chasmodactylus* (Decapoda:Cambaridae) assessed via radio telemetry. *Freshwater Science*, 32(4), 1288–1297.
- Lowery, R. S. (1988). Growth, moulting and reproduction. In David M. Holdich & R. S.

- Lowery (Eds.), *Freshwater Crayfish Biology, Management and Exploitation* (pp. 83–113).
- Lozán, 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(2), 156–161.
- Lundberg, U. (2004). Behavioural elements of the noble crayfish, *Astacus astacus*. *Crustaceana*, 77(2), 137–162.
- Martin, A. L. and Moore, P. A. (2007). Field observations of agonism in the crayfish, *Orconectes rusticus*: Shelter use in a natural environment. *Ethology*, 113(12), 1192–1201.
- Martin, A. L. and Moore, P. A. (2008). The influence of dominance on shelter preference and eviction rates in the crayfish, *Orconectes rusticus*. *Ethology*, 114(4), 351–360.
- Martin, P., Kohlmann, K. and Scholtz, G. (2007). The parthenogenetic Marmorcrebs (marbled crayfish) produces genetically uniform offspring. *Naturwissenschaften*, 94(10), 843–846.
- McLay, C. and van den Brink, A. (2016). Crayfish Growth and Reproduction. In *Biology and Ecology of Crayfish* (pp. 62–116).
- Mendoza-Vargas, L., Guarneros-Bañuelos, E., Báez-Saldaña, A., Galicia-Mendoza, F., Flores-Soto, E., Fuentes-Pardo, B., Alvarado, R., Valdés-Tovar, M., Sommer, B., Benítez-King, G. and Solís-Chagoyán, H. (2018). Involvement of melatonin in the regulation of the circadian system in crayfish. *International Journal of Molecular Sciences*, Vol. 19.
- Mendoza-Vargas, L., Ortega, P., Fuentes-Pardo, B. and Viccon-Pale, J. A. (2016). Circadian rhythm in locomotor activity in the burrower crayfish *Procambarus acanthophorus* (Villalobos 1948). *Biological Rhythm Research*, 47(1), 93–101.
- Merkle, E. L. (1969). Home Range of Crayfish *Orconectes juvenalis*. *American Midland Naturalist*, 81(1), 228.
- Mitchell, B. and Hazlett, B. A. (1996). Predator Avoidance Strategies of the Crayfish *Orconectes virilis*. *Crustaceana*, 69(3), 400–412.
- Momot, W. T. (1966). Upstream Movement of Crayfish in an Intermittent Oklahoma Stream. *American Midland Naturalist*, 75(1), 150.
- Momot, W. T. and Gowing, H. (1972). Differential Seasonal Migration of the Crayfish, *Orconectes virilis* (Hagen) in Marl Lakes. *Ecology*, 53(3), 479–483.
- Mount, S. J., O'Reilly, C. M. and Strayer, D. L. (2011). A native species, the American eel (*Anguilla rostrata*), as a biological control for an invasive crayfish (*Orconectes rusticus*) in tributaries to the Hudson River, NY. *Final Reports of the Tibor T. Polgar Fellowship Program*, 1–22.
- *Müller, K. (1978). Locomotor activity of fish and environmental oscillations. In *Rhythmic*

activity of fishes (pp. 1–19).

- Mundahl, N. D. (1989). Seasonal and Diel Changes in Thermal Tolerance of the Crayfish *Orconectes rusticus*, with Evidence for Behavioral Thermoregulation. *Journal of the North American Benthological Society*, 8(2), 173–179.
- Mundahl, N. D. and Benton, M. J. (1990). Aspects of the thermal ecology of the rusty crayfish *Orconectes rusticus* (Girard). *Oecologia*, 82(2), 210–216.
- Musil, M., Buřič, M., Policar, T., Kouba, A. and Kozák, P. (2010). Comparison of diurnal and nocturnal activity between noble crayfish (*Astacus astacus*) and spinycheek crayfish (*Orconectes limosus*). *Freshwater Crayfish*, 17(January), 189–193.
- Nyström, P. (2002). Ecology. In David M. Holdich (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish* (pp. 192–235).
- Palma-Anzures, I., Prieto-Sagredo, J. and Fanjul-Moles, M. L. (2012). Temperature pulses synchronise the crayfish locomotor activity rhythm. *Biological Rhythm Research*, 43(1), 15–24.
- Pârvulescu, L., Zaharia, C., Groza, M. I., Csillik, O., Satmari, A. and Drăguț, L. (2016). Flash-flood potential: a proxy for crayfish habitat stability. *Ecohydrology*, 9(8), 1507–1516.
- Percival, D. T. and Moore, P. A. (2010). Shelter size influences self-assessment of size in crayfish, *Orconectes rusticus*: Consequences for agonistic fights. *Behaviour*, 147(1), 103–119.
- Pintor, L. M., Sih, A. and Kerby, J. L. (2009). Behavioral Correlations Provide a Mechanism for Explaining High Invader Densities and Increased Impacts on Native Prey. *Ecology*, 90(3), 581–587.
- Pollard, T. G. and Larimer, J. L. (1977). Circadian rhythmicity of heart rate in the crayfish, *Procambarus clarkii*. *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 57(2), 221–226.
- Price, J. O. and Payne, J. F. (1984). Postembryonic to Adult Growth and Development in the Crayfish *Orconectes Neglectus Chaenodactylus Williams*, 1952 (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana*, 46(2), 176–194.
- Ranta, E. and Lindstrom, K. (1993). Body size and shelter possession in mature signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*. *Annales Zoologici Fennici*, 30(2), 125–132.
- Reebs, S. G. (2002). Plasticity of diel and circadian activity rhythms in fishes. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 12(4), 349–371.
- Reynolds, J. D. (2002). Growth and reproduction. In David M. Holdich (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish* (pp. 152–192).
- Reynolds, J. D. (2011). A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystems*, (401), 1–21.

- Rice, P. R. and Armitage, K. B. (1974). The effect of photoperiod on oxygen consumption of the crayfish *Orconectes nais* (Faxon). *Comparative Biochemistry and Physiology -- Part A: Physiology*, 47(1), 261–270.
- Robinson, C. A., Thom, T. J. and Lucas, M. C. (2000). Ranging behaviour of a large freshwater invertebrate, the white-clawed crayfish *Austropotamobius pallipes*. *Freshwater Biology*, 44(3), 509–521.
- Rodríguez-Sosa, L., Calderón-Rosete, G. and Flores, G. (2008). Circadian and ultradian rhythms in the crayfish caudal photoreceptor. *Synapse*, 62(9), 643–652.
- Royo, F., Gonzalez-Cienfuegos, G. and Muzquiz, J. L. (2002). Preliminary observation of occasional mortality in the population of freshwater crayfish in the Picos de Europa (Asturias, Spain). *BFPP - Bulletin Francais de La Peche et de La Protection Des Milieux Aquatiques*, (367), 935–941.
- Savolainen, R., Ruohonen, K. and Railo, E. (2004). Effect of stocking density on growth, survival and cheliped injuries of stage 2 juvenile signal crayfish *Pasifastacus leniusculus* Dana. *Aquaculture*, 231(1–4), 237–248.
- Schneider, J. C. (1998). Fate of Dead Fish in a Small Lake. *The American Midland Naturalist*, 140(1), 192–196.
- Shave, C. R., Townsend, C. R. and Crawl, T. A. (1994). Anti-predator behaviours of a freshwater crayfish (*Paranephrops zealandicus*) to a native and an introduced predator. *New Zealand Journal of Ecology*, 18(1), 1–10.
- Skurdal, J. and Taugbøl, T. (2002). *Astacus*. In *Biology of Freshwater Crayfish* (pp. 467–510).
- Somers, K. M. and Stechey, D. P. M. (1986). Variable Trappability of Crayfish Associated with Bait Type, Water Temperature and Lunar Phase. *American Midland Naturalist*, 116(1), 36.
- Statzner, B., Fièvet, E., Champagne, J. Y., Morel, R. and Herouin, E. (2000). Crayfish as geomorphic agents and ecosystem engineers: Biological behavior affects sand and gravel erosion in experimental streams. *Limnology and Oceanography*, 45(5), 1030–1040.
- Stein, R. A. (1977). Selective Predation, Optimal Foraging, and the Predator-Prey Interaction Between Fish and Crayfish. *Ecology*, 58(6), 1237–1253.
- Stein, R. A. and Magnuson, J. J. (1976). Behavioral Response of Crayfish to a Fish Predator. *Ecology*, 57(4), 751–761.
- Styrishave, B., Bojsen, B. H., Witthøfft, H. and Andersen, O. (2007). Diurnal variations in physiology and behaviour of the noble crayfish *Astacus astacus* and the signal crayfish *Pacifastacus leniusculus*. *Marine and Freshwater Behaviour and Physiology*, 40(1), 63–77.
- *Svobodová, Z. (1987). *Toxikologie vodních živočichů*.

- Taugbøl, T. and Skurdal, J. (1990). Effect of density on brood size in noble crayfish, *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. *Aquaculture Research*, 21(1), 17–23.
- Thorp, J. H. (1978). Agonistic behavior in crayfish in relation to temperature and reproductive period. *Oecologia*, 36(3), 273–280.
- Tierney, A. J., MacKillop, I., Rosenbloom, T. and Werner, A. (2020). Post-feeding behavior in crayfish (*Procambarus clarkii*): Description of an invertebrate behavioral satiety sequence. *Physiology and Behavior*, 213.
- Vojtkovská, R., Horká, I. and Ďuriš, Z. (2014). The diet of the spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* in the Czech Republic. *Central European Journal of Biology*, 9(1), 58–69.
- Wagner, B. K., Taylor, C. A. and Kottmyer, M. D. (2010). Status and distribution of *Orconectes williamsi* (Williams' Crayfish) in Arkansas, with new records from the Arkansas river drainage. *Southeastern Naturalist*, 9(Special issue 3), 175–184.
- Webb, M. and Richardson, A. M. M. (2004). A radio telemetry study of movement in the giant tasmanian freshwater crayfish, *Astacopsis gouldi*. *Freshwater Crayfish*, 14, 197–204.
- Westin, L. and Gydemo, R. (1986). Influence of light and temperature on reproduction and moulting frequency of the crayfish, *Astacus astacus* L. *Aquaculture*, 52(1), 43–50.
- Westin, L. and Gydemo, R. (1988). The locomotor activity patterns of juvenile noble crayfish (*Astacus astacus*) and the effect of shelter availability. *Aquaculture*, 68(4), 361–367.
- Williams, D. D., Williams, N. E. and Hynes, H. B. N. (1974). Observations on the life history and burrow construction of the crayfish *Cambarus fodiens* (Cottle) in a temporary stream in southern Ontario. *Canadian Journal of Zoology*, 52(3), 365–370.
- Woodlock, B. and Reynolds, J. D. (1988). Laboratory breeding studies of freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Freshwater Biology*, 19(1), 71–78.
- Yue, C. F., Wang, T. T., Wang, Y. F. and Peng, Y. (2009). Effect of combined photoperiod, water calcium concentration and pH on survival, growth, and moulting of juvenile crayfish (*Procambarus clarkii*) cultured under laboratory conditions. *Aquaculture Research*, 40(11), 1243–1250.

* citace označené takto jsou citace sekundární