

Kozák a kol. 2013

MORFOLOGIE A ANATOMIE RAKŮ

Z. Ďuriš, I. Horká, P. Kozák

6

Kozák a kol. 2013

MORFOLOGIE A ANATOMIE RAKŮ

Z. Ďuriš, I. Horká, P. Kozák

„Tělo račí skládá se vlastně jen ze dvou částí, z hrudi hlavy neboli vlastního těla a z ocasu. Pozorujeme-li však raka důkladněji, shledáme ještě jedno rozdělení, ovšem jen tehda, když bystřeji pozorujeme, a to ve dva oddíly, z kterých jeden tvoří hlavu, obsahuje ústroje ústní, hmatu, čichu, sluchu a zraku, a druhý má klepeta, čtyry páry noh a ústroje dýchací.“

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Raci jsou již dlouhodobě objektem celé řady morfologických, anatomických a fyziologických studií. Předurčila je k tomu jejich pozice mezi bezobratlými živočichy, vhodná velikost těla, dřívější dostupnost z přírodních zdrojů, poměrně snadný chov, ale i další vlastnosti. Jako velcí korýši jsou raci modelovými formami tělesné stavby pro tělní typ organizace členovců. Obří axony podílející se na reaktivním útekovém pohybu raků slouží k poznání funkcí periferní nervové soustavy a pohybových svalů, studium anatomické stavby složených očí poskytuje informace o funkcích zrakových orgánů členovců. Četné soudobé studie sledují neuro-humorální soustavu, anatomii a funkci hepatopankreatické žlázy či olfaktorických orgánů na tykadlech raků (viz níže).

Celé generace anatomů se v astakologii až do současnosti opírají o fenomenální monografické, detailně ilustrované dílo Thomase H. Huxleye z konce 19. století, skromně označené jako „úvod do zoologie“ (1880, *The Crayfish: An Introduction in the Study of Zoology*). Pokud je jeho práce úvodem, pak sta a sta jeho následovníků (viz např. bibliografický přehled Harta a Clarka, 1987) jsou ještě dlouho nekončícím naplněním Huxleyova odkazu. Mezi nimi najdeme i české anatomy. Vynikající a detailními ilustracemi orgánů a soustav vybavená je práce J. Saxe (1853). O sto let později popsal vnitřní soustavy raka i V. Landa (1947–48). Z novodobých zdrojů lze stručné popisy těl raků dohledat v pracích Krupauera (1968; 1982), Kozáka a kol. (2009), Štambergové a kol. (2009) aj.

V následujícím přehledu vycházíme nejen z těchto prací, ale i z vlastních zkušeností, u specifických znaků na těle exotických druhů zmíníme některé dílčí studie zaměřené na užší skupiny raků.

6.1. MORFOLOGIE RAKŮ – KUTIKULA A VNĚJŠÍ STAVBA TĚLA

*„Rak říční (*Astacus fluviatilis*) náleží ke třídě korejšů (*Crustacea*), u nichž kůže všeobecnou podobu těla způsobuje, svaly podporuje, slovem tu samou službu vykonává, jako kosti uvnitř těla u vyšších zvířat. Kůže tato pevná jest tedy předležitou částí těla račího, pročez k ní pozornost svou nejdříve obrátíme.“*

J. Sax, Živa, 1853

6.1.1. Exoskelet a kutikula

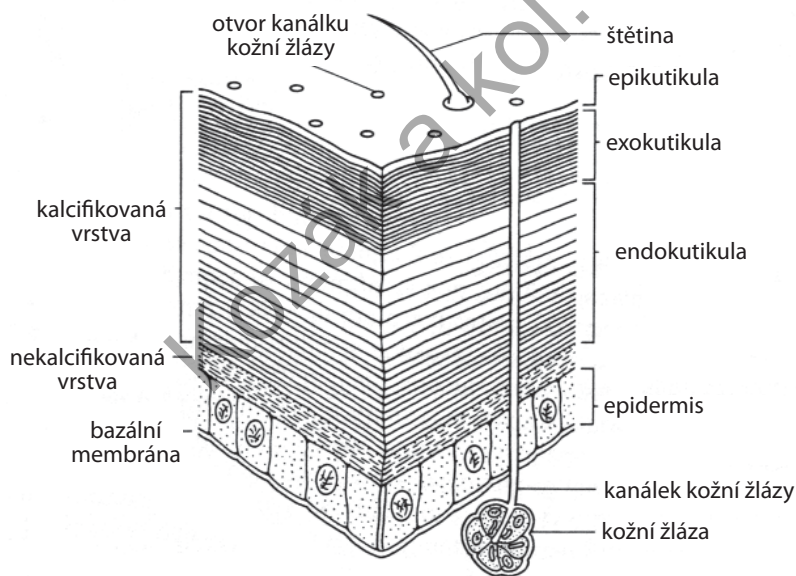
Celé tělo raka je kryto vnějším krunýřem (exoskelet). Pevný krunýř pokrývá tělní články, na nichž rozeznáváme 4 destičky – hřbetní (dorsální) tergity, břišní (ventrální) sternity a dva boční (laterální) pleury. Články jsou navzájem spojeny měkkou membránou, která umožňuje jejich vzájemný pohyb. Zadečkové články a končetiny jsou mimoto ještě spojeny klouby, které zajišťují přesnou vzájemnou polohu sousedních článků a jejich pohyb v určené rovině (Zarenkov, 1982).

Krunýř raka je vylučován pokožkou, která je často označována jako „hypodermis“, protože neleží na povrchu těla, ale zaléhá pod silnou vrstvou kutikuly. Kutikula je nebuněčná hmota tvořená hlavně chitinem. Mimo chitin ale obsahuje i další látky, jež mezi sebou nejsou chemicky vázány a jejich obsah

v různých částech těla může být odlišný. Kutikula obsahuje proteiny, glykoproteiny, volné aminokyseliny, polymerizované lipidy, fenoly, minerální soli (zejména uhličitany a fosforečnan vápenatý). Součástí kutikuly je i voda a pigmenty, jako karotenoidy a melanin (Zarenkov, 1982).

Chitin je dusíkatý polysacharid svým složením blízký celulóze. Nevyskytuje se ale jako čistá látka, nýbrž vždy jako součást chitino-proteinového komplexu s bílkovinou arthropodinem. U koryšů může chitin představovat od 1 do 90 % hmotnosti kutikuly. Metabolickým zdrojem chitinu je zřejmě glykogen, protože jeho obsah ve tkáních koryšů během syntézy chitinu při svlékání krunýře značně klesá (Zarenkov, 1982).

V průřezu kutikuly rozeznáváme tři vrstvy (obr. 6.1.) – tenkou svrchní epikutikulu, která vykazuje vysokou mechanickou a chemickou odolnost vůči vnějšímu prostředí, pod ní ležící poněkud silnější vrstvu exokutikuly, jež obsahuje pigmenty, a pod ní mocnou vrstvu hypokutikuly. Ta leží přímo na hypodermální pokožce. Exo- i hypokutikula se liší detaily struktury, obě obsahují chitin i minerální soli. Minerální látky jsou před svlékáním starého krunýře odčerpávány hlavně z hypokutikuly, jež pak silně eroduje, epi- a exokutikula se zbytky hypokutikuly jsou při svlékání raka odstraněny jako starý krunýř (viz podkapitola 7.4.). Starý krunýř je ale většinou svlečeným rakem požírán, protože stále obsahuje mnoho cenných látek pro obnovu nové kutikuly. Tu opět tvoří dosud měkké vrstvy epi- a exokutikuly, zatímco hypokutikula je vylučována hypodermálními buňkami během obnovování a zpevňování nového krunýře (Lowery, 1988; Reynolds, 2002).



Obr. 6.1. Příčný řez račích kutikulou (podle Lowery, 1988; upraveno).

Krunýř raka obsahuje celou škálu pigmentů, jejichž kombinace určuje typické zbarvení těla jednotlivých druhů. Většina pigmentů, kromě červeného crustaceorubinu, je termolabilních a rozkládají se při vysokých teplotách. Právě díky stabilnímu červenému pigmentu jsou vaření raci vždy červeně zbarvení. Někteří jedinci, např. raka říčního, mohou mít v důsledku nedostatečné syntézy či úplné absence crustaceorubinu krunýře nápadně namodralé až kobaltově modře zbarvené (obr. 6.2.). Jejich klepeta pak na spodní straně postrádají nápadně červené zbarvení a může dojít k nesprávné identifikaci druhu nezkušeným badatelem. Jde však pouze o individuální, byť zajímavou barevnou odchylku u raků.



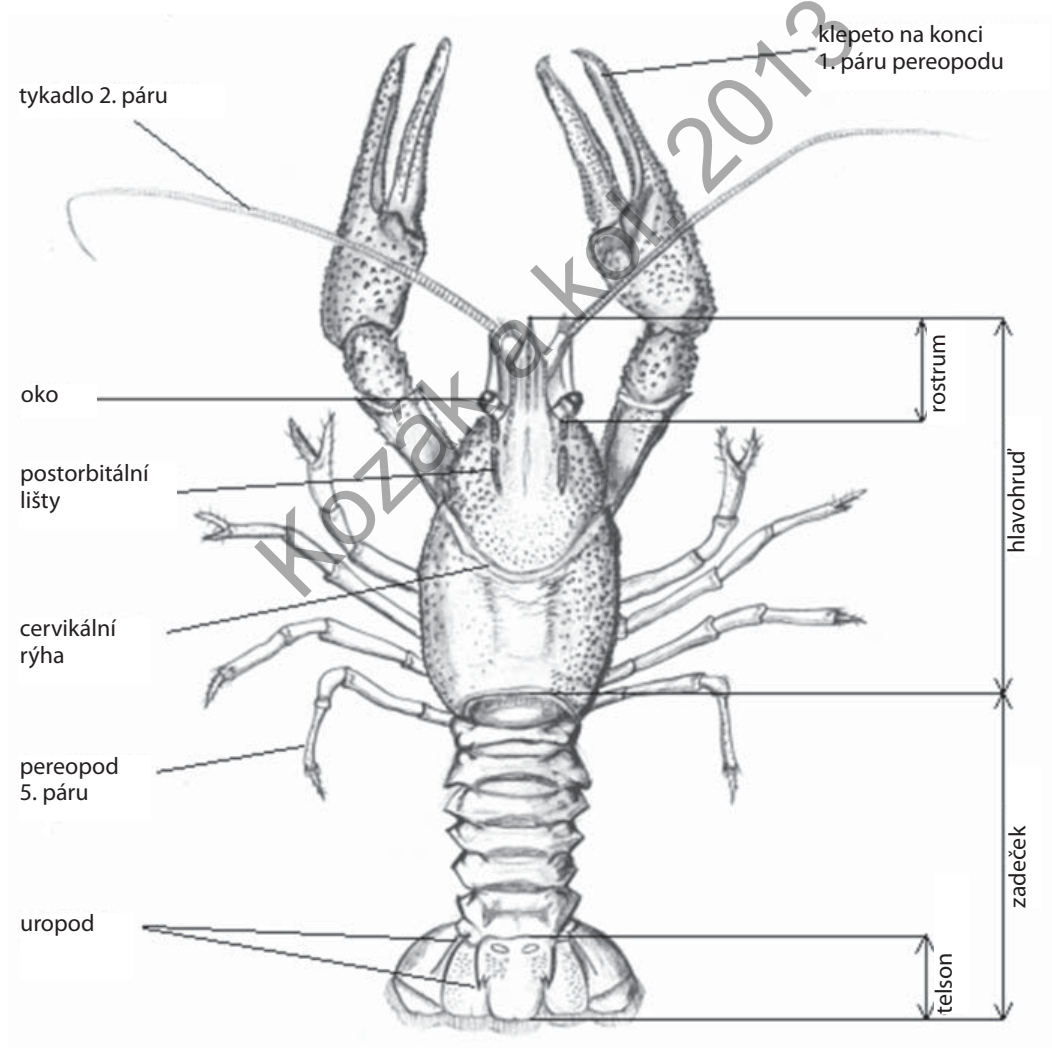
Obr. 6.2. Modrá forma raka říčního (*Astacus astacus*) (a; foto Z. Ďuriš; b; foto P. Kozák).

6.1.2. Vnější stavba těla

„Pozorujeme-li našeho říčního raka, shledáme, že tvořivá příroda nešetřila zde se svými dary, a našeho klepetáče hojně obdařila. Na první pohled zdá se, že rak říční nemá žádné podobnosti s některým již vypsáných koryšů, a že jest takřka osamělý.“

A. Frič, F. Nekut, Koryši Země České, 1868

Pro raky jako zástupce desetinohých koryšů (řád Decapoda) je typická přítomnost deseti nápadných kráčivých končetin, tj. pěti párů, včetně velkých klepet na prvním páru. Skutečný počet končetin je však mnohem vyšší – celkem 19 párů, včetně tykadel, ústních a zadečkových končetin. Každý pár končetin vychází z jednoho tělního článku, které v přední části těla splývají do jednoho celku – hlavohrudí. Tělo raka je v hlavní ose členěno na dvě části, a to hlavohruď a zadeček (obr. 6.3.).



Obr. 6.3. Hlavní části těla raka na příkladu raka bahenního (*Astacus leptodactylus*) (orig. I. Horká).

Hlavohrud'

Hlavohrud' (cephalothorax) u raků vznikla srůstem 5 hlavových a 8 hrudních článků, tj. celkem 13 tělních článků. Svrchní stranu a boky hlavohrudí až po báze nohou kryje celistvý hlavohrudní krunýř, zvaný karapax. Na jeho povrchu jsou dobře patrné 3 brázdy – jedna příčná – týlní (cervikální) brázda a pár žaberních (branchiálních; také označovaných jako branchio-kardiálních) brázd v zadní části hlavohrudí za týlní brázdou. Týlní brázda, nehledě na její název, neodděluje hlavovou a hrudní část. Hlava zaujímá pouze úzkou přední část hlavohrudí a v místech před týlní brázdou, kde bychom očekávali „mozek“ raka, se nachází žaludeční pole karapaxu, tj. evidentně část hrudní. Žaberní brázdy probíhají souběžně podél roviny souměrnosti v zadní části hřbetu hlavohrudí a u evropských raků jsou od sebe zřetelně vzdálené, zatímco např. u amerického raka červeného *Procambarus clarkii* splývají do jediné středové žaberní brázdy.

Karapax vpředu mezi očima vybíhá do tzv. rostra neboli čelního trnu. Tvar rostra je jedním z důležitých identifikačních znaků k rozlišení račích druhů. Rostrum je obvykle šora zploštělé a skládá se z protáhlé bazální části s téměř souběžnými bočními hranami, někdy osázenými drobnými granulemi až trny a končící párem silnějších trnů, od nichž vybíhá dopředu trojúhelníková špička rostra (apex) tvořící silný trn. U některých druhů, například raka bahenního, může být na rostru i nápadný středový hřeben tvořený granulemi či drobnými trny. Narozdíl od příbuzných krevet (= garnátů), u kterých rostrum nese funkci stabilizačního kýlu při zpětném útekovém pohybu, u raků si čelní trn uchoval pouze funkci ochrannou – chrání citlivé oči, ale i celého raka před útokem predátorů zepředu. Rostrum madagaskarských raků rodu *Astacoides* je ale obvykle krátké, vpředu široce zaoblené (Hobbs, 1987). Vzadu po stranách přechází rostrum do očních jamek a dále dolů tvoří boční hrany ústního pole raka. Na hřbetní straně karapaxu je za očima raků umístěn jeden až dva páry podélných, tzv. postorbitálních lišt využívaných rovněž k rozpoznávání jednotlivých druhů. Jeden pár lišt je typický například pro raka kamenáče *Austropotamobius torrentium* a raka pruhovaného *Orconectes limosus*, zatímco dva páry lišt, často vybíhajících vpředu do trnů, najdeme u raka říčního *Astacus astacus*, raka bahenního *A. leptodactylus* i raka signálního *Pacifastacus leniusculus* (Souty-Grosset a kol., 2006; Kozák a kol., 2009; Štambergová a kol., 2009).

Boky karapaxu (branchiostegity) kryjí žaberní komory po stranách těla raků. Představují je široké kožní záhyby opatřené krunýřem, srostlé s tělem v místě páru branchio-kardiálních švů na hřbetě karapaxu (viz výše). Spodní okraje komor přiléhají k bázím hrudních nohou. Zde tvoří štěrbinu, kudy do žaberní komory proudí čerstvá voda. Okraje opatřené hustými štětinami brání nasátí kalu a hrubších mechanických částic do žaberní dutiny. Žaberní komory tedy nejsou jen mechanickým krytem chránícím žábry, ale také důležitou součástí vodohybného (analogie „vodovodního“) aparátu upravujícího a směřujícího tok vody při dýchacích pohybech raka.

Povrch karapaxu může být téměř hladký (rak signální), jemně granulovaný (rak říční), nebo pokrytý drobnými a ostrými, dopředu směřujícími trny (rak bahenní). Několik výraznějších trnů je u většiny raků podél týlní brázdy po stranách těla. Podle přítomnosti nápadné skupiny větších ostrých trnů po stranách přední části karapaxu, kde bychom hledali „líce“ raka, lze snadno odlišit invazního raka pruhovaného od ostatních u nás žijících raků. Karapax je obvykle velmi pevný, po stranách hlavohrudí je částečně elastický, takže jej lze tlakem mezi prsty mírně promáčknout. U raka bahenního je krunýř výrazně měkčí, elastičtější než u ostatních u nás žijících raků. Mohutné trny naopak pokrývají krunýř řady raků z jižní polokoule. Například jeden ze sedmi druhů raků obývajících sladké vody Madagaskaru, *Astacoides betsileoensis* má poněkud zploštělý karapax, svrchu hladký, ale boky nesou značný počet silných, dopředu směřujících trnů (Hobbs, 1987).

„Avšak ještě jasněji projeví se nám článkovitost, pohlížíme-li na korýše říčního ze spodní strany, neboť zde články nesrůstají podobným způsobem jako na hřbetní straně a nechávají zde místa k upevnění končetin.“

A. Frič, F. Nekut, *Korýši Země České*, 1868

Spodní povrch hlavohruď mezi bázemi hrudních končetin představuje relativně úzká, dozadu poněkud se rozšiřující hrudní deska (sternum), tvořená srůstem sternálních destiček jednotlivých hrudních článků. Širší zadní část tvoří mezi končetinami kanálek, kde jsou uloženy přední konce dopředu směřujících kopulačních zadečkových nožek samců (gonopodů). U samic našich raků je zde prostor, kam samci na podzim při páření nejčastěji umísťují spermatofory. Samice amerických raků, vyjma raků rodu *Pacifastacus*, zde mají zvláštní, mírně otočnou semennou schránku (*annulus ventralis*) s podélným štěrbinovitým otvorem, která přijímá a ukrývá spermatofory samců, takže vizuálně nelze oplodněnou samicu odlišit od neoplozené. Tvar annulu je u amerických raků, přes poměrně nízkou proměnlivost, dodatečným identifikačním znakem pro samice. Přesnější určení druhu zejména amerických raků se děje hlavně na základě tvaru gonopodů na zadečku samců (Hobbs, 1974a,b; Hobbs a kol., 1979; Taylor a Schuster, 2004). Annulus u samic východoasijských raků rodu *Cambaroides* je jen slabě vyvinutý, nepohyblivý (Hobbs, 1974a).

Zadeček

Zadeček (abdomen, pleon) raků je na rozdíl od hlavohruď zřetelně článkovaný a je přibližně stejně dlouhý a široký jako hlavohruď. Tvoří jej 6 krátkých, širokých článků spojených pohyblivými klouby po stranách a měkkou membránou mezi články. Hřbetní štítky při napřímené poloze zadečku vzadu vždy překrývají přední okraj následujícího článku. Svrchní (tergit) i boční (pleurit) štítky článků tvoří pevný ochranný krunýř, spodní strana je mimo úzké příčné lišty měkká, membranózní. Pleurální části krunýře tvoří zaostřené postranní desky po stranách zadečku, které mají jak obrannou funkci, tak svou šířkou u samic vymezují okraje inkubačního prostoru (marsupia) pro vajíčka. Po stranách příčné břišní lišty jsou na každém zadečkovém článku umístěny zadečkové končetiny. Zadeček dospělých samic je vždy nápadně širší než u samců, jeho šířka je rovněž větší než šířka hlavohruď. U samců je tomu opačně. Zadeček polosuchozemských raků, např. u australských *Engaeus*, je vzhledem ke ztrátě jeho schopnosti přispívat k útekovému pohybu (viz níže) nápadně redukován, zmenšený v poměru k hlavohruď.

Poslední nápadnou osovou částí těla raků je plochá ocasní destička, tzv. telson, široce, ale pohyblivě nasedající na zadní okraj 6. zadečkového článku. Telson není pravým tělním článkem, a tudíž končetiny nenese, vznikl původně jako vychlípenina předchozího článku zadečku a jeho primární funkcí je nést na spodní straně anální (řitní) otvor. U většiny raků severní polokoule, vyjma rodů *Cambaroides*, *Pacifastacus* a některých druhů rodu *Fallicambarus*, je telson pohyblivě rozdělen příčným švem na dvě části – bazální a distální. U raků Parastacidae z jižní polokoule je telson jen částečně rozdělený, zadní oddíl může být i membranózní (Hobbs, 1974a). Okraj telsonu je obvykle hustě pokrytý štětinami.

Končetiny

Srůst a splývání článků hlavohruď neumožňuje, přes částečně viditelné hranice mezi zadními hrudními články na zadním hrudním sternu, přímo spočítat celkový počet tělních článků. K tomu lze ale snadno použít končetin, o nichž bylo výše řečeno, že nasedají po jednom páru na každý pravý tělní článek (tj. bez telsonu). Typická končetina korýšů je dvouvětvá, tvořená vnější větví (exopodit) a obvykle silnější

vnitřní větví (endopodit), které nasedají na společný bazální článek – basis (bazipodit) a ten na první článek – koxu (koxopodit, coxa), který je pohyblivě spojený přímo s tělem korýše. Zatímco exopodit bývá obvykle slabší, redukovaný do kmitajícího „bičíku“ (flagellum) a často zcela chybí, endopodit navazuje na oba bazální články sérií 5 kloubně spojených článků s různě směřovanými osami kloubů, takže výsledný pohyb posledního článku může být velmi variabilní. Poslední (vnější) článek je tzv. daktylus (prst), následující články nesou názvy propodus, karpus, merus a ischium (viz obr. 6.4. a 6.5.). Hlavní kloub zajišťující ohyb končetiny (analogický loketnímu nebo kolennímu kloubu člověka) je karmo-merální kloub. Karpo-propodální kloub je kolmo osový k předchozímu. Ischio-merální kloub nese mj. i specifickou funkci autotomie končetiny při napadení predátorem (viz podkapitola 6.2.1.). Různé končetiny se svou stavbou v důsledku své specializace k rozdílným činnostem více či méně odlišují od uvedeného schématu.

Tykadla I. páru, antenuly

Prvním párem hlavových končetin jsou tykadla prvního páru (antenuly, obr. 6.4.). Antenuly jsou spolu s ústními končetinami nápadně odlišné od typické končetiny. Přestože jejich distální část představují dvě větve, tyto jsou štíhlé, bičovitě a tvoří je dlouhá série několika desítek úzkých kruhových článků spojených vzájemně pouze úzkou membránou. Původ obou větví je odlišný od typické dvouvětvé končetiny. U evolučně starších krevet jsou mnohdy patrné nikoli dva, ale tři bičíky, z nichž dva vnější částečně či zcela srůstají a nesou čichové tyčinky. Rovněž u raků nese vnější bičík čichové tyčinky (estetasky). Také bazální část antenul je odlišná, netvoří ji dva, ale tři články, z nichž první, tělu nejbližší, je relativně mohutný, dorzo-ventrálně (shora a zdola) zploštělý a podpírající oči ze spodní strany. Dole na vnitřní hraně nese tento článek ventrálně směřující trn a na vnější straně zářez vedoucí do dutiny rovnovážného ústrojí raka – statocysty (statocysta a estetasky – viz podkapitola 6.2.8.). Antenuly tedy představují končetiny se smyslovou funkcí – vedle čichové a rovnovážné funkce jsou rovněž ústrojím hmatovým.

„Vnitřní tykadla upevněna skoro vprostřed hlavy... Po stranách těchto nalézají se vnější tykadla, která též mají 3člennou základní část... Na této základní části bývá pouze jedna štetina upevněna, která jest však velmi dlouhá, článkovaná a dozadu zahnutá a v obecné mluvě vousem se nazývá.“

A. Frič, F. Nekut, Korýši Země České, 1868

Tykadla II. páru, anteny

Hmatovou funkci nese rovněž druhý pár tykadel (tykadla II. páru, antény II, příp. krátce – anteny, obr. 6.4.). Jejich bazální článek (protopodit) je jediný, vpředu je pohyblivě spojen s vnější větví, kterou tvoří protáhlá, vpředu ostrým trnem zakončená úzká trojúhelníková destička, skafocerit (tykadlová či antenální šupina, scaphocerit). U krevet je skafocerit obvykle mnohem více vyvinutý a tvoří vodorovné stabilizační plochy při útěku dozadu (spolu s rostrem představují podobné stabilizační plochy, jako je tomu u ocasní části letadla). Raci plavou méně často než krevety, jejich tělo je mnohem robustnější a těžší, proto skafocerity i rostrum úlohu stabilizace těla při útěku ztratily (útěk raka je spíše přímočarý, rak nemůže tak snadno změnit směr jako krevety). Vnitřní větev anteny II. představuje dlouhý, jemně článkovaný hmatový bičík raka, který značně převyšuje délku bičíků antenul (tykadel I. páru). S bazálním článkem je spojen krátkou stopkou a obvykle je pod skafoceritem ostře zalomen na vnější stranu těla. Antena II. nese pouze hmatovou funkci. Krátké zaostřené skafocerity leží pod očima po stranách přídě hlavohruď a spolu s rostrem je chrání před poškozením.

„Ústroje ústní jsou velmi složité a skládají se z několika částí. Před přístroji žvýkacími jest pár chapadel, nohám podobných, za těmito možno zpozorovati rozličné a podivné ústroje, mezi nimiž též rohovitě, silné a pohyblivé čelisti zuby opatřené.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

„Na spodní straně hrudíhlavy můžeme u raka říčního vždy velmi dobře pozorovati 6 párů ústních ústrojů, z nichž pouze první pár položený nejbližěji k ústům vykonává hlavní úkol kousání, kdežto ostatní bývají jen pomocny a kusadlovými nohy slovou.“
A. Frič, F. Nekut, Koryši Země České, 1868

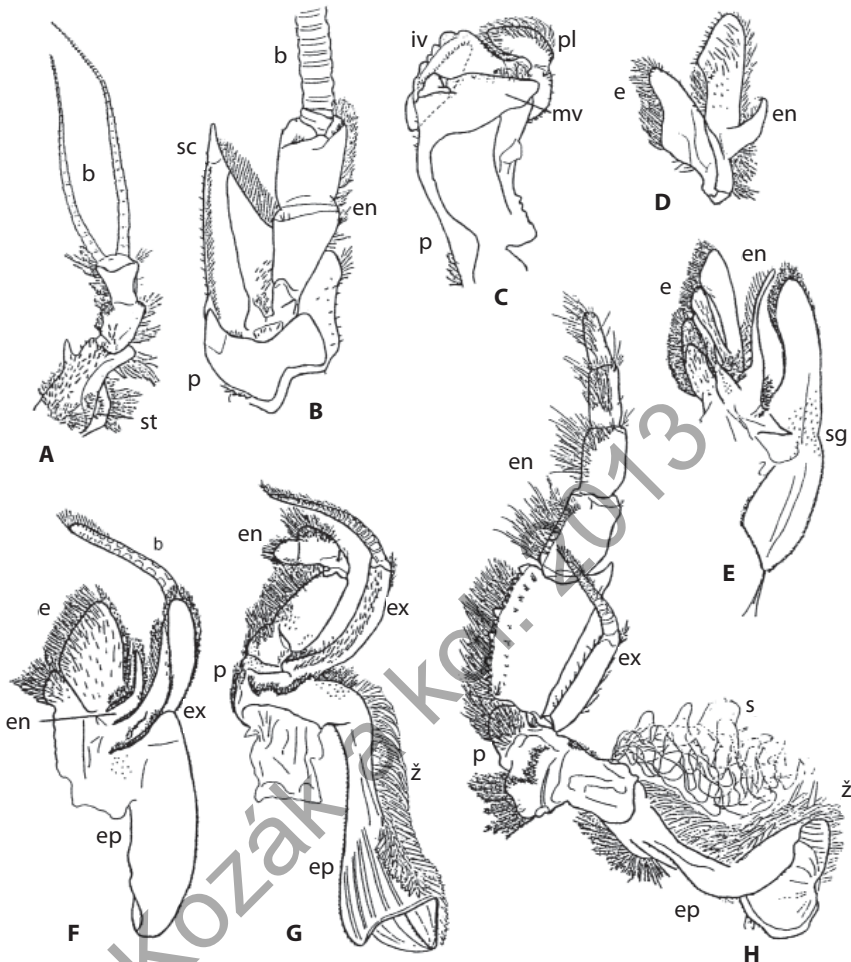
Kusadla a čelisti, mandibuly a maxily

Následující tři hlavové končetiny, jeden pár kusadel a dva páry čelistí, (obr. 6.4.) náleží do ústního aparátu raka a jejich úkolem je podávat a dělit části potravy před jejím pohlcením. Kusadla (mandibuly) jsou umístěny po stranách ústního otvoru hned za svrchním pyskem (labrum, měkká hráz vředu před ústy). Kusadla jsou enormně modifikovanými končetinami. Jsou krátká a robustní. Jejich tělo je v podstatě tvořeno bází původní dvouvětvé končetiny, srostlé z obou bazálních článků a enormně rozrostlé k vnitřní straně. Vnitřní okraj kusadla tvoří ostrý krájecí (incizorní) břit, členěný do několika okrouhlých masivních zubů. Po jeho straně je masivní žvýkací (molární) ploška. Úkolem obou proti sobě směřujících kusadel je drtit a stříhat podávanou potravu. Z původního endopoditu končetiny se na kusadle dochovalo tříčlánekové makadlo (palpus), které má hmatovou funkci a informuje raka o poloze a charakteru potravní částice bezprostředně zpracovávané kusadlem a stírá z něj drobné nečistoty. Za kusadly se na břišní straně mezi ústními končetinami rozkládá párovitý, lžícovitě srostlý spodní pysk (paragnáty), který stejně jako svrchní pysk obsahuje pokožkové žlázy zajišťující snadnější pohlcení potravy.

Dva páry čelistí jsou posledními hlavovými končetinami. Obě jsou spíše ploché, listovité, s hluboce členěnými vnitřními laloky (endity) hustě osázenými po vnitřních krajích štětinkami, kterými přidržují a podávají potravu kusadlům. Čelisti prvního páru (maxily I.) jsou krátké se dvěma endity a dopředu směřujícím palpem, který je pozůstatkem bývalého endopoditu (vnitřní větve) původní končetiny. Čelisti druhého páru (maxily II.) jsou širší, distální z obou enditů je hluboce rozdělený na dva úzké laloky, palpus je štíhlý a obrvený. Na rozdíl od prvních maxil jsou maxily II. opatřeny na vnější straně širokým veslovitým lalokem, skafognatitem, nápadně protaženým v předozadním směru. Skafognatit je důležitým vodohybným orgánem (viz podkapitola 6.2.2.). Hlavový článek, který nese druhý pár čelistí, je také článkem, jehož hřbetní krunýř se rozrůstá a překrývá spojitým celistvým krunýřem (tj. karapaxem) celou hlavu a hrud' raka.

Nohočelisti, maxilopody

Hrudní oddíl těla raků, jako u všech desetinožých koryšů, nese osm párů nohou. Z nich, jak bylo uvedeno v úvodu kapitoly, je dobře patrných pouze pět posledních, mohutně vyvinutých končetin. První tři páry jsou většinou nenápadné, zkrácené a pomáhají čelistem v manipulaci s potravou. Svým původem to jsou tedy hrudní končetiny, tj. „nohy“ (thorakopody), ale funkcí – čelisti „maxily“, nesou tedy souhrnný název „nohočelisti“ (maxilopody, obr. 6.4.). Jejich charakteristickým znakem je dochování původní dvouvětvenosti, která je patrná zejména v přítomnosti štíhlých vnějších exopoditů, které jako bičky kmitají po stranách ústního pole a odvádějí vydýchanou vodu spolu s primární močí vylučovanou maxilární žlázou (viz podkapitola 6.2.5.) dále od těla. Exopodity nohočelistí mají dlouhou a úzkou bazální část a distální článkovaný biček (flagellum).



Obr. 6.4. Tykadla a ústní končetiny raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (podle Holdicha, 2002; upraveno).

A – tykadlo 1. páru; **B** – tykadlo 2. páru; **C** – kusadlo; **D** – 1. čelist; **E** – 2. čelist; **F** – 1. nohočelist; **G** – 2. nohočelist; **H** – 3. nohočelist; **b** – bičík; **e** – endity (proximální a distální); **en** – endopodit; **ep** – epipodit; **ex** – exopodit; **iv** – incizorní výběžek; **mv** – molární výběžek; **p** – protopodit; **pl** – makadlo; **s** – setobranchie; **sc** – skafocerit; **sg** – skafognatit; **st** – statocysta; **ž** – žaberní výrůstky

Nohočelisti prvního páru (maxilopody I.) jsou tvarově nápadně podobné druhým čelistem. Jsou ploché, listovité, na vnitřním okraji hluboce rozežlané do dvou širokých enditů, a nesou dopředu směřující obrvený palpus. Na vnější straně je však přítomen zmíněný štíhlý obrvený exopodit, u jehož báze vyrůstá do žaberní komory plochý membranózní lalok, epipodit. Jeho tenká kutikula zřejmě umožňuje průstup plynu a je tedy dodatečnou částí žaberního aparátu.

Druhý pár nohočelistí je již zřetelně dvouvětvou končetinou s exopoditem a mohutnějším endopoditem. Vnitřní větev (tedy endopodit) je třemi posledními články ostře zalomena dovnitř a zpět k tělu a vnitřní okraj těchto článků je poset hustými štětinami. Druhá nohočelist je takto adaptována k jemnější, ale dostatečně pevné manipulaci s hrubou, nezřídka živou potravou (červi, larvy hmyzu, žáby, ryby aj.), kterou postupně podává vpředu umístěným ústním končetinám. Koxální článek (tělu nejbližší)

nohočelisti nese na vnější straně dlouhý a nápadně rozšířený membranózní epipodit exponovaný do žaberní komory raka. Epipodit je na přední straně hustě porostlý prstovité protaženými dýchacími výrůstky. Jde již o řádnou žábru, tzv. podobranchium.

Nejmohutnější a hrudním končetinám nejpodobnější je třetí pár nohočelistí (maxilopoda III.), který je dobře patrný před velkými klepety raka při jeho obrácení břišní stranou k pozorovateli. Třetí nohočelist přikrývá všechny předchozí nohočelisti a hlavové ústní končetiny. Druhý článek (basis, druhý od těla) nese vedle poměrně krátkého exopoditu masivní vnitřní větev (endopodit), která je řádně členěna na všech 5 článků od daktylu po ischium. Vnitřní a spodní plochy těchto článků jsou hrubě oštetinělé. Třetí nohočelisti přejímají od klepet prvních tří párů kráčivých nohou potravu a jako nejsilnější končetiny ústního aparátu zajišťují spolu s druhou nohočelistí její pevné uchopení po dobu zpracovávání kusadly a čelistmi. Koxální článek nese mnohem lépe vyvinutý epipodit s podobranchiální žábrou, mimoto je u jeho báze ještě svazek dlouhých žaberních nití (setobranchie), jejichž úkolem je čištění žaberních výrůstků při dýchacích pohybech skafognatitu v žaberní komoře raka (viz podkapitola 5.2.2.).

„U raka říčního odpovídá tedy ona část těla račího, která jest ústrojí kousacímu opatřena, hrudíhlavě, a nikoliv jak se obyčejně myslí pouzehlavě. Pochopivše tak nejzáhadnější část těla račího, totiž hrudíhlavu se všemi ústroji na ní se nalézajícími i s krunýřem, nebude nám vysvětlení ostatních částí působiti již žádných potíží.“

A. Frič, F. Nekut, Koryši Země České, 1868

Kráčivé nohy, pereopody

Pět párů velkých nohou na těle raka představují tzv. kráčivé končetiny (pereopody, obr. 6.5.a), které jsou vlastně po nohočelistech posledními pěti z osmi hrudních končetin (thorakopodů) a nasedají na 4. až 8. hrudní článek těla. Jako „kráčivé“ jsou označeny přesto, že první pár je opatřen velkými klepety. Ale i s jejich pomocí se rak při chůzi opírá o substrát, a tedy „kráčí“. Všechny pereopody jsou již jednovětvé, tj. zcela bez exopoditu, skládají se tedy celkem ze sedmi v úvodu uvedených článků báze a vnitřní větve původní dvouvětvé končetiny (zdržlivá dvouvětvevnost u klepet má jiné umístění a původ – viz níže). Na svém koxálním článku nesou epipodit s žábrou, mají ale 2–3 žábry jiného typu: 1–2 artrobranchie na svrchní straně membránového spojení koxy s tělem a jednu pleurobranchii na tělní stěně těsně nad končetinou. Všechny žábry jsou opět exponovány do žaberních komor raka, pouze pátý pár končetin nenese žádné žábry, protože by do žaberní komory nedosahovaly. Pereopody samců amerických raků čeledi *Cambaridae* a východoasijských raků rodu *Cambaroides* nesou na spodní straně ischiálních článků některých nohou velký zpětný hák, kterým se při páření se samicemi („břichem k břichu“) zaklesávají za báze jejich nohou a zajišťují přesnou polohu kopulačních nožek pro vpravení spermatoforu do semenné schránky samic. Zatímco raci většiny amerických rodů (*Barbicambarus*, *Cambarus*, *Faxonella*, *Hobbseus* a další) mají hák pouze na třetím páru pereopodů, samci raků rodu *Procambarus* nesou háky na třetím a čtvrtém páru, zatímco rod trpasličích raků *Cambarellus*, stejně jako východoasijské *Cambaroides*, mají háky na druhém a třetím páru nohou (Hobbs, 1974a).

Nejmohutnější jsou první pereopody (pereopody I, nazývané rovněž první chelipedy – z řeckého *chele* a latinského *chela* – dráp, zub, čelist, zde – klepeto), tj. první kráčivé končetiny. Nesou obvyklý počet žaber a článků. Klepeto je ale tvořeno nikoli exopoditem a endopoditem jako u dvouvětvé končetiny, ale posledním článkem (prst, daktylus), který se přiklápí k silnému trnu vybíhajícímu z druhého článku končetiny (propodus). Oba „prsty“ klepeta jsou u raků obvykle stejně dlouhé a silné, často opatřené drobnými i silnějšími tupými zuby na protilehlých stranách a ostrým, zahnutým koncovým trnem. Klepeto tedy tvoří široká masivní „dlaň“ (anglicky „palm“), ze které vybíhá tzv. pevný prst

(„fixed finger“, pollex) a k němuž se přimyká pohyblivý prst („movable finger“, daktylus). Mohutná svalovina potřebná pro silný stisk daktylu vůči pollexu je uložena v dlani klepeta. Ostatní články za klepetem (karpus až koxa) jsou kratší, celkově jsou ale robustnější než u následujících nohou, protože jejich svalovina musí umožňovat manipulaci se silnými klepety a rychlou reakci při soubojích či útocích a obraně raků. Převážná většina raků celého světa má první pár klepetonosných končetin poměrně mohutně vyvinutý. Výjimkou jsou zřejmě troglobiontní (podzemní) američtí raci rodu *Cambarus* a *Procambarus*, kde převažují formy se štíhlými klepety (Hobbs a kol., 1979). Extrémem je slepý rak *Troglocambarus macleani* z podzemních vod Floridy, jehož klepeta jsou štíhlá a dlouhá, zato třetí nohočelisti jsou neobvykle zesílené a opatřené hustými filtračními štětinami (Hobbs, 1974a,b). „Pavoučí“ stavba těla s dlouhými štíhlými končetinami je typická i pro některé podzemní kraby a krevety (Hobbs a kol., 1979). V základní pozici nosí většina druhů raků svá klepeta „naplocho“ před sebou s pohyblivým prstem na vnitřní straně, jak je tomu např. u raka říčního (Souty-Grosset a kol., 2006; Kozák a kol., 2009; Štambergová a kol., 2009). U raků specializovaných na hloubení nor jsou klepeta používána jako lopaty a raci je obvykle drží kolmo před sebou. Tak je tomu například u jihoamerických raků rodu *Parastacus*, kteří na rozdíl od volně žijících raků *Samastacus* nory budují (Riek, 1971).

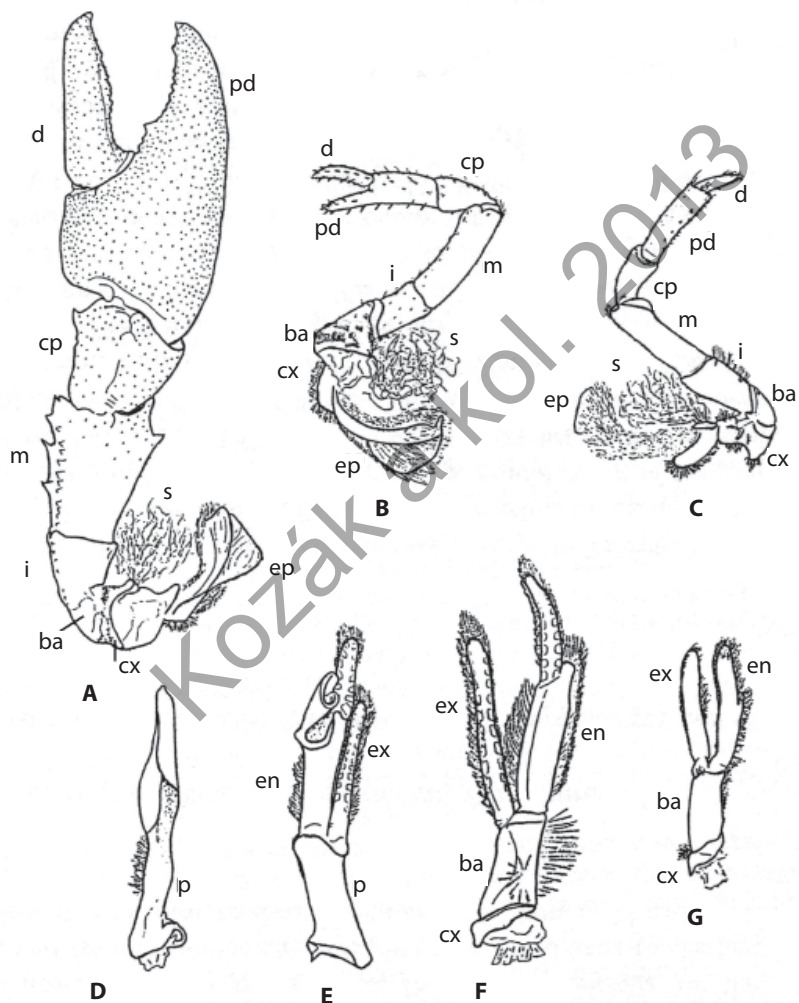
Dvě následující kráčivé nohy (pereopody II a III) jsou rovněž klepetonosné, ale téměř stejně štíhlé a slabé jako zadní páry končetin. Jejich klepeta jsou štíhlá, opatřená svazečky štětín a slouží vedle kráčení také ke sbírání drobné potravy a detritu a jejich podávání k ústním končetinám. Někdy také pomáhají udržovat zmlátající se živou nebo rozměrnou kořist a pomáhají rakovi při šplhání po strmých a převislých plochách a porostech rostlin. Třetí pereopody samice nesou na vnitřní straně svých koxálních článků (nejbližší tělu) pohlavní otvor; párem těchto otvorů jsou při ovulaci kladena vajíčka.

Poslední dva páry kráčivých končetin jsou zakončeny ostrými drápkami ke kráčení a přidržování se při šplhání. Poslední pár nese na vnitřní straně předposledního článku (propodus) hustší série štětín, kterými čistí povrch těla. Čištění zajišťuje ale i druhý a třetí pár štíhlých klepetonosných končetin. Koxální článek posledního páru kráčivých nohou samců nese na vnitřní straně samčí pohlavní otvor. Pátá kráčivá končetina je umístěna na posledním hrudním článku, který je jako jediný z hrudních článků částečně pohyblivě spojen s předchozími zcela srostlými články. Proto je báze této nohy poměrně značně vysunuta dozadu, což umožňuje větší pohyblivost.

Končetiny zadečkových článků, pleopody a uropody

Všech šest pravých zadečkových článků (tedy vyjma telsonu) nese po páru končetin. Prvních pět párů nese souborný název pleopody (obr. 6.5.a), plovací nožky, díky jejich homologii s plovacími krevetami. Plovací schopnost pomocí pleopodů mají ale i raná stádia račích mláďat. Odrostlejší raci již schopnost plavání ztrácejí v důsledku vyšší hmotnosti těla. Pleopody jsou slabé, spojené se zadečkovými články pouze membránou. Na jediný štíhlý bazální článek pleopodu navazují dvě jednoduché listovitě protáhlé a po krajích oštětinělé větve – exopodit a endopodit. Pohyb pleopodů pomáhá rakovi během pobytu v norce nebo v klidu na dně přivádět k žaberním komorám čerstvou vodu. Samice na pleopody lepí hrozný vajíček a jejich pohyby vajíčka a později raná stádia mláďat opatřuje okysličenou vodou. U samců jsou první dva páry pleopodů mohutněji vyvinuty a modifikovány do tzv. kopulačních nožek (gonopody I. a II.) (obr. 6.5.b). Distální část gonopodu I. je trubicovitě svinutá na koncích, a často i po délce otevřená, a do jeho žlábků se vsouvá část gonopodu II. Při páření raků samec vpravuje do dutiny prvního páru kopulačních nožek spermatofory a druhým párem je pak vytlačuje a přilepuje na určené místo na těle samice. Tvar samčích gonopodů je důležitým identifikačním znakem. Zejména rozlišení mnoha amerických raků se bez znaků na gonopodech neobejde a přesná identifikace samic je morfologickými metodami ztížená či téměř nemožná. Tvar gonopodů amerických raků je proti evropským rakům

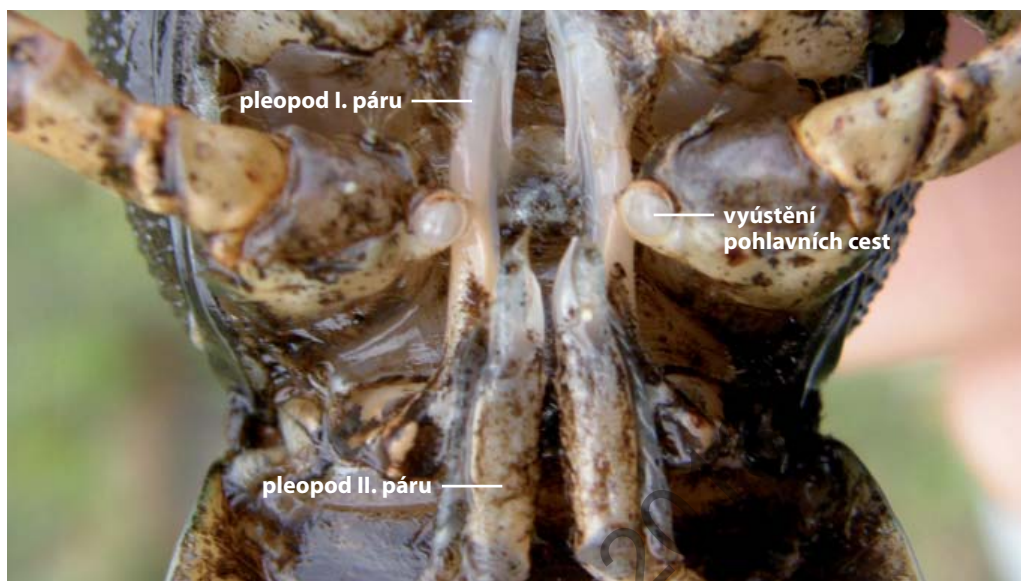
mnohem složitější. Například u raků rodu *Cambarus* jsou gonopody hákovitě zahnuté (Hobbs, 1974b; Taylor a Schuster, 2004) a k tomu ještě podléhají cyklickým změnám tvaru u pohlavně aktivních samců a v meziobdobí v pohlavně neaktivní fázi. Tvarová modifikace se u těchto fází týká i velikosti klepet vůči tělu a rychlosti růstu (viz podkapitola 7.4.). Samci východoasijských raků *Cambaroides*, tradičně řazených k americkým Cambaridae, cyklické změny ve svém vývoji nepodstupují (Scholtz, 2002). Raci jižní polokoule (čeleď Parastacidae) mají první pár gonopodů naopak zcela redukovaný. Silně, až na malé nitkovité výrůstky, je redukován i první pár zadečkových nožek u račích samic většiny druhů, u samic některých druhů zmizely zcela.



Obr. 6.5.a. Hrudní a zadečkové končetiny raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (podle Holdicha, 2002; upraveno)

A – 1. klepetonosná končetina; **B** – 2. klepetonosná končetina; **C** – 4. kráčivá končetina; **D** – samčí pleopod 1. páru; **E** – samčí pleopod 2. páru; **F** – samčí pleopod 3. páru; **G** – samčí pleopod 3. páru; **ba** – basis; **cp** – karpus; **cx** – koxa; **d** – daktylus;

ep – epipodit; **i** – ischium; **m** – merus; **s** – setobranchie



6.5.b. Kopulační nožky samce raka říčního (*Astacus astacus*) (I. a II. pár pleopodů) a vyústění pohlavních cest (foto P. Kozák).

Šestý, poslední článek zadečku nese značně odlišné nožky – uropody. Na krátký, ale masivní, dozadu směřující základní článek nasedají dvě větve širokých veslovitých destiček – exopodit a endopodit. Zatímco endopodit je široce oválný a celistvý, exopodit je v distální části rozdělen příčným švem (diaeresis) na dvě pohyblivě spojené části. Uropody leží po stranách ocasní ploutvičky (telsonu). Všechny čtyři široké větve uropodů pak s telsonem tvoří mohutný veslovitý orgán, který při útěkové reakci raka a prudkém mrsknutí zadečkem dolů pod tělo a dopředu prudce zabere do vody, a tělo raka je reakcí vody bleskurychle odmrštěno dozadu (jde o reaktivní pohyb). Několikrát opakovaným máchnutím ocasním vějířem se rak rychle dostane daleko od protivníka a vyhledá úkryt.

„Na svrchní straně přední části hrudihlavy, která poněkud z krunýře vyčnívá a nosem chráněna jest, spatřujeme násadkovité oči, nalézající se po stranách nosu v úhlu tvořeném nosem a štítem.“

A. Frič, F. Nekut, Korýši Země České, 1868

Z uvedeného vyplývá, že rak nese na svém těle 19 párů končetin, tedy celkem 38 končetin, z nichž na hlavu připadá 5 párů (2 páry tykadel, kusadla a 2 páry čelisti), hrud' nese 8 párů nohou, z nichž první tři představují nohočelisti a ostatní, tj., 5 párů pereopodů, vykonávají hlavní pohybovou funkci (kráčení a manipulace klepety), a zadeček je opatřen 6 páry končetin – 5 párů pleopodů a jedním párem uropodů. Otázkou zůstává evoluční původ očí. Oči raků jsou stopkaté, pohyblivé a mohou připomínat redukovanou končetinu. Většina autorů sice považuje oči za orgány zcela nezávislého původu a inervované mocným svazkem axonů přímo z mozku, jiní se ale končetinového původu stopkatých očí u korýšů nevzdávají. Skutečnost, že některým krevetám po amputaci nebo ztrátě oka regeneruje místo něj útvar podobný spíše antenule, je přinejmenším pozoruhodná. Pokud by se ale potvrdilo, že oči jsou modifikovanými končetinami, pak by tělo raků bylo tvořeno souborem nikoliv 19, ale 20 pravých tělních článků a neslo by 20 párů končetin (tj. včetně očí).

6.1.3. Endoskelet

Vnitřní stěna břišní strany celé hlavohrudí až po ústní části hlavy zahrnuje komplikované uspořádání pevných struktur, které jsou známy jako endofragmální systém a které vykonávají funkci vnitřní kostry (endoskelet), jež umožňuje připojení svalů a končetin a slouží i k ochraně důležitých vnitřních orgánů. Zároveň však spojuje tělní články do pevného celku. Ve skutečnosti jsou ony zvláštní sloupky a přepážky, ze kterých se endofragmální soustava skládá, pouze hluboko vchlípenými záhyby kutikulární pokožky a jako takové podléhají spolu s dalšími kutikulárními strukturami svlékání v procesu ekdyze. Stěny apodem jsou stejně chitinózní a mineralizované solemi jako vnější krunýř. Obecně je konstrukce endofragmální kostry následující: mezi každými dvěma články jsou vchlípeny čtyři kutikulární váčky (apodemy). Jelikož každá apodema představuje záhyb pokožky, přední stěna každé patří k přednímu článku a zadní stěna k článku zadnímu. Všechny čtyři apodemy leží ve ventrální polovině článku a tvoří jednu příčnou řadu. Dva prostřední váčky jsou označovány jako endosternity a oba vnější jako endopleurity. Endoskelet také poskytuje pevnou oporu pro kloubní spojení končetin s hlavohrudí (Huxley, 1880).

6.2. ANATOMIE RAKŮ

„Již z toho poznáváme zvláštní jejich povahu; nejsou tedy veselí hoši, nýbrž spíše flegmatikové, a když je z pohodlí jejich vytrhneme, kypí zlostí, čemuž se ostatně diviti nemusíme, poněvadž jako mnohý zlobivý člověk trpí na velická játra.“
J. Sax, Živa, 1853

6.2.1. Svalová soustava

Svaly v těle raků jsou žíhaného (příčně pruhovaného) typu, a to jak u kosterních (vnější skelet) svalů, tak i útrobních a srdečních svalů (Fomičev, 1986). V řadě aspektů, ale ne ve všech, je svalovina raků bližší svalovině obratlovců (Vogt, 2002). Kosterní svaly přimykají na jedné straně k vnitřnímu povrchu krunýře pokrývajícemu tělo, k vnitrotělním skeletním strukturám nebo ke šlachám vybíhajícím z pohyblivých částí krunýře. Pohyb končetin a zadečku je obvykle zajišťován svaly dvojího typu – flexory a extensory, které se navzájem střídají. Kontrakcí flexoru se dva sousední články končetiny nebo zadečku k sobě navzájem ohýbají, úkolem extensoru je tyto články naopak napřímít. Během smršťování jednoho z těchto svalů je druhý uvolněn a prodlužuje se díky činnosti prvního (Fomičev, 1986; Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002).

Končetiny raků jsou složeny ze série chitinózních trubic, spojených na otevřených koncích pružnou membránou, která umožňuje distálnímu článku krouživý pohyb kolem výchozí společné osy obou článků, vymezující kuželovitý prostor. Takový typ spojení je typický spíše pro prstence v bičících tykadel, rak však ovládá spíše jen bazální část těchto bičíků, zatímco distální část s pružně spojenými články pasivně sleduje pohyb báze. U ústních a zejména kráčivých končetin jsou sousední články vedle membrány spojeny i kloubem, který omezuje jejich vzájemný pohyb pouze v jedné rovině. Následující klouby jsou obvykle pohyblivé v jiné rovině, takže koncový článek může v součinnosti všech článků vykonávat i poměrně složitou činnost. Každý článek má svůj flexor a extensor, jež jsou na jedné straně přirostlé k vnitřní ploše svého článku a na druhé straně připojené k šlachám spojeným s protilehlými výčnělky kloubu sousedního článku. Výčnělky tvoří jakoby společnou páku uloženou na výkyvném kloubu mezi oběma články. Z fyzikálního hlediska pak pohyb končetin raků vychází ze základního pákového principu. Díky žíhané svalovině, která je velmi výkonná ve srovnání se svalovinou hladkou u většiny bezobratlých (tedy

mimo členovce, ke kterým raky řadíme), a účinné nervové soustavě mohou raci vykonávat poměrně přesné a složité pohyby a uplatnit relativně značnou sílu opírající se o pákové poměry u odpovídajících pevných částí krunýře (Zarenkov, 1982; Fomičev, 1986).

Svaly některých částí račích těla mohou být díky jejich specializaci označovány i zvláštními termíny. První dva články končetiny u těla raka (koxální a bazální, resp. koxa a basis), odpovědné za komplikovanější pohyb v kuželovém prostoru, jsou spíše krátké a prstencovité a disponují souborem svalů označovaných jako depresor (stlačovač) a levator (zdvíhač) a dalších označovaných jako remotor a promotor (Vogt, 2002). Soubor svalů kráčivých končetin je v zásadě u všech stejný, pouze první pár pereopodů nesoucí mocná klepeta disponuje dodatečnými flexory (Fomičev, 1986).

„Což to není charakteristické, když nám chycený rak nechá své klepeto v ruce a uklouzne, mezi tím co myslíme, že jej pevně držíme; není-liž to znamení charakteru, důstojné Mucia Scaevoly?“

J. Sax, Živa, 1853

Mimo obvyklých svalů je u kráčivých končetin hrudi uložen mocný sval typu flexoru, jehož úkolem je provedení autotomie, tj. samovolného oddělení končetiny raka při napadení predátorem (Zarenkov, 1982). Tento sval vychází ze široké plochy vnitřního povrchu sternu (břišní část krunýře) a upíná se k horní části prstencovitého druhého článku (basis). Ten je zvláštním švem srostlý s třetím článkem (ischium). V případě prudké kontrakce uvedeného svalu se celá končetina prudce ohne až „na doraz“ nahoru k tělu, ischium se opře o krunýř a basis je dalším tahem svalu odtržen od ischia. Nutno dodat, že v dutině ischio-bazálního kloubu je membrána s nevelkým otvorem, který umožňuje proudění hemolymfy (krvomízy) z těla do končetiny a zpět, ale v případě oddělení nohy se otvor rychle uzavře a membrána zabrání úniku hemolymfy z těla. Poté dojde k postupné regeneraci končetiny (Zarenkov, 1982; Fomičev, 1986).

„Mimo to nalézají se ale v těle račím ještě jiné pevné části, z nichž jsou největší ty, které zajisté mnohému milovníku raků mezi zuby zůstaly, když se zevrubně rozbořem klepet obíral. Na pohyblivém článku velikých klepet visí totiž dva pevné, tenké a skoro průhledné lístky... Lísty tyto sahají do většího článku klepeta a slouží k připevnění svalů, jimiž se menší článek pohybuje.“

J. Sax, Živa, 1853

Svaly klepet jsou rovněž typu flexoru a extensoru. Flexor (označovaný obvykle jako adduktor) je mnohonásobně silnější a zaujímá takřka veškerý vnitřní prostor dlaně klepeta, protože jeho úkolem je zajistit silové funkce klepet (držení, střihání, drcení apod.). K rozevření klepeta stačí pouze velmi malá síla, proto je extensor slabý a málo objemný (Schäfer, 1954). Evoluce raky, a zejména jejich velké mořské příbuzné – humry a kraby, nepřipravila na jednoduchý trik člověka, který tyto koryše loví a živé uchovává pro trh a konzumaci – stačí slabá gumička navlečená na prsty klepet a ani mohutní humři již nemohou klepeta k obraně efektivně použít (Zarenkov, 1982).

Hlavní soubor svalů hlavohrudi zahrnuje vedle uvedených skupin náležících ke končetinám a svalům upnutým k zadečku a ovládajících jeho pozici ještě svaly žaludečních zubů, které odbíhají od odpovídajících plošek vnější stěny žaludku k vnitřnímu povrchu hlavohrudního krunýře (karapaxu) (Fomičev, 1986; Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002).

Převážná část svalové hmoty je u raků uložena v zadečku. Je to dáno zejména potřebou zajistit útěkovou reakci raka – rychlý pohyb plaváním dozadu. Jde o reaktivní princip pohybu, kdy prudkým stažením zadečku pod tělo je rozevřeným, veslovitým ocasním vějířem vržena kupředu pod tělem raka porce

vody, na což tělo reaguje odskočením směrem dozadu. K tomu rak potřebuje, vedle páru obřích nervových axonů, které bleskově vedou příkaz z mozkových ganglií na opačný konec těla, také výkonnou, mocnou žíhanou svalovinu, jež je právě uložena v zadečku. Jedná se o komplex svalů, mezi nimiž můžeme vyčlenit i extensory uložené hřbetně a spojující štítky krunýře vždy dvou sousedních článků zadečku, ale zejména sérii mohutných flexorů schopných prudkého stažení či ohnutí zadečku pod tělo. Flexory jsou složitější, spojují sternu (břišní štítky krunýře) sousedních článků ne přímo, ale obloukem přes smyčku příčného svalu mezi klouby zadečku v každém článku, což umožňuje uskutečnit velmi prudký pohyb zadečkem dolů a dopředu pod tělo a vrhnout celé tělo ve vodě směrem dozadu (Fomičev, 1986; Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002). Rychlá série takových mrsknutí zadečkem pak představuje efektivní útekovou reakci. Rak tedy dozadu nikoli chodí, ale plave, prchá.

6.2.2. Dýchací soustava

„Při výkladu hrudihlavy zmínili jsme se o záhybu, který se pod krunýřem vytváří a zahnutou stěnou žaberní. V záhybu tomto nalezají se žabra.“
J. Sax, Živa, 1853

Tělo raků je kryté mnohdy velmi silným a mineralizovaným krunýřem, který téměř znemožňuje prostup látek do těla a zpět. Přímá difúze kyslíku a výměna plynů i přes měkké membrány kloubů a spodiny zadečku je naprosto nedostačující. Dýchacími orgány raků jsou žabry, jejichž epitel je pokrytý natolik tenkou a jemnou kutikulou, že nebrání efektivnímu prostupu plynů (Zarenkov, 1982). Povrch žaber je 300krát účinnější co do prostupu plynů než tělní krunýř (Vogt, 2002).

Žabry jsou uloženy v žaberních komorách na boku hlavohrudi raka (obr. 6.6.). Komory tvoří pár postranních záhybů krunýře (karapaxu), které na hřbetě poněkud odstupují od středové linie a jsou dobře viditelné jako dvě souběžné, tzv. žaberní (brachiální) brázdy v zadní části karapaxu. Kožní řasa krunýře dosahuje po stranách až k bázi hrudních kráčivých končetin a vpředu až k ústnímu poli. Spodní okraj je opatřen hustými štětinami, které brání vniknutí mechanických částic do žaberní komory (Zarenkov, 1982).

Žabry raků jsou členěny do více typů podle jejich umístění. Na epipoditech, tj. plochých membránových výrůstcích koxálních článků nohou (jednoduché váčkovité epipodity např. u krevet jsou samy o sobě dýchacími přívěsky nohou) jsou tzv. podobranchie, na měkké membráně mezi bází nohy a tělem mohou být až dvě artrobranchie a přímo na tělní stěně nad končetinami jsou tzv. pleurobranchie (Holdich a Reeve, 1988; Holdich, 2002; Vogt, 2002). Nejvyšší možný počet žaber na jedné straně hrudního článku představují např. u raka říčního 4 žabry – 1 podobranchie, 2 artrobranchie a 1 pleurobranchie. Jejich počet může být ale odlišný na různých článcích, takže celkový počet plně funkčních žaber v jedné žaberní komoře je u raka říčního 18 (6 : 11 : 1) plus 4 rudimentální (0 : 1 : 3) (tab. 6.1.). U amerických raků čeledi Cambaridae je obvykle 17 funkčních žaber, u raků jižní polokoule najdeme od 12 do 21 žaber v jedné žaberní dutině (Vogt, 2002).

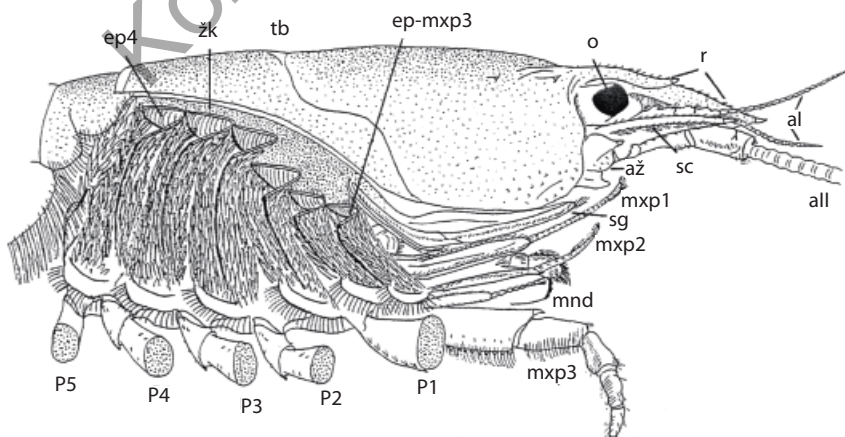
Tab. 6.1. Uspořádání a počet žaber na hrudních končetinách jedné strany těla u raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*).

Zkratky: red – redukované žábry, ep – epipodit (podle Holdicha a Reeveho, 1988; upraveno).

Žábry	Nohočelisti			Kráčivé hrudní končetiny (pereopody)					Celkem
	1.	2.	3.	1.	2.	3.	4.	5.	
Epipodit	0	ep	ep	ep	ep	ep	ep	0	7 ep
Podobranchium	0	1	1	1	1	1	1	0	6
1. artrobranchium	0	1	1	1	1	1	1	0	6
2. artrobranchium	0	0	1	1	1	1	1	0	5
Pleurobranchium	0	0	0	0	red	red	red	1	1 + 3 red
Celkem	0	2+ep	3+ep	3+ep	3+red+ep	3+red+ep	3+ep	1	18+
									3 red, 7 ep

Po stránce anatomické jsou žábry raků rozvětvené, prstovité, tzv. trichobranchiatního typu. Ze společného kmene žaber vystupuje cca 300 dílčích žaberních vláken (filamentů). Pleurobranchie a artrobranchie všech raků a podobranchie raků čeledi Parastacidae z jižní polokoule odpovídají uvedenému tvaru. Podobranchie raků severní polokoule jsou složitější. Výše uvedený epipodit je u nich protáhlý, plochý a distálně rozšířený a žaberní filameny pokrývají jeho vnější plochu (Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002).

K žabernímu komplexu jsou řazeny i takzvané setobranchie (obr. 6.4., 6.5.a), dlouhé vlasovité výrůstky vycházející z papil na třetí nohočelisti a prvních čtyřech kráčivých končetinách (pereopodách). Ty spolu se štětiniami pokrývajících vnitřní povrch záhybu krunýře slouží k čištění žaber. Při pohybech končetin pronikají mezi žábry a žaberní filameny a uvolňují drobné nečistoty ulpěvší na jejich povrchu (Vogt, 2002). Významnou součástí žaberní dutiny je široký veslovitý výrůstek na vnější straně druhé čelisti, tzv. skafognatit (obr. 6.4.), jehož kmitáním je voda vyčerpaná z žaberní dutiny poháněna směrem kupředu a vypuzována po stranách ústního pole mimo tělo raka. V důsledku toho je do žaberních komor nasávána čerstvá okysličená voda šterbinou mezi bázemi nohou a obrveným spodním okrajem krunýře (Zarenkov, 1982; Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002).

**Obr. 6.6.** Žaberní komora u raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (podle Holdicha, 2002; upraveno).

al – tykadlo 1. páru; all – tykadlo 2. páru; až – otvor tykadlové (antenální) žlázy; ep4 – epipodit 4. kráčivé končetiny;

ep-mxp3 – epipodit 3. nohočelisti; mnd – kusadlo; mxp1–3 – 1. až 3. nohočelisti; mxp3 – endopodit 3. nohočelisti;

P1–5 – kráčivé končetiny; o – oko; r – rostrum; sc – skafocerit; sg – skafognatit; tb – tylní brázda; žk – žaberní komora

Fyziologická funkce žaber raků se opírá jak o morfologii jejich dutiny, kde jsou oddělené lakuny vzestupných a sestupných proudů vyčerpané nebo okysličené hemolymfy (viz podkapitola 6.2.3.), tak o přítomnost specifických buněk epitelu zodpovědných za výměnu plynů a iontů, ale i o přítomnost tzv. nefrocytů, tj. vakuolizovaných buněk schopných hyperfiltrace odpadních produktů, patogenů a virů z hemolymfy do vody nebo zajišťujících jejich bezpečné uložení ve vakuolách. Významná je i síla kutikuly, která má na filamentech tloušťku od 15 do 1 mikrometru v závislosti na tom, zda jde o filameny respirační nebo ionto-transportní (Vogt, 2002). Na stěnách lakun vzestupných proudů hemolymfy jsou v žábřích raků umístěny kyslíkové receptory. Jejich podněty vedou v důsledku k zesílení či oslabení kmitů skafognatitu a regulaci proudu vody v žaberní dutině. Žábry jsou inervovány z ganglií hřbetních článků (Fomičev, 1986).

Respirační a iontově transportní procesy probíhají ve všech žábřích, ale obvykle v různých, funkčně oddělených filamentech. U raka červeného *Procambarus clarkii* bylo zjištěno, že filameny středového pásu většiny žaber odpovídají iontové funkci, zatímco vnější filameny po obou stranách žaber dýchací funkci. Některé rudimentální artrobranchie u raka říčního jsou orgány produkce slizu, který chrání a pomáhá čištění žaber (Vogt, 2002). Další funkcí žaber je vylučování oxidu uhličitého a amoniaku z hemolymfy. Iontová výměna mezi vodou a hemolymfou, zajišťovaná ve značné míře prostřednictvím tkání žaber, je významná zejména během svlékání raků. Velký díl iontů sodíku a chlóru je nevratně ztracen a musí být nahrazen aktivním příjmem prostřednictvím žaber. Acido-bazické procesy v důsledku fyzické aktivity a jiných faktorů jsou rovněž kompenzovány žaberní výměnou iontů sodíku, chlóru, vodíku nebo hydrouhličitany iontů (Vogt, 2002).

6.2.3. Cévní soustava

„Krev kyslíkem obnovená, která z průchodu žaberních otvorem nejhořejšího článku nohy opět do těla se vede, přichází nejdříve do soustavy dutin, ležících mezi mřížovou kostrou v hrudi, ale neobmezených žádnou zvláštní blánou. Od tohoto všeobecného shromáždění vylévá se krev do všech mezer vnitřností, zvláště se ale nahromaduje v blízkosti srdce.“
J. Sax, Živa, 1853

Oběhová soustava raka je otevřená. To znamená, že ji netvoří pouze uzavřená soustava větších a jemnějších cév, ale jejich tepny vedou hemolymfu od srdce přímo do rozsáhlejších tělních lakun a do otevřené tělní dutiny mezi vnitřními orgány. Neexistují žíly, které by vedly vyčerpanou cévní tekutinu zpět do srdce (Vogt, 2002).

„Srdce leží pod onou biskvitovitou částí hřbetního štítu, o němž jsme se již dříve zmínili. Jest to tlustokožnatý vak, který vpředu a vzadu žíly vysílá, po stranách ale zvláštní rozpary má.“
J. Sax, Živa, 1853

Srdce raků tvoří nevelká šesticípá komora umístěná pod zadní částí krunýře na hřbetní straně hlavohrudi. Srdce je uloženo v dutině osrdečníku a ovládáno dorsálním srdečním gangliem, jež funguje jako stimulátor. Jeho kontrakce jsou přímo řízeny dvěma akceleračními nervy (Fomičev, 1986). Neurosekreční struktury osrdečnickových orgánů mohou vylučovat látky, které zvyšují srdeční aktivitu (Holdich a Reeve, 1988).

Hemolymfa postupuje do srdce při diastole párovými otvory (ostii) umístěnými na straně hřbetní, břišní a bočních stranách. Systolickým stahem srdce je pak vypuzována do tepen a jimi dále transporto-

vána do lakun a vaků v různých částech těla. Vnitřní chlopně ostií, tepen a lakun zabraňují zpětnému nasání hemolymfy. Část hemolymfy postupuje do rozsáhlé sternální dutiny na spodině hlavohrudí, odkud je vzestupnými kanály vedena do žaber, kde probíhá výměna plynů. Z žaber pak proudí do branchio-kardiálních vaků, jejichž svrchní stěny přimykají k osrdečníku a srdeční diastoly pak hemolymfu nasají ostiemi opět do srdce. Na okysličení hemolymfy v žábřácích se podílí i velká vnější chlopie druhého ústního čelisti (skafoognatit), jejíž kmitavý pohyb v žaberní dutině na boku těla vede okysličenou vodu kolem žaber a vypuzuje ji po stranách ústního otvoru raka mimo tělo. Citlivé receptory na žábřácích raků indikují hypoxii v žaberní dutině a jejich varovný signál zprostředkuje zvýšení aktivity skafoognatitu (Vogt, 2002).

Hemolymfa (krvomíza) zaujímá přibližně 27 % objemu těla raka (Andrews, 1967) a skládá se z krvinek (hemocytů) a mízy (plazmy). Krvinky jsou tří typů – hyalinných buněk, semi-granulocytů a granulocytů. U raka červeného jsou nejpočetnější a rozměrově nejmenší hyalinné buňky. Typické pro ně je hyalinná (sklovitá) cytoplazma s jemnými granulemi rozeznatelnými jen s použitím elektronového mikroskopu. Jejich úkolem je zajištění srážlivosti hemolymfy. Granulocyty a semi-granulocyty jsou větší, liší se od sebe souborem granul různého tvaru (Lanz a kol., 1993) a jejich funkcí je imunní odpověď a formování melanizovaných kapsul kolem individuálních patogenů nebo infikovaných okrsků tkání. Plazma obsahuje hlavně vodu, ionty a bílkoviny, jejichž obsah silně kolísá v závislosti na fyziologickém stavu těla raků, zejména při svlékání, rozmnožování, v různých ročních obdobích apod. Nejvyšší rozkolísanost vykazují cukry a lipidy, jejichž obsahy reagují hlavně na stav nasycení raka potravou a její složení.

Nejdůležitějším proteinem hemolymfy raků je hemocyanin odpovědný za vázání kyslíku. V hemolymfě raka pruhovaného náleží až 93 % všech bílkovin k měď-obsahujícím proteinům, z nichž největší množství představuje právě hemocyanin (Andrews, 1967). Tento protein patří k nejsložitějším molekulám v živočišné říši. Modravé zbarvení račí hemolymfy je důsledkem vazby kyslíku na měď v molekulárním komplexu hemocyaninu.

„Pro račí krev posílají hlupáčky do lékárny dne 1. dubna (april).“

A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

6.2.4. Trávicí soustava

„Pozorujíce vnitřní stavbu těla račího, spatříme hned za hlavou, částečně hned v hlavě samé krátkou rourku zažívací a žaludek, v kterém pomocí zvláštních zubů žaludečních pokračuje žvýkání horními čelistmi počaté.“

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

„...otvor jícní jest mnohem jednodušší nežli u obratlovců; chybí mu totiž jazyk s vedlejšími ústroji, tak že o patru nebo pyskách řeči býti nemůže. Kožnatá část před otvorem ústním nazývá se sice pyskem, ale více pro dobu, nežli pro skutečnou podobnost.“

J. Sax, Živa, 1853

Hlavní částí trávicí soustavy raků je trávicí trubice, jejíž stěnu tvoří především vnitřní vrstva podélných svalů a vnější vrstva svalů okružních. Jejich součinností je při náležité inervaci zajištěn peristaltický posun potravy touto trubicí. Trávicí soustava (obr. 6.7.) začíná ústy, která leží na spodině přední části hlavohrudí mezi ústními končetinami hlavy, a je dále členěna do následujících oddílů: (1) jícnem, (2) přední žvýkací žaludek, (3) slinivko-jaterní žláza (hepatopankreas), (4) zadní pylorický žaludek, (5) krátké střevo a (6) dlouhý konečník, prostupující celým zadečkem až ke konci telsonu, kde trávicí trubice ústí ven řitním otvorem (anus) (Huxley, 1880; Zarenkov, 1982; Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002).

Jícen se žvýkacím a pylorickým oddílem žaludku na přední straně a konečník na opačné straně jsou ektodermálního původu. Jako takové jsou vystlány kutikulou, kterou rak musí během svlékání krunýře odloučit zároveň s ním, tj. i z většiny délky své trávicí trubice. Pouze část odpovídající endodermálnímu pylorickému žaludku se střevem a mezodermálnímu hepatopankreatu se nesvlékají. Krátké střevo je také jedinou částí trávicí trubice, kde dochází ke vstřebávání natrávené potravy (Zarenkov, 1982). Takzvané „střívko“, které je gurmány vytrhováno spolu s ukrouceným telsonem ze zadečku raka, je však až oním dlouhým kutikulárním konečníkem. Kdysi se v zájmu údajně rychlejšího usmrcení i u živých raků praktikovalo toto „vytrhávání střívka“ před jejich vařením. Tento akt připravil rakům zcela nepochybně další a naprosto zbytečné utrpení před jinak rychlým usmrcením varem.

„Poněvadž totiž ústa nejsou ozbrojena zuby nebo jinými ústroji, jimiž se potrava zmenšuje, musí se toto zmenšování žaludkem vykonávati... Nejpamatnější jest ale kousavý ústroj, který do vnitřku žaludku sahá.“
J. Sax, Živa, 1853

Stěna ústní dutiny je zbrázděna hlubokými záhyby s krátkými trny, jícen je hustě porostlý štětini. Žvýkací oddíl žaludku je opatřen souborem kutikulárních listů, z nichž ty delší tvoří hřebeny hrubých zubů sloužících k rozemílání potravy. Žaludeční zuby jsou upnuty silnými svaly vycházejícími z vnějšího povrchu žaludku k vnitřní stěně hlavohrudního krunýře. Rozemletá potrava je promísena ještě v předním oddílu žaludku s trávicími enzymy ze slinivkojaterní žlázy a postupuje do pylorického oddílu žaludku. Tento oddíl je svou vnitřní stavbou neobyčejně složitý. Kutikula jeho stěn vybíhá v několik dlouhých párových a nepárových chlopní opatřených kutikulárními štětini. Tyto chlopně se při dalším posunu hrubě rozemleté potravy vychlípují vzadu do krátkého střeva a chrání jeho jemné stěny před mechanickým poškozením. A zatímco jsou hrubé částice potravy chlopněmi stlačeny a posunuty dále do kutikulou již opět chráněného předního oddílu, jemná natrávenina proniká filtrem k povrchu pylorického žaludku, kde je jeho brázdami a chlopněmi směřována k otvorům hepatopankreatu (Vogt, 2002).

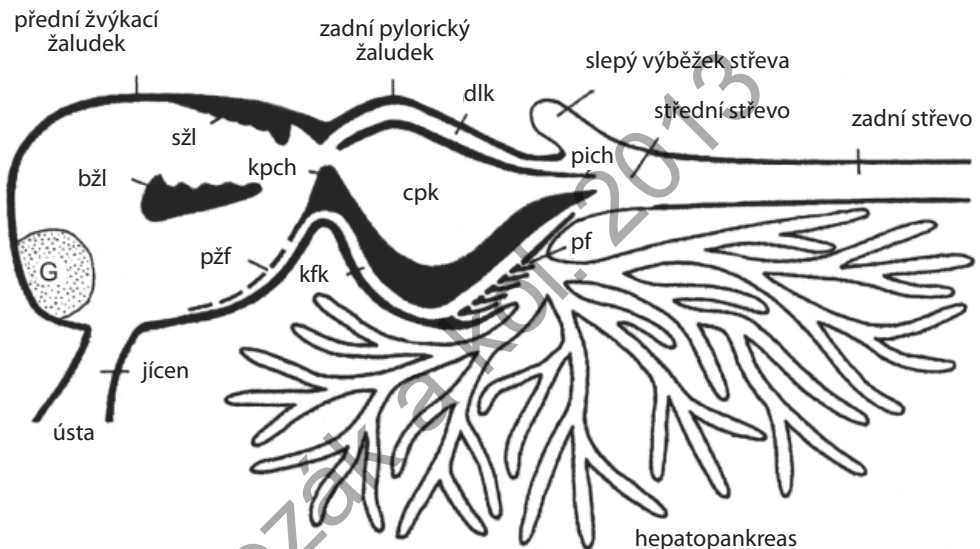
„Čím žravější zvíře, tím větší musí být játra.“
J. Sax, Živa, 1853

Hepatopankreas (slinivkojaterní žláza) je velký víceúčelový orgán uvnitř hlavohruď raka, řada jeho funkcí je neurohumorálně řízena. Mezi hlavní funkce patří tvorba a sekrece trávicích enzymů, metabolismus sacharidů, produkce emulgátorů, zajištění zásob vápníku a depozice některých těžkých kovů. Povrch tohoto trojlaločnatého útvaru je v přímém kontaktu s vnitřní tělní tekutinou – hemolymfou, uvnitř představuje soustavu kanálů a slepě uzavřených trubic, jejichž stěny jsou prostoupeny svalovými vlákny a jemné koordinované kontrakce pak zajišťují transport enzymů do žaludku a potravních částic zpět do hepatopankreatu (Holdich a Reeve, 1988; Vogt, 2002). Většina natrávené potravy je absorbována buňkami tohoto orgánu a např. jen 5 % potravy je u raka pruhovaného *O. limosus* vstřebáno buňkami střeva (Vogt, 2002).

„Zadní část žaludku... přechází pak do střeva, které bez všech zakroucenin zrovna do zadu se táhne, pod srdcem vzadu do ocasu vstoupí, a běžíc v rýze podotknutého svalového vrkoče v posledním kroužku dole se otvírá v štěrbinkovitou řiť.“

J. Sax, Živa, 1853

Neobyčejně dlouhý konečník, jak bylo uvedeno výše, probíhá celou délkou zadečku raka. Jeho kutikulární výstelka tvoří šest podélných řas se sériemi drobných trnů zabraňujících zpětnému posunu potravy. Pohyb obsahu konečníku je opět zajišťován peristaltikou kontrolovanou rozsáhlým nervovým plexem. Řitní otvor je bez svěrače, obsah konečníku je tedy vytlačován volně, svěracími svaly je opatřena pouze počáteční část konečníku v přední části zadečku raka (Vogt, 2002).



Obr. 6.7. Schéma trávicí soustavy raka (podle Vogta, 2002; upraveno).

bžl – boční žvýkáci lišta; **cpk** – centrální pylorická komora; **dlk** – dorzolaterální pylorický kanál; **g** – gastrolit, rakůvka; **kfk** – kardio-pylorický filtrační kanál; **kpch** – kardio-pylorická chlopeč; **pf** – pylorický filtr; **pich** – pylorointestinální chlopeč; **pžf** – přední žaludeční filtr; **sžl** – střední žvýkáci lišta

6.2.5. Vylučovací soustava

„Odtud vede průchod do veliké žlázy, v hlavě zapuštěné a před žaludkem ležící. Žláza tato jest obalena kožnatým vakem. Dvě tyto žlázy zdají se náležeti k ústrojí sluchovému, ale úřad jejich není zevrubně prozkoumán.“

J. Sax, Živa, 1853

Úkolem vylučovací soustavy u sladkovodních živočichů je v první řadě vylučovat přebytek vody postupující do těla vlivem osmotického tlaku v podmínkách hypotonického prostředí. Adaptace raků na sladké vody je již tak silná, že ve slané vodě mohou přežít jen krátkodobě, výjimečně až několik dnů (rak bahenní *Astacus leptodactylus*, rak signální *Pacifastacus leniusculus*, rak červený *Procambarus clarkii*; viz Holdich a kol., 1997; Vogt, 2002) a jen východoevropský *Astacus pachypus* žije trvale v mořské vodě Kaspického moře až do salinity 14 promile (Cherkasina, 1975).

Iontová a osmoregulační funkce je u raků zajišťována hlavně antenálními žlázami metanefridiálního původu (obr. 6.8.), v menší míře se na tom ale podílejí i žábry. Exkreční činnost vylučovací soustavy spočívá v odstranění větších částic odpadních produktů metabolismu z těla, které by nemohly projít difúzí přes jemnou kutikulu žaber. Reguluje také složení iontů a objem hemolymfy. Vylučovací soustava hraje jen minoritní roli v odstraňování hlavního dusíkatého odpadního produktu – čpavku. Většina toxických látek je totiž vylučována prostřednictvím žaber, které jsou naopak orgánem pasivní ztráty a aktivního příjmu solí rozpuštěných ve vodě. Téměř 90 % vody, která pronikne do těla raka, se do něj dostane vstřebáním přes povrch žaber. Její přebytek je pak eliminován antenálními žlázami prostřednictvím vyloučené močoviny. Již čerstvě vylíhnutá ráčata, jak bylo zjištěno u raka bahenního (Khodabandeh a kol., 2005), jsou schopna produkovat močovinu hypotonickou v poměru k vlastní hemolymfě, což je pro sladkovodní raky důležité.

Antenální žlázy jsou dvě, každá ústí jako nápadně vyvýšený pór na spodině koxálního článku anteny (tykadla 2. páru) vpředu po stranách ústního pole na hlavohrudi. Otvor navazuje na tenkostěnný močový měchýřek, do kterého uvnitř ústí dlouhý vinutý kanál napojený na žláznatý orgán houbovitě tkáně protkané labyrintem tubulů s filtrační funkcí. Délka kanálku je u sladkovodních raků delší než u mořských koryšů, její funkce je spojená s reabsorbí solí z primární močoviny.





Obr. 6.8. Rak červený (*Procambarus clarkii*) s označením vyústění antenálních žláz (a; foto P. Dífko) a rak bahenní (*Astacus leptodactylus*) s patrným vyústěním antenálních žláz (b; foto P. Kozák).

6.2.6. Nervová soustava

„Smyslové tito, jimž pravý střed, totiž vyvinutý mozek, chybí, jsou bezpochyby sotva v stavu poskytovat raku jenom temné představy okolního světa; vidíme zde nepatrné ještě stopy činnosti duševní, které tím více se rozvíjí, čím dokonalejší jest ústroj, který jí slouží. Jaká to mezeira mezi rakem a člověkem!“

J. Sax, Živa, 1853

Centrální nervová soustava raků (obr. 6.9.) je v základu žebříčkového typu, tvoří ji sblížený pár nervových provazců uložený na spodině vnitřní dutiny těla s párem ganglií v každém tělním článku. Ganglia jsou v páru spojena navzájem komisurami, sousední ganglia pojí konektivy. Od nervové soustavy kroužkovců se liší výrazným zvětšením nervové hmoty uložené v gangliích, jejich srůstem v páru do jednoho ganglia a srůstem i více párů zejména v hlavohrudním oddílu těla (Fomičev, 1986; Vogt, 2002).

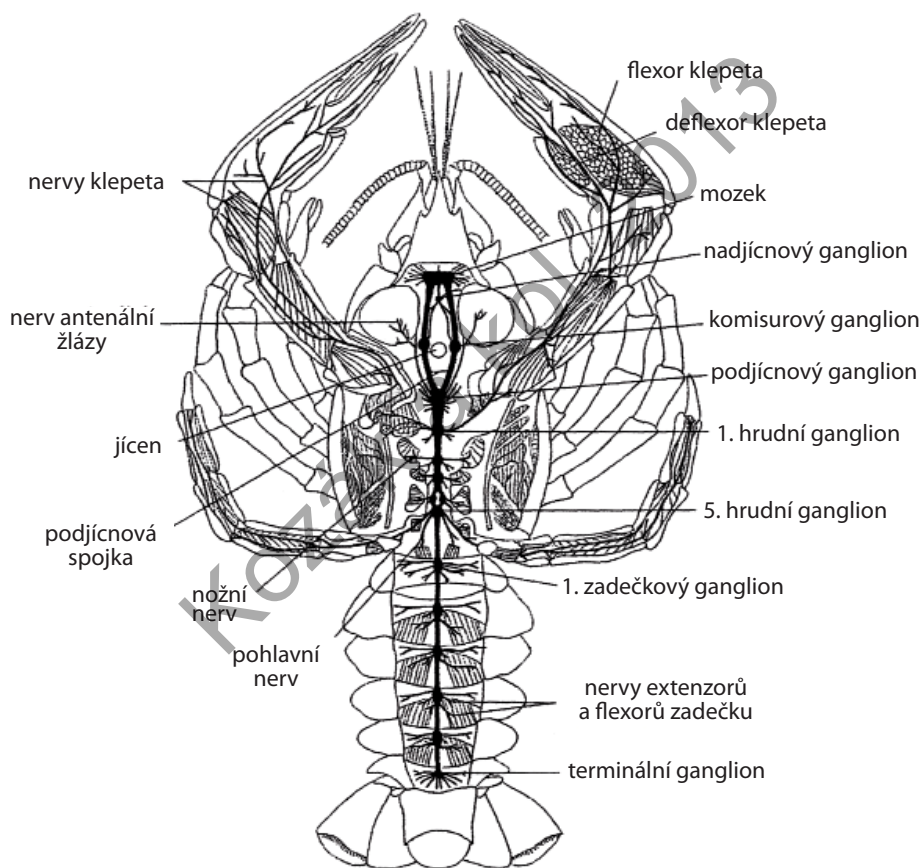
„Mozek“ raků tvoří zbytnělý cerebrální ganglion v hlavové části těla členěný na tři oddíly – protocerebrum inervující svrchní pysk a oči, deutocerebrum ovládající první pár tykadel (antenuely) a tritocerebrum inervující druhý pár tykadel (anteny). Objícnový prstenec nervové pásky se dále v hlavohrudí opět sblíží a splývá v sérii větších srostlých ganglií inervujících končetiny hlavohrudí – nejprve ústní končetiny jako celek a následně každý pár pereopodů zvlášť, tj. velká klepeta, dva páry končetin s menšími klepety a dva páry kráčivých končetin s drápkami. Nervové provazce zadečku nesou menší ganglia, každý spojený

ganglion inervuje jeden pár zadečkových nožek (pleopodů) a menší ganglion za nimi ještě svalové flexory v jednotlivých článcích (Fomičev, 1986).

Jeden pár obřích axonů, jejichž úkolem je zajistit rychlou únikovou reakci raků při jejich prudkém plavání dozadu, vychází ze dvou velkých neuronů v mozku a sleduje břišní nervovou pásku až k nervovým synapsím inervujícím svalové segmenty zadečkových článků (Fomičev, 1986; Vogt, 2002).

„Nápadné jest, že zrovna u žaludku nejvíce nervů vybíhá, což i z jiné strany na to poukazuje, že žaludek převzal úřad úst a že zábyvy jeho nad ostatní převládají.“

J. Sax, Živa, 1853



Obr. 6.9. Schéma centrální nervové soustavy raka (podle Vogta, 2002; upraveno).

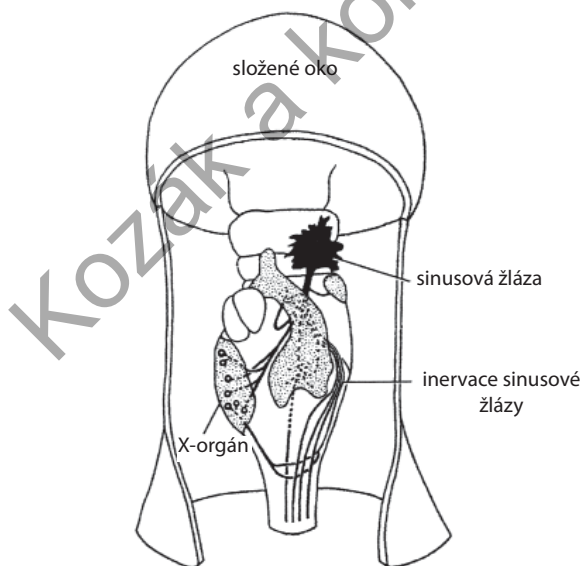
Vedle centrální nervové soustavy v těle raka najdeme ještě tzv. sympatickou (viscerální) nervovou soustavu, která vystupuje z drobných ganglií konektiv objícnového prstence. Tato soustava řídí vegetativní tělní aktivity jako srdeční činnost nebo peristaltiku trávicí trubice. Vnitřní tělní receptory (proprioceptory) sledují svalovou tenzi a informují centrální nervovou soustavu o vzájemné poloze různých svalů (Leksrisawat a kol., 2010).

6.2.7. Hormonální soustava

Hormonální soustava raků zahrnuje několik orgánů, které mohou být buď ektodermálního původu, nebo vznikly z nervové soustavy. Neuroendokrinní orgány se skládají ze spleti neuronů, jež syntetizují hormony. Jejich axony směřují do neurohemálních orgánů, kde jsou hormony vylučovány do hemolymfy. Mezi hlavní neuroendokrinní orgány řadíme tzv. X-orgánový komplex a perikardiální (osrdečníkový) orgán. Perikardiální orgán reaguje na hypoxii v žaberní dutině (viz podkapitola 6.2.2.). K epitelo-endokrinním orgánům patří zejména mandibulární žlázy, Y-orgán a androgenní žláza (Vogt, 2002).

X-orgánový komplex

Je uložen v očních stopkách raka a skládá se z X-orgánu a sinusové žlázy. X-orgán tvoří shluk až 200 neurosekrečních buněk, jejichž axony směřují do sinusové žlázy umístěné pod hřbetní stranou konce očních stopek. Sinusovou žlázu tvoří soubor vzdutých konců axonů a krevních sinů. X-orgán je místem tvorby řady neurohormonů, z nichž k nejvýznamnějším patří inhibitory svlékání a vývoje gonád, inhibitory mandibulárních hormonů, metabotropní a chromatotropní hormony. Metabotropní hormony ovlivňují metabolismus raka, zatímco chromatotropní hormony se podílejí na tvorbě a disperzi pigmentů v pokožce a krunýři raků (Zareňkov, 1982; Vogt, 2002).



Obr. 6.10. Umístění X-orgánu a sinusové žlázy v oční stopce raka (podle Vogta, 2002; upraveno) – oblast neurosekrečních buněk vyznačena tečkovaně.

Y-orgán

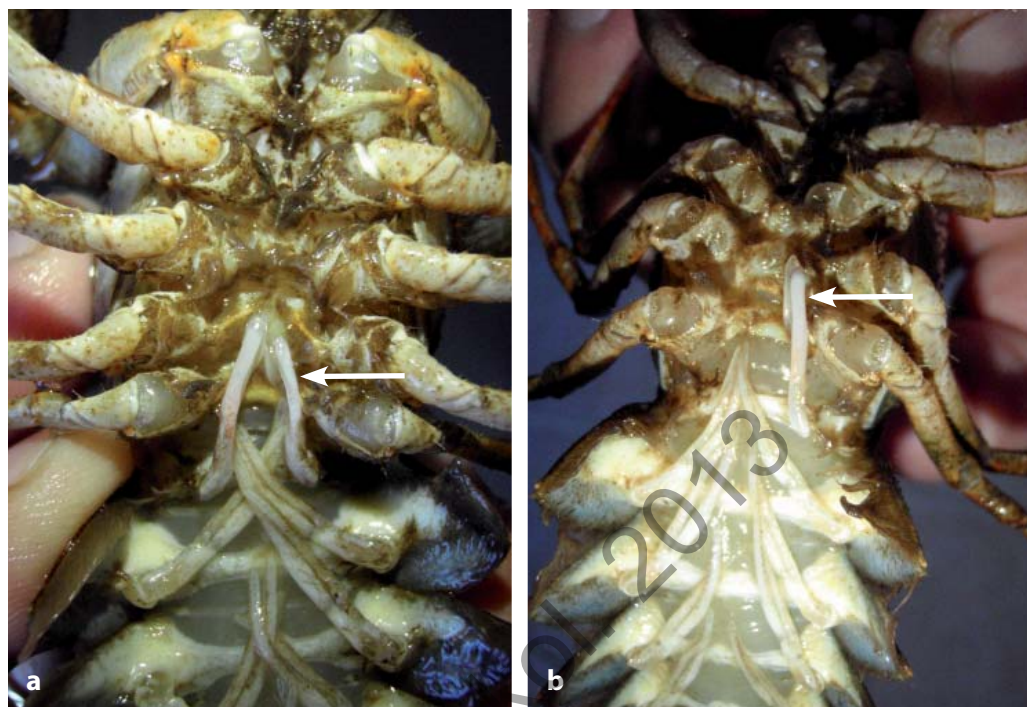
Tento párový orgán je uložen jako lokální ztlustění pokožky zadní části hlavového oddílu těla. Nemá vývody ani nervová spojení. Y-orgán syntetizuje svlékáci hormon ekdyson a jeho deriváty. Tyto hormony zajišťují somatický růst těla a regeneraci tělních částí v rámci svlékáciho cyklu (ekdyze). Y-orgán je negativně ovlivňován inhibítoem svlékání tvořeným X-orgánovým komplexem. V přítomnosti tohoto hormonu je funkčnost ekdyzonů a činnost Y-orgánu blokována a rak setrvává v období mezi svlékáními (Vogt, 2002).

Mandibulární orgán

Nachází se jako párový útvar v pojivové tkáni zadní části objícnového prstence nervové soustavy. Je jím syntetizován reprodukční hormon zodpovědný za dozrávání gonád, mimoto také stimuluje produkci ekdyzonů v Y-orgánu (Vogt, 2002).

Androgenní žláza

Zakládá se u embryí a mláďat obojího pohlaví, zvlášť je ale vyvinuta u samců. Nachází se jako nepatrný žláznatý útvar na samčích chámovodech. Hormon androgenní žlázy řídí tzv. maskulinizaci těla, tj. růst a vývoj těla v samčích proporcích, ale podporuje také utváření spermií ve varlatech. U samic vede k inhibici diferenciaci jejich těla (Sagi a Khalaila, 2001). Odchylky od běžného vývoje androgenní žlázy vedou nečastěji k vývoji některých samčích znaků. Částečný nebo téměř plný vývoj samčích gonopodů u dospělých samic raka bahenního byl například zaznamenán v kalových nádržích na Karvinsku (Ďuriš a kol., 2001, obr. 6.11.), u jihoamerických raků rodů *Parastacus* a *Samastacus* jsou změny vývoje a aktivity této žlázy zřejmě v pozadí jevu intersexu, tj. změn pohlaví u račích jedinců (Rudolph a Almeida, 2000). Experimentální vpravení čerstvé androgenní žlázy do těla samice vedlo nejen k maskulinizaci jejího těla, ale i ke změně chování ve směru chování samců (Karplus a kol., 2003).



Obr. 6.11. Samčí gonopody u samice raka bahenního (*Astacus leptodactylus*), (a) plně vyvinutý 1. pár pleopodů, (b) plně vyvinutý jeden gonopod 1. páru pleopodů (foto P. Kozák).

6.2.8. Smyslové orgány

„Charakteristický je již jeho pohled. K dvěma stranám světa zároveň jeho oko černé nepříznivě hledí. Kdož by do tohoto tvora s jeho závitkovitými pohyby řekl, že dovede i hbitou rybkou lapiti? A přece právě bleskorychlý pstruh stává se jeho obětí... Tu znenadání tiše přiblíží se nemotorný tajemný druh. Pstruh nemá o tom tušení. Jedno oko ošemetníka dotčeného vraždychtivě bliká na svou oběť, kdežto druhé pro jistotu se do zadu obrací...”

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Složené oči

Oči raků jsou složené a umístěné na pohyblivých stopkách po stranách báze čelního trnu (rostra) karapaxu. Složené oči tvoří dílčí podjednotky, omatidia. Během růstu těla se zvětšuje jak jejich počet, tak i velikost. Mláďě raka říčního o délce 10 mm nese asi 635 omatidií, zatímco při délce 13 cm je na jednom oku již přes 3 000 omatidií o průměru asi 3krát větším než u mláďete. Všechny oční komponenty pocházejí z pokožkových buněk (Vogt, 2002). Omatidium je složeno ze čtyř základních složek: dioptrického aparátu, citlivé sítnice, krycích pigmentů a stínících buněk. Dioptrický aparát kryje z vnější strany vrstva průzračného krunýře, tzv. rohovka. U raků má většinou čtvercový tvar, omatidie jsou řazeny v navzájem kolmých řadách. Pod rohovkou je krystalinový kužel, který vede světlo k sítnici. Krystalinový kužel je složen ze 4 podélně uložených buněk, jejichž vnitřní část je průzračná (obsahují průhledné proteiny

– krystaliny). Je obklopen buňkami, které obsahují krycí pigmenty. Sítnice je tvořena sedmi do kruhu uloženými citlivými buňkami, jejichž smyslové plazmatické výrůstky (mikrovily) směřují dovnitř prostoru mezi buňkami a vzájemně se kříží ve vrstvách pod sebou. Tvoří tak světlo absorbující rhabdom s fotosenzitivními pigmenty na mikrovilech. Axony buněk sítnice procházejí otvory jejich bazální laminy a směřují do mozkových ganglií (Vogt, 2002).

Adaptace očí vůči šeru nebo jasnému světlu se děje migrací krycích pigmentů podél stěn krystalinového kužele. Při jasném světle pigmenty vystoupí podél kužele a oddělí jednotlivá omatidia od sebe a vyvolávají tak ostrý mozaikový obraz a citlivost vůči pohybu. Již slabý pohyb okem vede k světelnému dráždění jiných omatidií. Při slabém osvětlení pigment uvolní krystalinový kužel a umožní, aby se světelné paprsky z několika omatidií mohly díky lomu na stěnách kuželů soustředit v jednom z rhabdomů (Vogt, 2002). Oči raků mohou vnímat i polarizované světlo, a dosáhnout tak vyššího kontrastu vidění, což jim umožňuje se orientovat i v podmínkách snížené viditelnosti (Glantz, 2001). Jednotlivá omatidia reagují na polarizované světlo různě podle orientace jejich mikrovilů. Raci mohou v jisté míře rozlišovat i některé barvy, ale jejich reakce na barevné podněty nebyly dosud řádně doloženy.

„Sluch má svůj ústroj v nejdolejším článku velikých tykadel, kdežto se objevuje dutý hrbek, blánkou (bubínkem) přepažený, v dutině samé nalézá se malý kamínek, který, jak se zdá, místo sluchových kostiček zastupuje.“

J. Sax, Živa, 1853

Statocysty

Rovnováha těla je u raků udržována díky přítomnosti páru statocyst, z nichž každá je uložena v bazálním článku prvního páru tykadel (antény). Jedná se o chitinózní váček vystlaný citlivými brvami, které reagují na mechanický podnět – tlak a pohyb cizorodého tělíska, statolitu. Je jím obvykle drobné zrnko písku, které rak během svlékání ztrácí spolu se starým krunýřem. Statocysta je spojena otvorem s vnějším prostředím. Po svlékání je starý statolit nahrazen novým tak, že rak klepety hrabe v substrátu a pak je otírá o báze tykadel. Rak ale řídí polohu těla a své pohyby nejen na základě signálů ze statocysty. Vliv statocysty může být blokován signály jdoucími od senzorů končetin (Hama a Takahata, 2005), které poskytují informace o substrátu, po němž se rak pohybuje.

„Vnější ústroje sluchové nejsou viditelné, rovněž ani nelze ústroje čichové zpozorovati; přece však jest rak oběma opatřen, neboť jimi větrí svou kořist z velké vzdálenosti, jak po proudu, tak i proti proudu. Lze zajisté se domnívati, že přístroje hmatové ústroje čichové podporují a částečně nahrazují.“

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Chemoreceptory

Receptory odpovědné za vnímání pachových a chuťových podnětů jsou soustředěny zejména na prvním páru tykadel (anténulách). Jedná se o chuťové tyčinky (estetasky), prstovité výrůstky na vnitřním bičíku antény. Raci mohou mít od několika desítek po více než 100 estetasků. Například australský rak *Cherax destructor* o délce těla kolem 10 cm má 144 estetasků (Vogt, 2002). Počet těchto tyčinek se mění během růstu jedince. Například u amerického raka mramorovaného (*Procambarus falax* f. *virginalis*), který je mimořádně zajímavým druhem pro experimentální účely (Vogt, 2008), roste počet tyčinek od 10 u ráčete 2. stádia až po několik set u dospělců, přičemž přibý-

vají po několika estetaskách po každém svlékání krunýře (Vogt a Tolley, 2004). Počet a délka estetasků může záviset i na prostředí, ve kterém raci žijí. Například podzemní druh amerického raka *Orconectes australis packardii* nese na protáhlejších antenulách poměrně delší jednotlivé estetasky, zatímco jeho blízký příbuzný *Orconectes cristavarius* nese více estatesků na jednotlivých člancích a jejich hustota na konci tykadel je také vyšší (Ziemba a kol., 2003). I v rámci jednoho druhu lze pozorovat hustější rozmístění estetasků u jedinců z tekoucích vod a odchoven ve srovnání s raky z jezerních populací (Mead, 2008).

Uvedené čichové (olfaktorní) orgány vnímají pach vzdálenějšího objektu. Mimo ně jsou chuťové senzory umístěny i na štětínách na okrajích račích klepet, které vnímají pachové (chuťové) podněty při bezprostředním dotyku s objektem. Tyto smyslové štětiny s vlasovými postranními výrůstky obsahují 8 receptorních buněk disponujících několika funkcemi. Vedle mechanorecepční (hmatové) funkce zajišťují také citlivost na aminokyseliny, pyridiny, rostlinné extrakty aj. Senzory, které slouží k vyhodnocování kvality potravy, jsou soustředěny na štětínách ústních končetin a v jícnu, kde tvoří políčka o 40–60 papílách. Každá papila nese jeden mechanorecepční a dvě chemorecepční senzoricke buňky (Vogt, 2002).

„Tykadla složená z článků pohyblivých jsou ústrojem chmatu.“

J. Sax, Živa, 1853

Ostatní receptory

Základními mechanoreceptory jsou dva páry tykadel (anten) na hlavě s hmatovými receptory uloženými na jejich bičovitých částech. Raci disponují řadou dalších receptorů nutných pro řádné fungování jejich těla a bezpečnost. Receptory hydrodynamických stimulů jsou rozptýleny po celém těle ve formě individuálních sensorických štětín. Obvykle mají tvar zpeřených štětín a lze je nalézt zejména na antenách, karapaxu, zadečku, ocasním vějíři a končetinách. Jejich délka je nejčastěji kolem 0,1–2,0 mm. Běžný pohyb raka vyvolává u 1–3 milimetrových štětín kmity o frekvenci do 70 Hz, vyšší frekvence jsou zachycovány štětínami o délce 0,1–0,3 mm (Vogt, 2002). Rozdílné hydrodynamické stimuly vnímají mechanosenzorní štětiny na obou bičících antenul, z nichž štětiny vnitřního bičíku jsou přizpůsobeny k vnímání frekvencí nad 60 Hz (Montecarlo a kol., 2010).

V zadečku, hrudi, koxálních kloubech nohou a v kusadlech jsou přítomny tzv. svalové receptory, jejichž úkolem je monitorovat aktuální stav a aktivitu svalů. Pohyby tykadel, klepet a kráčivých končetin raků jsou sledovány **chordotonálními orgány**. Jeden až dva takové orgány jsou přítomny v každém článku hrudních končetin a sledují vzájemnou polohu dvou sousedních článků (Vogt, 2002). **Kutikulární stresové detektory** jsou umístěny u měkkých membrán koxálního kloubu končetin a slouží ke sledování jejich polohy a koordinaci pohybu vůči jiným končetinám. Některé stresové detektory jsou umístěny v blízkosti místa adaptovaného pro případnou autotomii končetiny a hrají důležitou roli při poskytování aktuálních informací nervové soustavě a řešení otázky, zda autotomie končetiny skutečně (Vogt, 2002).

6.2.9. Pohlavní soustava

„V zadní části hrudi leží na játrech ústroj plodní. Jest to žláza velmi složená, vzadu jednoduchá, ku předu ale v dva laloky oddělená. Z každého laloku vybíhá bílá trubice mnohonásobně zakroucená, dolů se zatáčející a konečně v prvním článku poslední nohy se otvírající. Otvorem tímto vyprýští se semeno, neboť popsáný ústroj náleží samci.“

J. Sax, Živa, 1853

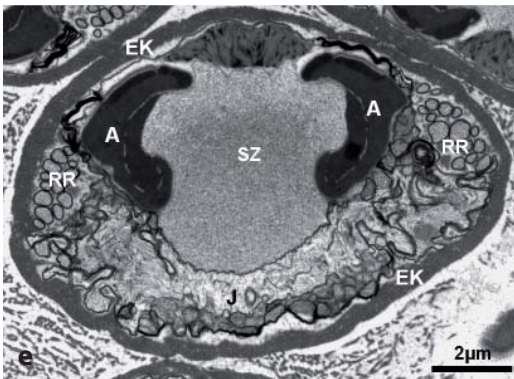
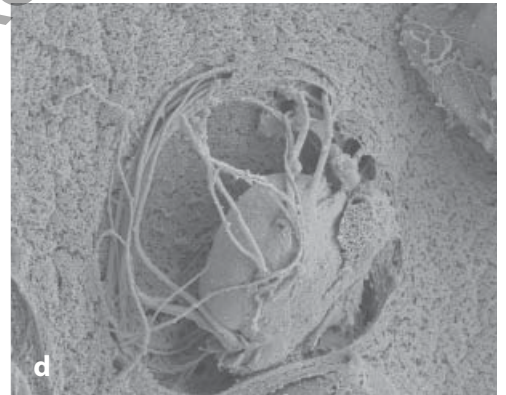
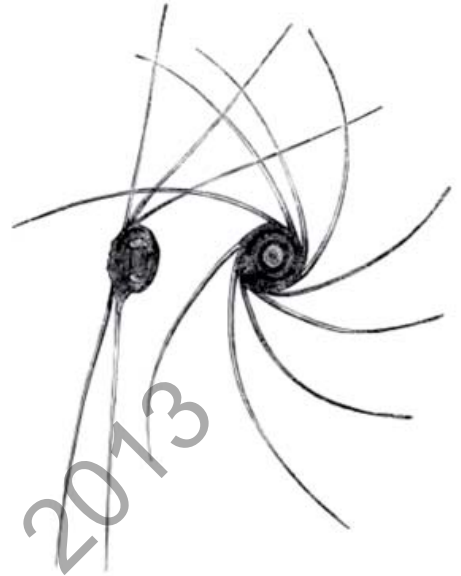
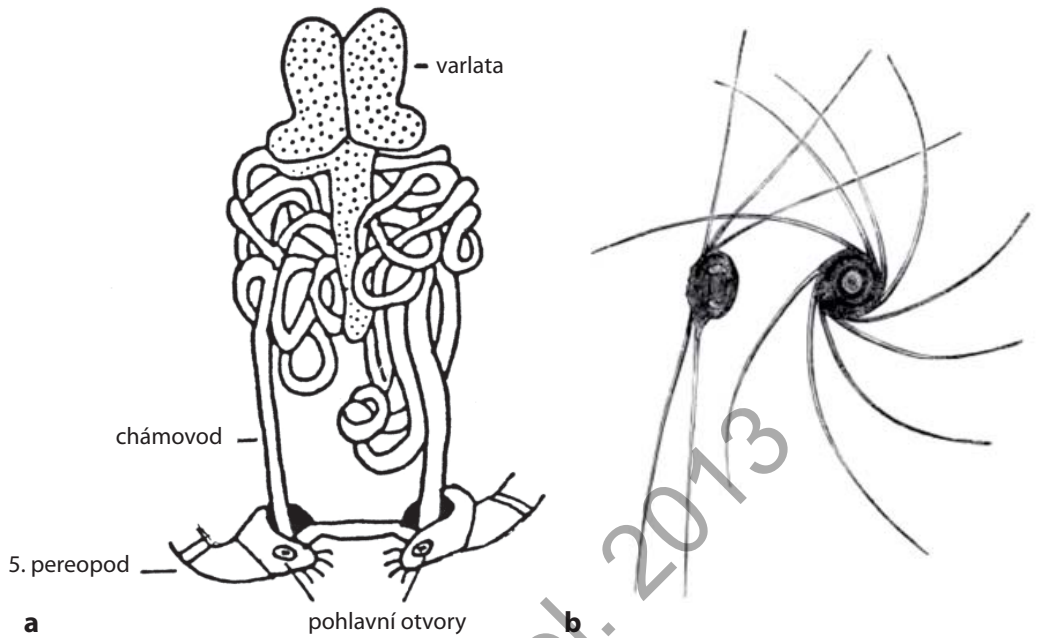
Raci jsou gonochoristé. Gonády – buď varlata, nebo vaječníky – leží dorzálně v hlavohrudi mezi spodinou srdeční dutiny a žaludkem. Jejich velikost a vzhled je závislý na věku a reprodukční kondici jedince. V době páření se gonády značně zvětšují. Varlata mají mléčné bílou barvu v důsledku produkce spermií, zatímco vaječníky se plní žlutavě-hnědými vajíčky.

Samčí pohlavní soustava (obr. 6.12.a)

Varlata raků jsou pokryta vazivovou kůrou a jsou složena ze semenotvorných tubulů. Varlata jsou orgánem spermatogeneze a spermiogeneze. Ze spermatogonií se postupně během prvního a druhého meiotického dělení vyvíjejí spermatocyty a spermatidy. Semenotvorné tubuly se sbíhají do sběrných kanálků a nakonec končí ve vývodných pohlavních cestách chámovodů (*vasa deferentia*). U raků čeledi Astacidae, kam patří všechny evropské druhy raků, ale i američtí raci rodu *Pacifastacus*, se varlata skládají z párových předních laloků a prodlouženého nepárového laloku. Z obou stran varlat vystupují velmi stočené chámovody ústící pohlavním vývodem na bázi (přesněji na kožálním článku) pátého páru pereopodů. Chámovody jsou zodpovědné za „balení“ spermií do spermatoforů, které mají svou roli při transferu spermatu od samce k samici během páření. Nad vstupem z varlat do chámovodů jsou spermie prvně obaleny epiteliálními sekrety sjednocujícími sperma do kompaktní masy. Poté, během dopravy spermatu do distální části chámovodů, jsou spermatofory ohraničeny přidávanými sekrety epitelu chámovodů. Tento sekreční epitel je jednovrstevný, složený z cylindrických buněk, a je obalen pouzdem pojivové tkáně. Spermatofory jsou složeny ze dvou základních částí: centrální masy spermií a třívrstvého obalu spermatoforu. Spermatofory jsou v pružné a lepkavé formě uloženy v distální části chámovodů až do doby páření. Chámovody jsou v závěrečné fázi dále zodpovědné za vypuzení spermatoforů do gonopodů (Vogt, 2002).

U raků čeledi Astacidae přilepí samec při páření spermatofory dozadu na spodní stranu hlavohrudi samice. Obal spermatoforu začíná ve vodě rychle tvrdnout. Spermatofory jsou na těle samice dobře viditelné i po několik týdnů. U raků čeledi Cambaridae mají samice na zadních sternitech hlavohrudi semennou schránku (*annulus ventralis*), do níž samec umístí při páření spermatofory. Proto je velmi obtížné u těchto raků rozeznat již spářenou samici od nespářené.

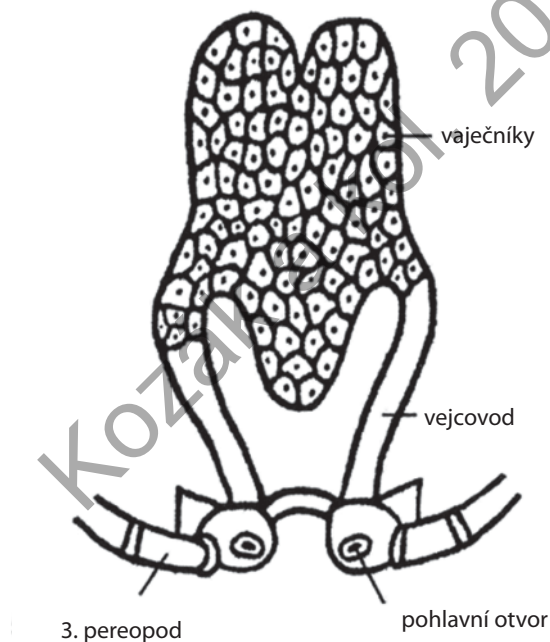
Spermatofory evropských raků mají jednoduchý cylindrický tvar s délkou 4–9 mm a s průměrem do 1 mm. Obal je rezistentní k nepříznivým vlivům prostředí, což je nezbytné z důvodu delšího časového odstupu (několik hodin, dnů až týdnů) mezi pářením a ovulací vajíček. Spermie, která má průměrnou velikost kolem 0,015 mm, se skládá z akrozómu, jádra a radiálních ramen (obr. 6.12.b,c). Počet ramen je druhově specifický. Například u raka červeného se uvádí přítomnost pouze 4 radiálních ramen, zatímco u raka říčního více než 20. V neaktivní formě jsou ramena obtočena kolem spermie a celá spermie i s rameny je obalena do jakési kapsuly (obr. 6.12.d). To umožňuje těsnější obalení spermií do spermatoforu. V době kladení vajíček je obal spermatoforu rozpuštěn a dochází k uvolnění spermií a uvolnění a roztážení radiálních ramen. Ta slouží k přichycení spermie na vajíčko a k umožnění přímého kontaktu akrozómu s obalem vajíčka. Přítomnost radiálních ramen byla zjištěna u spermií raků čeledi Astacidae a Cambaridae, zatímco například u australských raků rodu *Cherax* nalezena nebyla (Vogt, 2002).



Obr. 6.12. Pohlavní soustava samců raků z čeledi Astacidae (a; podle Vogta, 2002), spermie raka (b; podle Huxleye, 1880; upraveno), spermie raka říčního (*Astacus astacus*) (c), spermie raka bahenního (*Astacus leptodactylus*) v neaktivní formě pořízená skenovacím mikroskopem (d), řez spermií raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*) pořízená transmisním elektronovým mikroskopem (e, foto H. Niksirat). J – jádro; A – akrozóm; SZ – subakrozomální zóna; EK – extracelulární kapsule; RR – radiální ramena.

Samičí pohlavní soustava

Vaječníky jsou trojlaločné a mají na obou stranách po jednom rovném vejcovodu, které vyúsťují na bázi třetího páru pereopodů. Lalok vaječníků je pokryt tenkým svalovým pouzdrém a uvnitř tvořen ovariálním epitelem zprohýbaným dovnitř a tvořícím tak velké množství oogenetických váčků. Každý tento váček obsahuje jeden oocyt buď I. nebo II. řádu a vyvíjí se v něm jen jediné vajíčko. V prostřední části laloku vaječníku jsou soustředěny zárodečné epitely (germaria) připojené na ovariální epitel a obsahující oogonie, malé oocyty I. řádu a somatické intersticiální buňky. Zárodečný epitel produkuje oogonie po celou dobu reprodukčního cyklu samice. Zralé oocyty jsou z vaječníků vypuzovány dvěma vejcovody. Vejcovody jsou tvořeny jednobuněčným epitelem obklopeným pojivovou tkání se svalovými buňkami. Před ovulací se začíná distální část vaječníků plnit mléčnou tekutinou. V době pohlavního klidu jsou vaječníky bělavé, v období zrání vajíček mají červenohnědé zbarvení. Ve vaječnících probíhá oogeneze. Vajíčka jsou centrolecitálního typu, to znamená, že žloutek je uložen uprostřed vajíčka. Role vejcovodů spočívá v transportu vajíček a jejich vypuzení přes gonopóry při ovulaci (Vogt, 2002).



Obr. 6.13. Pohlavní soustava samic raků z čeledi Astacidae (podle Vogta, 2002; upraveno).

Gonadosomatický index (GSI), tedy poměr hmotnosti gonád k hmotnosti celého těla se u raků různí v závislosti na druhu a na době jeho zjištění. Nejvyšší hodnoty GSI dosahuje bezprostředně před ovulací. Na počátku reprodukčního cyklu tvoří gonády méně než 0,1 % živé hmotnosti. Bezprostředně před ovulací dosahují v závislosti na druhu cca 4–6 % (Vogt, 2002; Juchno a Chybowski, 2003; Kozák a kol., 2004).

LITERATURA

- Andrews, P., 1967. Über die Blutchemiesmus der Flußkrebse *Orconectes limosus* und seine Veränderung im Laufe des Jahres. Zeitschrift für vergleichende Physiologie 57: 7–43.
- Đuriš, Z., Horká, I., Vavříček, O., 2001. K populační ekologii raků na Karvinsku. Sborník Přírodovědecké fakulty Ostravské univerzity (Biologie – Ekologie) 8: 118–126.
- Fomičev, N.I., 1986. Rečnoj rak. Metody issledovania. Izd. Nauka, Leningrad.
- Glantz, R.M., 2001. Polarization analysis in the crayfish visual system. The Journal of Experimental Biology 204: 2383–2390.
- Hama, N., Takahata, M., 2005. Modification of statocyst input to local interneurons by behavioral condition in the crayfish brain. Journal of Comparative Physiology (A: Neuroethology, Sensory, Neural, and Behavioral Physiology) 191: 747–759.
- Hart, C.W., Jr., Clark, J., 1987. An interdisciplinary bibliography of freshwater crayfishes (Astacoidea and Parastacoidea) from Aristotle through 1985. Smithsonian Contributions to Zoology 455: iv, 1–437.
- Hobbs, H.H., Jr., 1974a. Synopsis of the families and genera of crayfishes (Crustacea: Decapoda). Smithsonian Contributions to Zoology 164: iii + 32 pp.
- Hobbs, H.H., Jr., 1974b. A checklist of the North and Middle American crayfishes (Decapoda: Astacidae and Cambaridae). Smithsonian Contributions to Zoology 166: iii + 161 pp.
- Hobbs, H.H., Jr., 1987. A Review of the crayfish genus *Astacoides* (Decapoda: Parastacidae). Smithsonian Contributions to Zoology 443: iii + 50 pp.
- Hobbs, H.H., Jr., Hobbs, H.H., III., Daniel, M.A., 1979. A review of the troglobitic decapod crustaceans of Americas. Smithsonian Contributions to Zoology 244: v + 183 pp.
- Holdich, D.M., 2002. Background and functional morphology. In: Holdich, D.M. (Ed.), Biology of Freshwater Crayfish. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 3–29.
- Holdich, D.M., Reeve, I.D., 1988. Functional morphology and anatomy. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), Freshwater Crayfish, Biology, Management and Exploitation. Croom Helm Ltd., London, pp. 11–51.
- Holdich, D.M., Harloğlu, M.M., Firkins, I., 1997. Salinity adaptations of crayfish in British waters with particular reference to *Austropotamobius pallipes*, *Astacus leptodactylus* and *Pacifastacus leniusculus*. Estuarine, Coastal and Shelf Science 44: 147–154.
- Huxley, T.H., 1880. The Crayfish. An Introduction in the Study of Zoology. London: Kegan Paul, Trench & Co.
- Cherkasina, N.J., 1975. Distribution and biology of crayfishes of genus *Astacus* (Crustacea, Decapoda, Astacidae) in the Turkmen waters of the Caspian Sea. Freshwater Crayfish 2: 553–555.
- Juchno, D., Chybowski, Ł., 2003. Histological analyses of gonad development in female spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus* Raf. Archives of Polish Fisheries 11: 69–78.
- Karplus, I., Sagi, A., Khalaila, S., Barki, A., 2003. The influence of androgenic gland implantation on the agonistic behavior of female crayfish (*Cherax quadricarinatus*) in interactions with males. Behaviour 140: 649–663.
- Khodabandeh, S., Kutnik, M., Aujoulat, F., Charmantier, G., Charmantier-Daures, M., 2005. Ontogeny of the antennal glands in the crayfish *Astacus leptodactylus* (Crustacea, Decapoda): immunolocalization of Na⁺, K⁺-ATPase. Cell and Tissue Research 339: 259–268.
- Kozák, P., Buřič, M., Polícar, T., 2004. Studium plodnosti raka pruhovaného (*Orconectes limosus*). In: Spurný, P. (Ed.), 55 let výuky rybářské specializace na MZLU v Brně, Sborník referátů z konference, Brno, s. 301–308.
- Kozák, P., Polícar, T., Buřič, M., Kouba, A., 2009. Základní morfologické znaky k rozlišení raků v ČR (2. přepracované vydání). Edice Metodik, FROV JU, Vodňany, č. 92: 27 s.
- Krupauer, V., 1968. Zlatý rak. Nakl. České Budějovice, Vimperk, 109 s.
- Krupauer, V., 1982. Raci. Český rybářský svaz, Pardubice, 69 s.
- Landa, V., 1947–1948. Zoologické praktikum III. – Rak říční. Vesmír 9–10: 204–207.

- Lanz, H., Tsustsumi, V., Aréchiga, H., 1993. Morphological and biochemical characterization of *Procambarus clarkii* blood cells. *Development and Comparative Immunology* 17: 389–397.
- Leksrisawat, B., Cooper, A.S., Gilberts, A.B., Cooper, R.L., 2010. Muscle receptor organs in the crayfish abdomen: a student laboratory exercise in proprioception. *Journal of Visualized Experiments*, <http://www.jove.com/index/Details.stp?ID=2323>, doi: 10.3791/2323.
- Lowery, R.S., 1988. Growth, moulting and reproduction. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish, Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 83–113.
- Mead, K.S., 2008. Do antennule and aesthetasc structure in the crayfish *Orconectes virilis* correlate with flow habitat? *Integrative and Comparative Biology* 48: 823–833.
- Monteclaro, H.M., Anraku, K., Matsuoka, T., 2010. Response properties of crayfish antennules to hydrodynamic stimuli: functional differences in the lateral and medial flagella. *The Journal of Experimental Biology* 213: 3683–3691.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 151–191.
- Riek, E.F., 1971. The freshwater crayfishes of South America. *Proceedings of the Biological Society of Washington* 84: 129–136.
- Rudolph, E., Almeida, A., 2000. On sexuality of South American Parastacidae (Crustacea, Decapoda). *Invertebrate Reproduction and Development* 37: 249–257.
- Sagi, A., Khalaila, S., 2001. The Crustacean Androgen: A hormone in an isopod and androgenic activity in decapods. *American Zoologist* 41: 477–484.
- Sax, J., 1853. *Rak. Živa* 1: 71–83, tab. 5–6.
- Schäfer, W., 1954. Form und Funktion der Brachyuren-Schere. *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 489: 1–65.
- Scholtz, G., 2002. Phylogeny and evolution. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 30–52.
- Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noel, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (Eds), 2006. *Atlas of Crayfish in Europe*. Museum National d'Histoire Naturelle, Paris, 187 pp.
- Štambergová, M., Svobodová, J., Kozubíková, E., 2009. *Raci v České republice*. Agentura ochrany přírody a krajiny ČR, Praha, 255 s.
- Taylor, C.A., Schuster, G.A., 2004. *Crayfishes of Kentucky*. Illinois Natural History Survey, Special Publication 28: viii + 219 pp.
- Vogt, G., 2002. Functional anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Backwell Science Ltd., Oxford, pp. 53–151.
- Vogt, G., 2008. The marbled crayfish: a new model organism for research on development, epigenetics and evolutionary biology. *Journal of Zoology* 276: 1–13.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood care in freshwater crayfish and relationship with the offspring's sensory deficiencies. *Journal of Morphology* 262: 566–582.
- Zarenkov, N.A., 1982. *Členistonogie. Rakoobraznye*, Čast' 1. Izd. MGU, Moskva.
- Ziemba, R.E., Simpson, A., Hopper, R., Cooper, R.L., 2003. A comparison of antennule structure in a surface and a cave-dwelling crayfish, genus *Orconectes* (Decapoda, Astacidae). *Crustaceana* 76: 859–869.

