

Kozák a kol. 2013

REPRODUKCE A ŽIVOTNÍ CYKLUS

P. Kozák, M. Buřič, A. Kouba

Kozák a kol. 2013

REPRODUKCE A ŽIVOTNÍ CYKLUS

P. Kozák, M. Buřič, A. Kouba

7.1. ROZMNOŽOVÁNÍ RAKŮ

7.1.1. Páření

„Poněvadž raci samci silnější jsou samic, mělo se za to, že po páření snad tyto za prokázanou lásku sežírány bývají, a vskutku děje se tak vždy, kdy se samička opoždí uprchnouti znavenému pohlavním výkonem samci.“

A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

Období reprodukce (páření) je u raků charakterizováno zvýšenou aktivitou, kdy pohlavně dospělí jedinci aktivně vyhledávají svého partnera. Chování je řízeno hormonálně a ovlivňuje jej mnoho podnětů, především však teplota vody a fotoperioda (Stephens, 1952; Dubé a Portelance, 1992; Reynolds, 2002). V neposlední řadě je neopomenutelný vliv feromonů na iniciaci páření (Ingle, 1977). U našich raků dozrávají pohlavní produkty v pozdním létě a vlastní páření je vázáno na období podzimu. V období páření samec soustavně sleduje samici a přechází s ní do přímého kontaktu s využitím tykadel a klepet. Pokud je samice připravena k páření a neuprchně, samec ji pevně uchopí svými klepety a otočí na hřbet. Samec přiloží břišní stranu k břišní straně samice. Její klepeta pak přidržuje u dna (Ingle a Thomas, 1974; Villanelli a Gherardi, 1998; obr. 7.1.). Při vlastním páření vytlačuje samec zralé spermatofory z ústí pohlavních cest na bázi 5. páru pereopodů a pomocí gonopodů (přeměněného 1. a 2. páru pleopodů) je přilepuje na ventrální stranu samice v blízkosti vývodů jejích pohlavních cest (báze 3. páru pereopodů) (Skurdal a Taugbøl, 2002; obr. 7.2.). U čeledi Cambaridae umísťuje samec své spermatofory do tzv. *annulus ventralis* mezi 7. a 8. hrudním článkem samice (Holdich, 2002; obr. 7.3.).



Obr. 7.1. Páření raka říčního (*Astacus astacus*) (foto P. Kozák).



Obr. 7.2. Rak kamenáč (*Austropotamobius torrentium*) – samec (vpravo) a samice s nalepenými spermatofory (vlevo) (foto P. Kozák).



Obr. 7.3. *Annulus ventralis* – rak pruhovaný (*Orconectes limosus*) (foto A. Kouba).

7.1.2. Kladení vajíček a oplodnění

Kladení vajíček z ústí pohlavních cest na bázi 3. páru pereopodů samice je stimulováno vlastním pářením a dalšími vlivy – především výše zmiňovaným poklesem teploty a zkracováním délky světelného dne (Skurdal a Taugbøl, 2002). Interval mezi kopulací a ovulací je různý. Může se pohybovat v řádu dnů i týdnů (Ingle, 1977; Woodlock a Reynolds, 1988; Taugbøl a Skurdal, 1990b; Kovačeva, 1998). Zajímavostí je, že ovulace vajíček jsou schopné i samice, u kterých neproběhlo páření. Pak jsou dominantními stimuly ovulace hormonální a abiotické faktory (Woodlock a Reynolds, 1988).

Před ovulací samice očisťuje svou spodní stranu těla, především pleopody (Gherardi, 2002). K vlastnímu kladení dochází většinou v noci a trvá 2–3 hodiny. Samice stáhne zadní část abdomenu dolů k přední části a vytvoří tak skoro uzavřenou dutinu, do které klade vajíčka. Současně je zahájena sekrece slizových žláz (glair glands; obr. 7.4.), které se nacházejí na ventrální straně abdomenu. Uvolněná vajíčka



Obr. 7.4. Samice raka říčního (*Astacus astacus*) s patrnými bílými sekrečními žlázami po stranách abdomenu (foto P. Kozák).

jsou s tímto sekretem smíchána (obr. 7.5.) pomocí pereopodů, pohybů abdomenu a pleopodů samice. Dochází k rozpuštění ochranných obalů spermatoforů a následuje oplození vajíček. U raků probíhá oplodnění vně těla. Oplozená vajíčka jsou díky dalšímu rytmickému pohybu abdomenu přichycena na pleopody samic (Vogt, 2002; obr. 7.6. a 7.7.).



Obr. 7.5. Samice raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (a; foto P. Kozák) a říčního (b; foto H. Niksirat) v době kladení vajíček. Patrný je sekret uvolňovaný sekrečními žlázami.



Obr. 7.6. Samice raka říčního (*Astacus astacus*) s vajíčky na pleopodech (foto P. Kozák).



Obr. 7.7. Detail uchycení vajíček na pleopod samice (foto A. Kouba).

7.1.3. Inkubace

Přirozená inkubace probíhá u našich (evropských) druhů raků na pleopodech samice přes celé zimní období až do jara následujícího roku (Skurdal a Taugbøl, 2002). Během několika prvních dnů po naklazení vajíček je velké nebezpečí jejich ztráty z důvodu špatného upevnění, často kvůli rušení samic (Taugbøl a Skurdal, 1990a). Samice nosí vajíčka na pleopodech a chrání svou snůšku proti predátorům. Dále je čistí a odumřelá vajíčka odstraňuje (Mason, 1970; Burton a kol., 2007). V závislosti na podmínkách může zvýšit frekvenci pohybů pleopody, čímž zabezpečí vyšší přísun čerstvé kyslíkaté vody (Munkhammar a kol., 1989; Gherardi, 2002; Vogt a Tolley, 2004). Samice nepožírají vlastní vajíčka (Gherardi, 2002), ale samci a samice bez snůšky mohou kanibalizovat na vajíčkách jiných samic (i vlastního druhu) (Burton a kol., 2007).

7.1.4. Embryonální vývoj

Vajíčka raků se při inkubaci vyznačují meroblastickým rýhováním. Dělicí se jádro se pohybuje na okraj vajíčka, následuje další štěpení a tvorba buněčné vrstvy, která obklopuje žloutkovou masu. Embryonální vývoj začíná spirálovitým rozštěpením ve fázi blastuly s charakteristickým uspořádáním pravděpodobné oblasti embryonálního vývoje zárodku. Embryonální vývoj prochází přes jednotlivá vývojová stadia, která vedou ke kompletaci těla zárodku (Reynolds, 2002).

O embryonálním vývoji raků byly prvotní údaje zaznamenány především v předminulém a na počátku minulého století. Literatura uvádí, že se této problematice věnovala celá řada autorů, například Rathke, Lereboullet, Reichenbach a Fulinski (Alwes a Scholtz, 2006). Poměrně detailní údaje doplněné perokresbami popisuje ve své souhrnné studii také Huxley (1879). Rozlišení fází embryonálního vývoje bylo většinou založeno na pozorování externích morfologických znaků (obr. 7.8.). Jednotliví autoři vytvořili několik systémů charakterizace vývoje při různém počtu stádií. Jejich počet se pohyboval od pěti do jedenácti (Alwes a Scholtz, 2006). Největšího významu však dosáhlo rozdělení embryonálního vývoje dle Zehndera (1934), který rozdělil vývoj zárodku do 15 stádií.

Rozdělení embryonálního vývoje dle Zehndera (1934) (upraveno):

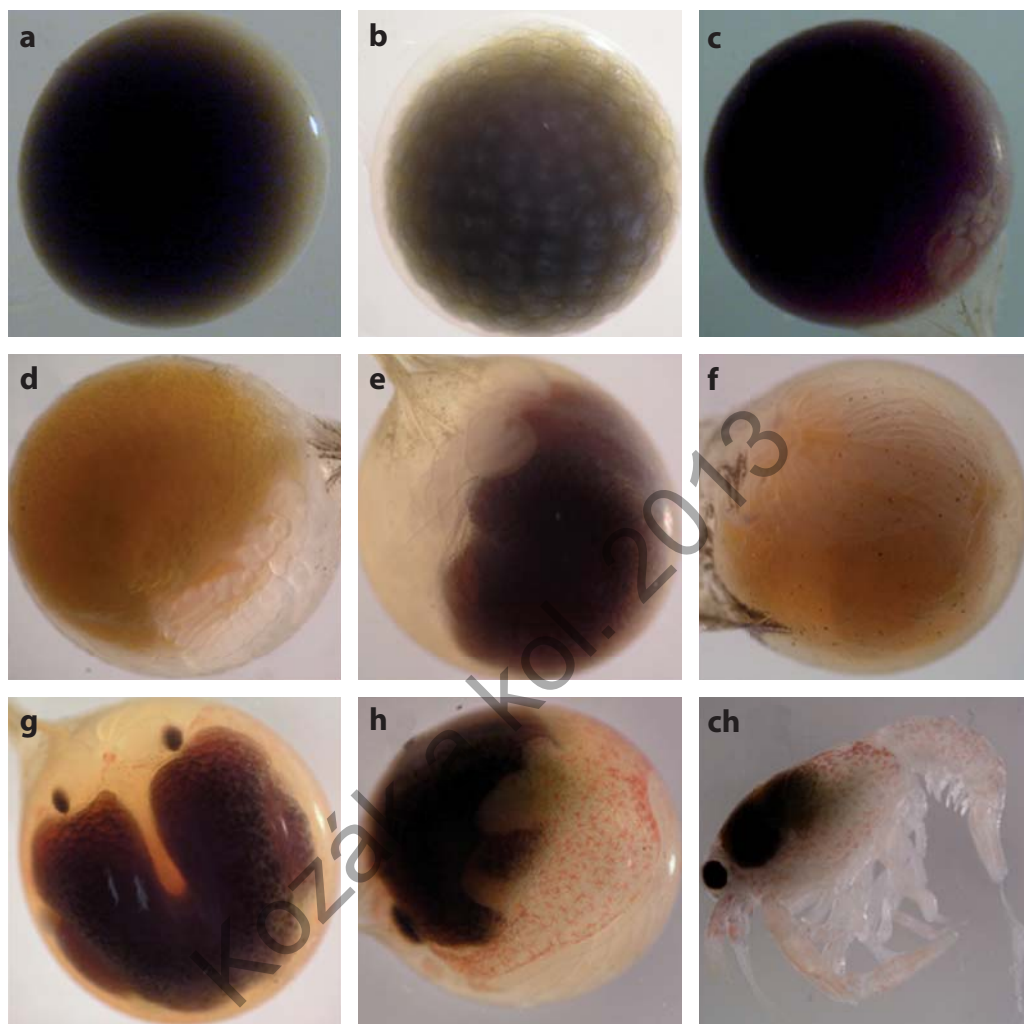
- I. Oplozené vajíčko bez vnějších známek rýhování
- II. Začátek buněčného dělení – rýhování
- III. Blastula
- IV. Embryo se zárodečným terčíkem
- V. Embryo s polokruhovitou gastrickou rýhou
- VI. Embryo s kruhovitou gastrickou rýhou
- VII. Embryo s prvoústý
- VIII. Embryo s mandibulami
- IX. Embryo s naupliovými končetinami
- X. Embryo s čelistmi
- XI. Embryo s pereopody
- XII. Embryo s pulzujícím srdcem
- XIII. Embryo s vyvinutým očním pigmentem
- XIV. Embryo s vyvinutými jaterními laloky
- XV. Vylíhnuté embryo – ráče v I. vývojovém stádiu

Při využití tohoto dělení lze podle Reynoldse (2002) rozlišit v průběhu embryonálního vývoje tři hlavní etapy, kdy ke každé etapě přísluší určitá stádia. Tyto etapy jsou následující:

1. etapa: Embryonální vývoj před diapauzou (I.–III. stádium).
2. etapa: Období diapauzy (dochází ke snížení teploty vody a embryonální vývoj se zpomaluje) – po celou dobu etapy IV. stádium.
3. etapa: Embryonální vývoj po období diapauzy (V.–XV. stádium).

7.1.5. Diapauza

Období snížené teploty vody ($< 5\text{--}6\text{ }^{\circ}\text{C}$) způsobí zpomalení a následné zastavení embryonálního vývoje (diapauzu), které se zdá být vhodné pro vývoj většího počtu zárodků a pro vyšší přežití vylíhnutých ráčat. Období snížené teploty vody působí příznivě na synchronizaci embryonálního vývoje zárodků raka v přírodních podmínkách (Taugbøl a kol., 1987). Tato skutečnost však neplatí pro raka pruhovaného vzhledem k jeho reprodukční strategii (viz podkapitola 7.2.). V kontrolovaných podmínkách prostředí můžeme ovlivnit délku vývoje zárodku manipulací s teplotou vody. Délku inkubace lze tak zkrátit i o několik měsíců a dosáhnout líhnutí ráčat již v zimních měsících (více v podkapitole 10.6.).

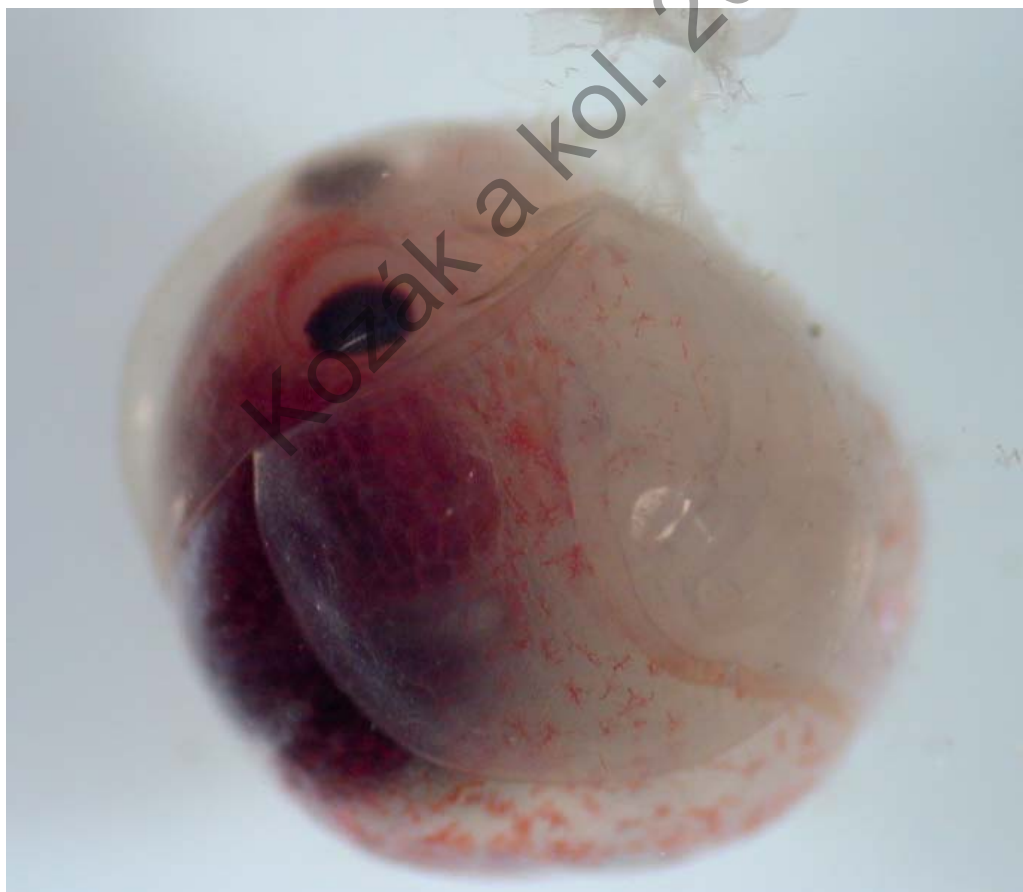


Obr. 7.8. **a** – Vajíčko v I. stádiu embryonálního vývoje; *Orconectes limosus*. **b** – III. stádium (přítomno 256 buněk, na toto stádium těsně navazuje gastrulace; *O. limosus*, 3 dny – 33 denních stupňů (d°) po kladení a oplození). **c** – IX. stádium (uprostřed zárodku je výrazně labrum, po jeho obvodu můžeme pozorovat základy antén, antenul a mandibul, dolní polovina zárodku je tvořena základem abdomenu; *Astacus astacus*, 50 dní – 801 d° před líhnutím). **d** – XI. stádium (okolo základu abdomenu (dolní polovina zárodku) jsou patrné formující se pereopody – kráčivé končetiny; *Astacus leptodactylus*, 34 dní – 508 d° před líhnutím, pozn.: na rozdíl od vajíček všech ostatních u nás se vyskytujících druhů jsou vajíčky raka bahenního výrazně oranžová). **e** – XI. až XII. stádium (přítomny jsou všechny končetiny, začíná bít srdce, dobře patrný je oční lalok – dosud bez pigmentu; *Pacifastacus leniusculus*, 29 dní – 392 d° před líhnutím). **f** – XIII. stádium (počátek tvorby očního pigmentu, často též takzvané „stádium očních bodů“; *A. leptodactylus*, 20 dní – 323 d° před líhnutím). **g** – Konec XIII. stádia (pohled na zárodek shora, oční pigment zcela dotvořený, mezi očima patrné dolu vyběhající rostrum; *A. astacus*, 15 dní – 287 d° před líhnutím). **h** – XIV. stádium (v zadní polovině hlavohruďi formující se laloky hepatopankreatu; *P. leniusculus*, 8 dní – 129 d° před líhnutím). **ch** – XV. stádium (čerstvě vylíhlý jedinec, ráče v I. vývojovém stádiu; *P. leniusculus*) (foto A. Kouba).

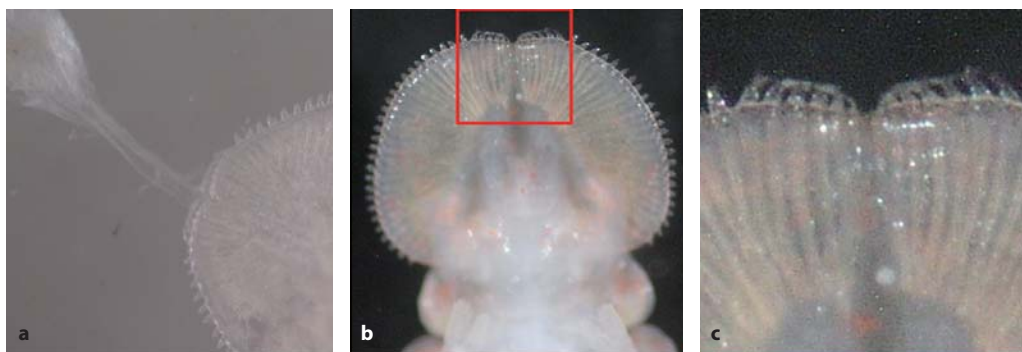
7.1.6. Líhnutí a postembryonální vývoj

„Ráčkové vylihnutí jsou velmi něžná zvířátka: Tělo jak zrnko semence, nožky jako nitky a klepítka skoro neustále na nějaké štětině matčiného těla zakotvena. Ocásek nepatrný pod břicho přehnutý; tak tráví prvé dny svého života.“
A. Kučera, Česko-Moravský Rybář, 1916

Při líhnutí dojde k prasknutí obalu vajíčka, zpravidla na protilehlé straně, na níž se nachází stopka (obr. 7.9.). Z vaječného obalu se uvolňuje jedinec v I. vývojovém stádiu. Toto stádium je k samici připevněno přes vaječný obal pomocí telsonového vlákna (obr. 7.10.), tzv. „telson thread“. Struktura vlákna vychází ze zadního okraje telsonu ráčete, kde je přichycena háčky. Druhý konec je připojený k vaječnému obalu, který je stále uchycen na pleopodech samice (Scholtz a Kawai, 2002; Vogt a Tolley, 2004). Toto vlákno je přítomno pouze po dobu několika hodin až dnů. Vlákno zabraňuje ztrátě dosud nesamostatného a málo aktivního ráčete od samice do doby jeho aktivního přichycení pomocí háčků na klepetech (viz níže) (Borisov a Tertitskaya, 2010; obr. 7.11.). Výskyt vlákna je znám u všech čeledí sladkovodních ráků, chybí ale u ostatních zástupců řádu Decapoda (Hamr, 1992; Scholtz a Kawai, 2002; Vogt a Tolley, 2004).



Obr. 7.9. Prasknutí obalu vajíčka při líhnutí (foto T. Polícar).



Obr. 7.10. **a** – Uchycení telsonového vlákna k telsonu I. vývojového stádia raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*). **b** – Telson I. vývojového stádia raka signálního (*Pacifastacus leniusculus*). **c** – Detail zahnutých háčků ve středu telsonu, k němuž je telsonové vlákno uchyceno (foto A. Kouba).



Obr. 7.11. Detail terminálních háčků klepet I. vývojového stádia raka bahenního (*Astacus leptodactylus*). Šipky ukazují protilehlé pomocné trny na vnitřní straně obou prstů. Pomocí těchto struktur je ráče schopné zůstat zachycené v matčiných pleopodech bez dodatečného vynakládání energie (foto A. Kouba).

Astacidae a východoasijské Cambaridae se vyznačují ranou nezávislostí na samici. Ta nastává již po prvním postembryonálním svlékání (tj. ve II. vývojovém stádiu). Parastacidae z jižní polokoule a severoamerické Cambaridae se vyznačují prodlouženou rodičovskou péčí. Z toho vyplývá, že se juvenilové stávají na samicích nezávislé nejdříve ve III. vývojovém stádiu (Reynolds, 2002; Scholtz a Kawai, 2002; Wetzel, 2002; Wetzel a kol., 2005). Navíc bylo u této skupiny raků popsáno ještě anální vlákno tzv. „anal thread“. Jedná se o vlákno spojující juvenila ve II. vývojovém stádiu s exuvií (svlečkou) I. vývojového stádia. Vlákno samotné je tvořeno endodermální výstelkou střeva předešlého, tedy I. vývojového stádia. Vlákno má v podstatě stejnou funkci jako vlákno telsonové ve I. vývojovém stádiu, tedy zajistit

pevné spojení II. vývojového stádia se samicí minimálně do doby, než se ráčci tohoto stádia opět přichytí k pleopodům samice (Andrews, 1907b; Hamr, 1992; Borisov a Tertitskaya, 2010). Některé druhy této skupiny však rodičovskou péčí ještě rozšířily. Například juvenilové raka *Orconectes neglectus* dosahují samostatnosti až ve svém IV. vývojovém stádiu (Price a Payne, 1984).

Krátce po vylíhnutí se juvenil snaží zachytit pomocí svých pereopodů na pleopodech samice, popřípadě jiných rácat či vaječných obalů (Vogt a Tolley, 2004). K tomuto účelu se u sladkovodních raků vyvinuly specializované struktury (Scholtz, 2002). U čeledi Astacidae a Cambaridae se jedná o zpětně ohnuté háčky na koncích daktylu a propodu prvního páru pereopodů (klepetech). Pouze doplňující úlohu zastávají klepítka na 2. a 3. a drápky na 4. a 5. páru pereopodů (Andrews, 1907a,b; Price a Payne, 1984; Sook Ko a Kawai, 2001; Scholtz a Kawai, 2002). Zpětně ohnuté háčky na klepetech se u čeledi Astacidae vyskytují pouze po dobu trvání I. vývojového stádia. U čeledi Cambaridae přetrvávají i ve II. vývojovém stádiu (Reynolds, 2002). Výjimku však tvoří východoasijské zástupce této čeledi (rod *Cambaroides*), kteří jsou v tomto znaku totožní s Astacidae a jsou od II. vývojového stádia také samostatní (Kawai a Scholtz, 2002; Scholtz a Kawai, 2002). U zástupců čeledi Parastacidae zastávají tuto funkci speciální háčky na 4. a 5. páru pereopodů. Doba trvání těchto struktur je po dobu I. a II. vývojového stádia (Sandeman a Sandeman, 1991; Hamr, 1992; Honan, 1998; Noro a kol., 2005; Burton a kol., 2007).

Jak bylo naznačeno, existují různé druhy rodičovské péče, čímž se jednotlivé druhy adaptovaly na sladkovodní prostředí. Pomocí výše zmíněných struktur raci zamezili ztrátám nesamostatného potomstva v důsledku stržení vodním proudem a útoku predátorů. Tím byl dán základ evolučního úspěchu raků Parastacidae z jižní polokoule a severoamerických Cambaridae. Existuje totiž velký kontrast mezi počtem jejich druhů a nízkou druhovou diverzitou u čeledi Astacidea a rodu *Cambaroides* (Hobbs, 1988; Scholtz a Kawai, 2002).

7.1.7. Plodnost a hodnocení plodnosti

Plodnost řadíme mezi základní reprodukční charakteristiky, je to nejvýznamnější ukazatel reprodukce a je využívána například jako základní hodnota při výzkumu dané populace raků (Lewis, 2002). Rozeznáváme několik ukazatelů plodnosti. Potenciální (ovariální) plodnost je definována počtem oocytů ve vaječnících. Pleopodální plodnost je dána počtem vajíček oplodněných a úspěšně upevněných na pleopody samice. Pleopodální plodnost je obvykle více variabilní a přirozeně nižší než plodnost ovarialní. Tato skutečnost je dána neúplnou ovulací oocytů, neoplozením všech vajíček, ztrátami nedokonale přichycených vajíček a ztrátami v průběhu inkubace (Savolainen a kol., 1997). Pleopodální plodnost může být zjišťována v různých obdobích inkubace vajíček. To je jeden z důvodů relativně velkých rozdílů mezi uváděnými hodnotami této plodnosti v různých literárních zdrojích (Abrahamsson, 1971; Söderbäck, 1995; Lewis a Horton, 1997). Pleopodální plodnost samic nám udává přesnější informace o stavu dané populace raků (Lewis, 2002). Ovariální a pleopodální plodnost samic také pozitivně koreluje s délkou těla samic (Savolainen a kol., 1997; Lewis, 2002; Nakata a Goshima, 2004). Pracovní neboli skutečná plodnost je určena počtem rácat – obvykle ve II. vývojovém stádiu po osamostatnění se od samice, někdy ale také v I. či III. vývojovém stádiu či na konci první vegetační sezóny. Plodnost u raků je druhově specifická. Konkrétní údaje o plodnosti jsou uvedeny v tab. 7.1. a u jednotlivých druhů v kapitole 5.

7.2. SPECIFIKA REPRODUKČNÍHO CYKLU RAKA PRUHOVANÉHO

S ohledem na raky vyskytující se na našem území se rak pruhovaný významně odlišuje od obecně známého modelu reprodukce jak původních evropských druhů raků, tak i od jiného invazního druhu, raka signálního. Původní evropské druhy a rak signální totiž na rozdíl od raka pruhovaného (čeleď Cambaridae) patří do čeledi Astacidae. Rak pruhovaný je zajímavý i v rámci celé čeledi Cambaridae a vůbec v rámci řádu desetinožců (Decapoda), protože je zatím prokazatelně jediným druhem, který se může rozmnožovat pohlavně i nepohlavně podle aktuálních podmínek prostředí (Buřič a kol., 2011). V případě dalších invazních druhů raků v Evropě náležících do čeledi Cambaridae (*Procambarus clarkii*, *Orconectes virilis*, *P. fallax* f. *virginalis*) lze předpokládat jisté podobnosti v životním a reprodukčním cyklu s rakem pruhovaným, ale tyto jsou zatím pouze v teoretické rovině.

7.2.1. Rychlá pohlavní dospělost a vysoká plodnost

Rak pruhovaný dospívá na poměry původních evropských raků nezvykle brzy. V obvyklých podmínkách je schopný reprodukce již ve druhém roce života (Mornot, 1988; Hamr, 2002). Někteří rychle rostoucí jedinci jsou ale schopni dosáhnout pohlavní dospělosti již na konci svého prvního léta (Kozák a kol., 2007). V porovnání s původními evropskými druhy (tab. 7.1.) tak mohou již v poloviční velikosti a při polovičním stáří produkovat stejné či větší množství potomstva, protože jejich plodnost je zároveň velmi vysoká. K tomu napomáhá i menší velikost vajíček (Kozák a kol., 2006), kterých se tak na pleopody samic raka pruhovaného vejde více než u mnohem větších samic evropských druhů. Účel této strategie je jednoduchý – v co nejkratším časovém úseku vyprodukovat co největší množství potomstva.

Tab. 7.1. Maximální délka života, stáří raků v době dosažení pohlavní dospělosti, obvyklá celková délka těla (CDT) při dosažení pohlavní dospělosti, obvyklá a maximální uváděná pleopodální plodnost a počet vajíček přepočtený na 1 mm celkové délky těla (CDT) samice pro raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*), raka říčního (*Astacus astacus*), pruhovaného (*Orconectes limosus*) a signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (Savolainen a kol., 1997; Hamr, 2002; Maguire a kol., 2002; Reynolds, 2002; Skurdal a Taugbøl, 2002; Streissl a Hödl, 2002; Huber a Schubart, 2005; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Chybowski, 2007; Kouba a kol., nepublikovaná data).

Druh	Maximální délka života	Věk při dosažení dospělosti	Obvyklá CDT (mm) při dosažení dospělosti	Obvyklá plodnost	Maximální plodnost	Plodnost na 1 mm CDT
Rak kamenáč	> 10 let	3–5 let*	50–65	40–70	< 100	0,6–1,3
Rak říční	> 20 let	3–5 let*	70–90	80–200	> 300	1,4–2,6
Rak pruhovaný	≤ 4 roky	1–2 roky	40–60	200–300	> 500	1,8–5,1
Rak signální	> 20 let	2–3 roky*	70–90	200–400	> 500	1,9–4,2

*V závislosti na podmínkách prostředí.

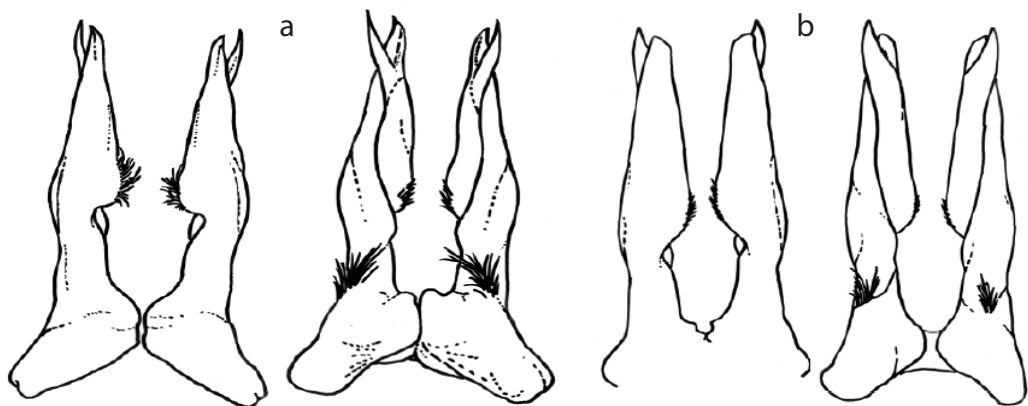
7.2.2. Význam a specifika reprodukční formy I a II u raka pruhovaného

Obecně řečeno, označení formou I (FI) či formou II (FII) znamená stav, kdy je daný jedinec v sexuálně aktivním období, tzn. že jeho pohlavní orgány jsou funkční a je schopný se úspěšně pářit (FI), respektive je v reprodukčním „mezidobí“, kdy není schopen se aktivně pářit (FII) (Hobbs, 2001). Tyto dvě formy se pravidelně střídají a jejich výskyt je znám pravděpodobně u všech samců z čeledi Cambaridae

(kromě asijských viz podkapitola 6.1.2.) (Hobbs, 1974). Sexuálně aktivní forma (FI) se vyskytuje logicky v období páření jednotlivých druhů. V období po ukončení reprodukce se samci obvykle svlékají do sexuálně neaktivní formy (FII), která se vyskytuje během vegetační sezóny a končí začátkem nové reprodukční sezóny svlékáním opět do FI (Hobbs, 2001). Jednotlivé formy samců jsou od sebe odlišitelné morfologií pářících orgánů – gonopodů a velikostí klepet. FI samci totiž disponují zpravidla většími klepety (Tierney a kol., 2008; Buřič a kol., 2010a). Recentní studie napovídají, že samice čeledi Cambaridae pravděpodobně také prochází podobnými cyklickými změnami nezávisle na faktu, že na dvě svlékání během vegetační sezóny mají méně času kvůli inkubaci vajíček a nošení potomstva (Wetzel, 2002; Buřič a kol., 2010b).

Kromě změn v morfologii gonopodů samců (obr. 7.12.), která sama o sobě ovlivňuje jejich funkčnost, se děje poměrně hodně změn i s tělesnými proporcemi jedinců, a to samců i samic. Při svlékání FI samců do FII dochází pouze k minimálnímu růstu klepet, na rozdíl od růstu těla. V poměru k délce těla se tak klepeta zmenšují a výrazně zužují. Při změně z FII do FI je tomu přesně naopak. Přestože tělesné rozměry se během tohoto svlékání zvětšují cca o 5 %, délka a šířka klepet se zvyšuje přibližně až o 15–20 % (Buřič a kol., 2010a). U samic jsou parametry během změny forem podobné, tj. minimální růst délky klepet a dokonce záporný přírůstek šířky klepet při poměrně rychlém růstu těla při svlékání z FI do FII. Šířka abdomenu se při tomto svlékání rovněž dokonce zmenšuje. Při svlékání z FII zpět do FI je pak přírůstek rozměrů klepet a šířky abdomenu 2–3krát větší než přírůstek délky těla (Buřič a kol., 2010b).

Tyto změny vycházejí velmi pravděpodobně z odlišných požadavků raků v jednotlivých obdobích roku. V období páření potřebují samci mít co největší a nejsilnější klepeta pro absolvování soubojů o samice, pro předvedení své síly před samicí, ale i pro pevné uchopení samice při páření. V průběhu vegetační sezóny, kdy je obecně agonistické chování (sociální chování spojené se souboji – střety jedinců) méně časté a prioritou je využití co největšího množství potravních zdrojů, mohou být naopak nadměrně velká klepeta problémem při lovu a manipulaci s potravou (Stein, 1976; Buřič a kol., 2010a,b). Stejně tak samice potřebují v období páření a inkubace vajíček větší klepeta, jednak pro odehnání nepreferovaných samců, ale stejně tak později pro ochranu snůšky před samci a predátory (Buřič a kol., 2010b). Význam výrazného zvětšení plochy abdomenu je potom esenciální pro přichycení co největšího množství vajíček. Tento význam stejně jako velikost klepet během vegetační sezóny odpadá. Při svlékání z FI do FII tedy raci investují veškerou energii pouze do růstu těla, v následujícím svlékání (z FII do FI) naopak do růstu reprodukčně důležitých partií těla. Obecně lze říci, že se raci tímto způsobem snaží efektivně využívat zdroje pro aktuální sezónní potřeby.



Obr. 7.12. Gonopody raka pruhovaného v sexuálně aktivní formě FI (a) a v sexuálně neaktivní formě FII (b).

(upraveno z Buřiče a kol., 2010a).

7.2.3. Podzimní a jarní období páření

Páření probíhá u raka pruhovaného na podzim v podobném období, jako je tomu u původních evropských druhů raků (van Den Brink, 1988; Holdich a kol., 2006). Na rozdíl od autochtonních druhů se ale samice raka pruhovaného páří po celé podzimní období a spermatofory samců ukládají na spodní straně těla do tzv. „*annulus ventralis*“ (Andrews, 1907b; Vogt, 2002). V některých případech je možné pozorovat páření i v průběhu zimního období (Kozák, vlastní pozorování), ale většinou páření znovu začíná s prvním jarním oteplením. Jarní období páření trvá až do nakladení vajíček samicemi většinou v dubnu až květnu (Hamr, 2002; Holdich a Black, 2007).

Přesné odborné vysvětlení toho, proč se rak pruhovaný páří ve dvou časově oddělených obdobích, zatím není k dispozici. Můžeme se však domnívat, že tento mechanismus zaručuje, že samice najde alespoň v jednom období vhodného samce pro spáření. Samice jsou totiž schopné produkovat potomstvo jak v případě páření pouze na podzim, tak i v případě, že se spářily pouze na jaře, bez významných rozdílů v plodnosti (Buřič a kol., nepublikovaná data). Dalším vysvětlením tohoto chování může být uchování spermatoforů od co největšího počtu samců, které může vést k následně vyšší genetické diverzitě potomstva. Ačkoli je toto tvrzení velmi spekulativní, důkazy o mnohonásobné paternitě u jedné snůšky vajíček jsou v rámci čeledi Cambaridae již známy (Walker a kol., 2002; Yue a kol., 2010a). Velice plastický reprodukční cyklus raka pruhovaného má ale zcela jistě účel zajistit s největší možnou pravděpodobností největší možný reprodukční úspěch, a to za jakýchkoli podmínek.

7.2.4. Fakultativní partenogeneze

Jestliže samice raka pruhovaného nejsou úspěšné v hledání vhodného samce pro spáření v průběhu podzimního ani jarního období páření, neznamená to ještě, že se nebudou účastnit reprodukce. V experimentálních podmínkách bylo prokázáno, že v případě zachování určitých podmínek prostředí (tj. fotoperioda a teplota obvyklá v daném období) jsou samice schopné reprodukce bez účasti samců, tj. partenogeneticky (Buřič a kol., 2011). U raka pruhovaného můžeme přesněji mluvit o fakultativní neboli „příležitostné“ partenogenezi. Všichni partenogeneticky vzniklí potomci nesou genetickou informaci totožnou s mateřskou, a proto se jedná o apomiktickou partenogenezi (Groot a kol., 2003) (viz podkapitola 4.5.).

Ačkoli fakultativní partenogeneze není v živočišné říši tak vzácným jevem, známá je třeba pro vířníky a buchanky (De Meester a kol., 2004) nebo žraloka kladivouna (Chapman a kol., 2007), v řádu desetinožců je výjimečná; rak pruhovaný je teprve druhým známým druhem schopným této alternativní strategie rozmnožování. Jediným doposud známým partenogeneticky se rozmnožujícím představitelem řádu byl ještě donedávna jiný rak, rak mramorovaný *Procambarus fallax* f. *virginalis* (Scholtz a kol., 2003; Martin a kol., 2010). U tohoto druhu se ale jedná o „obligátní“ partenogenezi, tzn., že se rozmnožuje pouze nepohlavně. Zjištění fakultativní partenogeneze u raka pruhovaného ale otevřelo otázku možného výskytu tohoto mechanismu i u jiného zástupce čeledi *Cambaridae*. U raka červeného byli ve volně žijící populaci zjištěni jedinci se shodným genotypem, klony, jež byly jen samičího pohlaví (Yue a kol., 2008). Také zjištěný výskyt malého počtu heterozygotních jedinců v populaci lze přičíst tomuto mechanismu (Yue a kol., 2010b). Ačkoli existují i jiné vysvětlující scénáře pro tato zjištění, fakultativní partenogeneze se díky této schopnosti u raka pruhovaného může zařadit mezi ty pravděpodobnější.

Obecně se předpokládá, že přechod samic k partenogenetickému rozmnožování je vyvolán specifickými podmínkami, např. v případě, že nejsou dostupní samci. Stále platí fakt, že preferovaným způsobem reprodukce je sexuální rozmnožování vzhledem k větší plodnosti samic při sexuálním než při asexuálním rozmnožování. Snůška „partenogenetických samic“ totiž může být o více než třetinu menší

(Buřič a kol., 2011), což je pravděpodobně dáno většími nároky na přechod ze sexuální k asexuální reprodukci, na tvorbu větších vajíček apod. Preference sexuální reprodukce a její dominance je patrná i z poznatku, že ve volně žijících populacích zatím partenogeneze nebyla odhalena. Zatím nebyla hlášena ani celosamičí populace raka pruhovaného, která by mohla znamenat, že jedna samice je schopna založit životaschopnou populaci.

7.2.5. Krátká inkubační doba

Ať se samice raka pruhovaného rozmnožují sexuálně či asexuálně, stále mají oproti autochtonním druhům jednu podstatnou výhodu. Své snůšky vajíček kladou až na jaře a účelně tak zkracují jejich inkubační dobu na pouhých 40–50 dní (Kozák a kol., 2006). Rak pruhovaný se tím vyhýbá relativně rizikové dlouhé inkubaci přes zimní období, jaká je obvyklá u evropských druhů i raka signálního (Lewis, 2002; Skurdal a Taugbøl, 2002). Rak pruhovaný tímto omezuje riziko zaplísnění vajíček, které je poměrně častým důvodem ztráty vajíček v průběhu inkubace (Kouba a kol., 2010a), nebo případného silnějšího napadení potočnicemi (Evans a Edgerton, 2002; viz také podkapitola 9.5.). Porovnání inkubační doby raka pruhovaného s autochtonními druhy u nás a rakem signálním uvádí tab. 7.2.

Tab. 7.2. Doba kladení, inkubační doba ve dnech a v denních stupních a doba líhnutí ráčat u raka kamenáče (*Austropotamobius torrentium*), raka říčního (*Astacus astacus*), pruhovaného (*Orconectes limosus*) a signálního (*Pacifastacus leniusculus*) (Abrahamsson, 1971; Hogger, 1986; Westman a Savolainen, 1995; Savolainen a kol., 1997; Lewis, 2002; Skurdal a Taugbøl, 2002; Huber a Schubart, 2005; Holdich a kol., 2006; Kozák a kol., 2006; Pöckl a kol., 2006; Chybowski, 2007; Kouba a kol., nepublikovaná data).

Druh	Kladení vajíček	Inkubační doba		Líhnutí ráčat
		Dny, měsíce	d°	
Rak kamenáč	X.–XI.	8–9 měsíců	není známá	VI.–VII.
Rak říční	X.–XI.	8–9 měsíců	~ 1 900	VI.–VII.
Rak pruhovaný	IV.–V.	37–56 dní	540–730	VI.
Rak signální	X.	166–280 dní	1 500–1 900	V.–VII.

7.3. SOUHRN NEJDŮLEŽITĚJŠÍCH ROZDÍLŮ V REPRODUKČNÍ STRATEGII A BIOLOGII RAKŮ V PODMÍNKÁCH ČR

V této části je uveden stručný souhrn rozdílné reprodukční strategie u zástupců raků, se kterými se můžeme setkat ve volných vodách ČR, ev. kteří jsou potenciální hrozbou pro naše volné vody v důsledku neuváženého vysazení jedinců z akvarijních chovů.

Astacidae (rak říční, rak bahenní, rak kamenáč, rak signální)

- K páření dochází na podzim v období od září do listopadu v závislosti na poloze lokality, především s ohledem na teplotu vody. Období páření v rámci jedné lokality trvá zhruba 1–3 týdny.
- Při páření samec přilepuje spermatofory na ventrální stranu samice v blízkosti vývodů jejích pohlavních cest (báze 3. pár pereopodů), tedy vně těla.

- Samice začne klást vajíčka v rozmezí několika dnů až týdnů (3–20 dnů) po spáření. Poté dochází k oplodnění vajíček a jejich umístění na pleopody samice, kde jsou pevně přichycena pomocí tzv. stopky často ve formě hroznů několika vajíček dohromady. Proces kladení a oplodnění trvá většinou několik hodin.
- Embryonální vývoj na pleopodech samic trvá od podzimu až do jara resp. časného léta. Přes zimní období při poklesu teploty vody pod 5–6 °C dochází ke zpomalení vývoje zárodku, tzv. diapauze, která napomáhá ke zdárnému vývoji zárodků. Doba trvání diapauzy v našich podmínkách je 3–5 měsíců v závislosti na druhu a lokalitě (diapauzu lze v kontrolovaných podmínkách prostředí zkrátit z několika měsíců pouze na několik týdnů nebo úplně vynechat – viz podkapitola 10.6.).
- K líhnutí ráčat dochází na konci jara či na začátku léta opět v závislosti na druhu raka a teplotě vody v lokalitě. Například u raka říčního probíhá v přírodních podmínkách v období od konce května do začátku července, u raka signálního již v průběhu dubna, čímž je značně zvýhodněn oproti původním druhům.
- Vylíhnutá ráčata v I. vývojovém stádiu visí v prvních hodinách až dnech nejdříve na telsonovém vlákně a poté jsou přichycena klepety opatřenými háčky. Jejich velikost je od 7 do 9 mm (hmotnost kolem 20 mg).
- K prvnímu svlékání dochází obvykle za 5–7 dní.
- II. vývojové stádium je již samostatné, ale stále ještě vyhledává ochranu samice a pohybuje se v její těsné blízkosti či na povrchu jejího těla. Samice má v tomto období stále ještě vyvinut silný mateřský instinkt s cílem chránit ráčata. Toto vývojové stádium nemá ještě vyvinutý telson. Mláďata II. vývojového stádia již přechází na exogenní výživu. Délka a hmotnost těla ráčat II. vývojového stádia dosahuje 10–12 mm a 30–40 mg (Kanta, 2007).
- Druhé svlékání probíhá mezi 13. až 20. dnem po vylíhnutí ráčat. III. vývojové stádium je již plně samostatné. Má vyvinuté všechny končetiny a ocasní vějíř je již podobný dospělci. Ráčata dosahují délky těla 13–15 mm (40–60 mg) (Kanta, 2007).
- V tomto období se mění chování samic. Samice ztrácí mateřský instinkt a začíná převažovat potřeba příjmu potravy, přičemž se za určitých podmínek může stát predátorem vlastního potomstva či potomstva ostatních samic.
- Pohlavní dospělosti je dosaženo ve věku 3–5 let v závislosti na druhu a lokalitě (u raka signálního může být i ve věku 2 let). Délka života většinou přesahuje 10 let.

Cambaridae (rak pruhovaný)

- Rak pruhovaný se v podmínkách střední Evropy páří 2× ročně, a to na jaře a na podzim, na některých lokalitách dochází případně k páření i v zimním období.
- U čeledi Cambaridae, kam patří rak pruhovaný, umísťuje samec při páření své spermatofory do tzv. semenné schránky (*annulus ventralis*) na břišní straně hrudi samice mezi jejím 7. a 8. hrudním článkem. Spermatofory proto nemůžeme na těle samice po spáření spatřit.
- V průběhu páření se navíc uplatňují i háčky na ischiu 3. páru pereopodů samce, které se zaklesávají za 4. pár pereopodů samice.
- Ke kladení vajíček dochází až po jarním období páření v dubnu až květnu. Doba inkubace je tak na rozdíl od ostatní druhů u nás zkrácena o celé zimní období (chybí období diapauzy) a trvá pouze cca 6 týdnů.
- K líhnutí ráčat dochází většinou v červnu až červenci.
- Postembryonální vývoj má svá specifika oproti našim původním druhům. I. vývojové stádium trvá pouze 1–2 dny a II. vývojové stádium, které trvá jen 3–5 dnů, je také nesamostatné, bez exogenní výživy a svým vzhledem připomíná I. vývojové stádium (velká hlavohruď a malý stočený abdomen).

- Ve třetím vývojovém stádiu se ráčata již osamostatňují a začínají přijímat potravu. Také ocasní vějíř je v tomto stádiu již plně vyvinut stejně jako u našich původních druhů.
- Růst ráčat v prvním roce života je poměrně rychlý, ale s velkými individuálními rozdíly (Kozák a kol., 2007), pohlavní dospělosti může dosáhnout již ke konci prvního roku života při velikosti 4–5 cm (tzn. že k rozmnožení může dojít již ve druhém kalendářním roce života).
- Průměrná délka života se uvádí 3 roky (2–4 roky), výjimečně se dožívá 5 a více let.

Procambarus

Jak již bylo uvedeno, zástupci rodu *Procambarus* se u nás ve volných vodách zatím nevyskytují, ale existuje reálná hrozba, že dojde k jejich záměrnému vysazení či úniku z akvarijních chovů. V Evropě je výskyt těchto druhů ve volných vodách již potvrzen. *Procambarus clarkii* je jedním z nejvýznamnějších akvakulturních druhů, a to nejen celosvětově, ale i v rámci Evropy. Produkován je především v zemích jihozápadní Evropy, jako je Španělsko a Portugalsko, nicméně k jeho vysazení a k vysazení dalších druhů rodu *Procambarus* včetně *P. fallax* f. *virginalis* došlo i v dalších zemích.

Procambarus clarkii

- Je typický velmi rychlým životním cyklem a vysokou plodností.
- Je vysoce odolný proti extrémním podmínkám prostředí. Je schopný přežívat i ve vodách, které v zimě zamrzají.
- K páření a kladení vajíček může teoreticky docházet po celý rok (v závislosti na teplotě vody a dalších podmínkách) cca v 3měsíčních intervalech.
- Samec při páření umísťuje své spermatofory do *annulus ventralis*.
- Inkubační doba vajíček činí při teplotě 22 °C pouze 2–3 týdny.
- V populacích raka červeného se mohou po celý rok vyskytovat samice nosící vajíčka či ráčata.
- Pohlavní dospělosti dosahuje již ve věku 6 měsíců.
- Délka života málokdy přesáhne 4 roky.

Rak mramorovaný *P. fallax* f. *virginalis*

- Samice raka mramorovaného jsou schopny se rozmnožovat partenogeneticky, tj. bez účasti samců. Do současné doby nebyli v Evropě pozorováni jedinci se samčími pohlavními orgány ani hermafrodité.
- Začínají se poprvé rozmnožovat již ve věku 6 měsíců ve velikosti 4 cm.
- Inkubační doba je krátká a činí pouze 2–3 týdny.
- V dobrých podmínkách se mohou rozmnožovat po celý rok v intervalech 8–9 týdnů.
- Optimální teplota je 18–25 °C. Je schopný snášet teploty pod 8 °C a nad 30 °C po mnoho týdnů. Je schopný přežít zimní období i v zamrzajících nádržích.
- Vzhledem ke způsobu rozmnožování a vysoké toleranci ke vnějším podmínkám prostředí je tento druh velkou potenciální hrozbou pro naše původní druhy. Každý chovatel by měl důsledně zabránit úniku těchto raků do volných vod.

7.4. RŮST A SVLÉKÁNÍ

„Přístupme konečně k otázce, o které často se již pojednávalo, avšak platně rozhodnuto o ní nebylo. Rak má totiž zvláštnost, kterou sdílí s rybami. Dáme-li jej do akvária, můžeme pozorovati, že vzdor přehojné potravě již neroste, zcela nestejněměrně se svlékáje anebo docela již ani se nesvlékáje.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Růst raků je charakteristický sériemi svlékání a obdobími mezi svlékáními (Lowery, 1988). Zatímco vnitřní fyziologický růst je nepřetržitý, rychlé zvýšení hmotnosti a délky těla nastane jen v období po svlékání. Přírůstek mezi jednotlivými svlékáními je proměnlivý. Tempo růstu je odlišné v závislosti na druhu raka, na pohlaví a zároveň na individuální schopnosti růstu. Počet svlékání i přírůstek po svlékání je ovlivněn celou řadou faktorů. Jedná se o faktory abiotické (teplota, fotoperioda, chemismus vody atd.) a biotické (hustota populace, potrava, substrát, predace). Obecně lze říci, že rychlost růstu se s postupujícím věkem snižuje z důvodu snížení frekvence svlékání a procentního přírůstku.

Růst koryšů může být buď izometrický nebo alometrický, kdy některé části těla rostou rychleji než ostatní. O izometrickém růstu hovoříme zejména u juvenilů. U raků je alometrický růst abdomenu a klepet jedním z projevů sexuálního dimorfismu. U mnoha druhů raků je růst abdomenu juvenilních jedinců a samic veskrze izometrický, zatímco abdomen samic vykazuje od období před pohlavním dospíváním pozitivní alometrii ve smyslu jeho větší šířky. Naproti tomu růst klepet je izometrický u juvenilních jedinců a u samic, zatímco u samic se stupeň alometrie při svlékání před pubertou zvyšuje. Tato rozdílnost v růstu má i komerční dopad, jelikož samci mají oproti samicím více svaloviny (masa) v klepetech a naopak méně v abdomenu. U některých druhů z čeledi Cambaridae dochází při svlékání k cyklickým změnám formy růstu z alometrického na izometrický a naopak (Reynolds, 2002; viz také podkapitola 7.2.2.).

7.4.1. Svlékání

„Jelikož rak jest tak tvrdým krunýřem obklopen, nemohl by nikterak růsti; proto postarala se příroda o pomoc tím, že mu umožnila svlékati se.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Tělo členovců je chráněno tvrdým a zpevněným chitinózním krunýřem. Krunýř těla raků je obecně masivnější než krunýř krevet, které dosahují s raky srovnatelné velikosti těla. Krunýř je u koryšů tvořen převážně chitinem a je inkrustován zejména uhličitánem vápenatým a dále fosforečnanem vápenatým. Tato jejich ochrana jim umožnila ovládnout širokou škálu vodních prostředí. Pevný krunýř však pro tuto skupinu živočichů znamená určité omezení v jejich růstu. Krunýř dovoluje rakům v každém období mezi jednotlivými svlékáními dosáhnout jen určité velikosti těla. Poté, kdy je velikost krunýře již nedostatečná vzhledem k velikosti těla raka, dochází k unikátnímu procesu svlékání (ekdyze). Tento proces je jeden z nejdominantnějších životních cyklů raků, kterému je podřízen veškerý management chovu, ochrany a lovu raků. Raci tráví významnou část svého života přípravou nebo naopak zotavováním se z procesu svlékání. Svlékání je událost, při které dochází k celé řadě fyziologických, biochemických a v neposlední řadě i anatomických změn. Jedná se taktéž o vysoce rizikové období se specifickým způsobem chování, omezeným způsobem příjmu potravy a nebezpečím selhání samotného procesu svlékání či predace ze strany přirozených nepřátel i jiných raků (Reynolds, 2002).

Po celou dobu procesu výměny krunýře je hlavním řídicím systémem endokrinní soustava. Činnost endokrinního systému ovlivňují vnitřní (výživný a zdravotní stav) i vnější faktory (teplota, fotoperioda,

chemické složení vody atd.). Proces výměny krunýře je způsoben fyziologickými změnami, které jsou podmíněné hormony produkovanými X-orgánem spolu se sinusovou žlázou a Y-orgánem. X-orgán spolu se sinusovou žlázou inhibují proces svlékání. Orgán X se sinusovou žlázou se nacházejí v očních stopkách raků a jsou nejvíce studovaným endokrinním orgánem raků. Tento orgán je analogem hypofýzy obratlovců. Odstranění očních stopek u raků způsobuje změny ve frekvenci procesu svlékání. Párový Y-orgán je uložen za jícnem a mandibulárním orgánem a je zakryt *dorsoventrálním* svaelem. Tento orgán vypadá jako hypertrofovaná část hypodermální pokožky. Během cyklu svlékání prodělává Y-orgán cyklické změny, které jsou výrazné v období před svlékáním. Y-orgán má typické prvky buněk syntetizujících steroidy s velkým množstvím mitochondrií a sekrečních měchýřků, které jsou hojně hlavně během období před svlékáním. Y-orgán syntetizuje hormon *ekdyzon* a jeho deriváty. Tyto hormony se řadí mezi steroidy a regulují somatický růst a regeneraci jednotlivých partií těla. Celý proces svlékání je energeticky náročný, a proto je spotřeba energie na jeho provedení kryta tukovou rezervou z hepatopankreatu (Reynolds, 2002).

Proces svlékání (ekdyze, *ecdysis*) je shodný jak u raků dospělých, tak i u juvenilních stádií raků a lze ho rozdělit na 4 základní fáze (Reynolds, 2002):

- **preecdysis** – příprava ke svlékání krunýře;
- **ecdysis** – vlastní svlékání krunýře;
- **postecdysis** – období po výměně krunýře;
- **interecdysis** – období mezi výměnami krunýře.

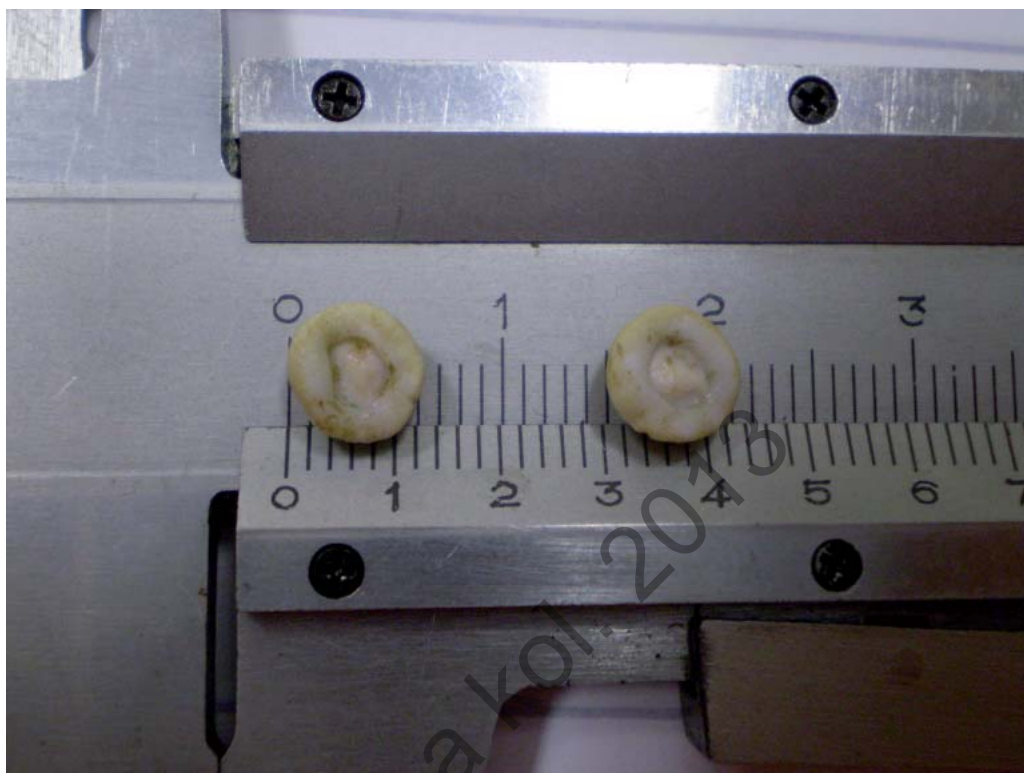
V přírodních podmínkách dochází u dospělých raků k synchronizaci svlékání. Je to jakási ochrana před vzájemným kanibalismem svlečených (zranitelnějších) raků na dané lokalitě. Stádium před výměnou (*preecdysis*) trvá např. u raka říčního 20 až 25 dnů. V tomto období raci omezují příjem potravy, jsou méně pohybliví a často se skrývají. Stoupá spotřeba kyslíku a do tkání se dostává větší množství vody. Dochází k postupnému uvolňování minerálních látek z krunýře, což má za následek ztenčení a změknutí kutikuly hlavně na bocích hlavohrudí. Činností epidermálních buněk chitinogenní vrstvy se z krunýře raků postupně odbourávají vápnité soli. Celkově je z kutikuly odvedeno cca 10% minerálů, které jsou odváděny hemolymfou do rakůvek (gastrolitů), dříve nazývaných „račí oči“.

„Mylná jest domněnka, že „račí oka“ při svlékání spolu se vyvrhují. Na důkaz toho se ukazuje na to, že taková zrna tam lze nalézt, kde se raci svlékali. To však děje se tím, že v tomto období, které ne pro všechny raky najednou nastává, právě svlečení bezbranní raci od svých soudruhů někdy bývají napadeni a až na tvrdá a neztrávitelná zrna snědení.“
A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Gastrolity (obr. 7.13.) jsou párové diskovité útvary bílé až namodralé barvy, uložené mezi *kutikulou* a *epidermis* stěny žaludku. Jejich funkce spočívá převážně v ukládání vápenatých sloučenin v podobě uhličitanu vápenatého z hemolymfy. Před svlékáním dochází k velkému nárůstu *gastrolitů* až na velikost kolem 10 mm. Bezprostředně po svlékání sestoupí do dutiny předního střeva, kde se rozloží, a jejich obsah se resorbuje epitelem střevní dutiny a hepatopankreatu. Nicméně množství minerálů uložených v *gastrolitech*, sloužících jako zásoba pro následnou rekalcifikaci, tvoří pouhých 10% z celkové potřeby raků (Lowery, 1988). Stavební látky krunýře se ukládají i do hepatopankreatu.

V závěrečné fázi před vlastním svlékáním dochází k velkému zvýšení spotřeby kyslíku až na hranici převyšující 1 900% normální spotřeby. Dochází k pohlcení většího množství vody, která má za následek nárůst hydrostatického tlaku.

Vlastní výměna (*ecdysis*) začíná prasknutím krunýře na hřbetní straně mezi hlavohrudí a abdome-nem. Rak nejprve odklopí karapax a vytáhne hlavohruď a poté prudkými pohyby vyprostí ze starého



Obr. 7.13. *Gastrolity neboli rakůvky* (foto M. Buřič). Čísla horní stupnice udávají délku v centimetrech.

krunýře abdomen, klepeta a ostatní končetiny (obr. 7.14.). Tělo raků je vlivem přijmutí většího množství vody měkké a zranitelné, a proto v tomto stádiu raci většinou zalézají do úkrytů a vyhýbají se vzájemnému kontaktu. Vlastní doba svlékání netrvá déle než několik minut, výjimečně hodin a jedná se o nejnáročnější období v celém cyklu svlékání. Kompletní výměna krunýře zahrnuje odloučení kutikuly ze všech ektodermálních partií těla (i z povrchu očí, tykadel, žaber, žaludku a konečníku). Pod svléknutou starou kutikulou se již nacházejí její nové, dosud měkké vrstvy. Při procesu svlékání nezřídka dochází ke ztrátě některé z končetin. Špatný zdravotní stav a případně nevhodné podmínky vnějšího prostředí mohou vést ke komplikacím při výměně krunýře, nebo dokonce k jejímu selhání a úhynu jedince.

Období po svlékání (*postecdysis*) je pro raka velice náročné kvůli potřebě minerálních látek, a to především vápníku. Po svlečení dochází k uvolnění zásobních látek z hepatopankreatu a gastrolitů, které slouží pro rekalcifikaci důležitých částí těla (klepeta, kráčivé nohy, kusadla, čelisti, čelistní končetiny a žaludku). Potřebu minerálů také někdy částečně vyrovnává požíváním starého krunýře. Remineralizace probíhá tak, že krunýř je nejprve vytvrzen chitinem a pak kalcifikován. Během tvrdnutí krunýře rak stále roste. Tělní zásoby jsou využity během 24 hodin pro rekalcifikaci ústních partií kvůli rychlému zahájení příjmu potravy. Rekalcifikace těla raků je kompletní během 2–4 dnů (i když pravděpodobně probíhá velmi pomalu celou periodu mezi svlékáními). Po tomto kroku začíná rak opět přijímat potravu.

V období mezi svlékáními (*interecdysis*) mají raci plně vyvinutý kalcifikovaný krunýř, normálně přijímají potravu a vytvářejí si zásobní látky pro další cyklus (Reynolds, 2002).



Obr. 7.14. Svlekání raka bahenního (*Astacus leptodactylus*) (foto M. Bláha).

Faktory ovlivňující růst a svlekání

Faktory ovlivňující růst a svlekání můžeme rozdělit na abiotické a biotické. Mezi abiotické patří zejména teplota vody, obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě, pH, kvalita vody a struktura habitatu. Mezi faktory biotické řadíme potravu, vnitro-populační vztahy, jako je hustota populace, věk nebo fáze reprodukčního cyklu (Reynolds, 2002). Potravu, teplotu a hustotu populace můžeme zařadit mezi nejvýznamnější faktory ovlivňující celý životní cyklus raků, ale na rychlost růstu působí významně i celá řada jiných faktorů (pH, obsah rozpuštěných látek, výživný stav aj.).

Faktory abiotické

Teplota vody. Teplota vody je velmi významným faktorem ovlivňujícím příjem potravy, přežití, reprodukci a má vliv také na rychlost a počet svlekání. Optimální teplota či její rozmezí je druhově specifická. Například u raka říčního se růst a svlekání zastavuje na podzim při poklesu teplot pod 10 °C a jako optimální teplotní rozmezí pro raka říčního se uvádí 16–24 °C. Při nižších teplotách vody dochází ke zpomalení příjmu potravy a nižším přírůstkům. Náhlé kolísání teplot během roku a hodnoty přesahující teplotní optimum mohou vést ke zpoždění svlekání a v krajních případech až k úhynu raků. Vyšší teploty mají pozitivní vliv na častější svlekání během roku. Tato zdánlivá výhoda však může být na úkor přežití.

Kyslík. Obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě je velmi důležitý obzvláště pro studenomilné raky a je jedním z limitujících faktorů pro jejich růst a přežití. Teplomilní raci (Cambaridae a Parastacidae) mají nároky na kyslík nižší. Vyšší obsah kyslíku má vliv na vyšší potravní aktivitu a tedy i na růst, obvykle se

zkracuje období mezi svlékáním. Naopak nízké hodnoty či kolísání v průběhu dne vedou ke snížení potravní aktivity a frekvence svlékání a k nižším přírůstkům. Obecně lze uvést, že obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě by pro evropské druhy raků neměl klesat pod 7 mg.l^{-1} a obsah kyslíku pod 3 mg.l^{-1} je kritickou hranicí. Nicméně, jak dokládají některé studie, raci dokáží krátkodobě přežít i v podmínkách takto nízkého obsahu rozpuštěného kyslíku (Svobodová a kol., 2009).

Fotoperioda. Zatímco teplota vody má vliv zejména na metabolické procesy uvnitř těla raků, efekty světelného režimu jsou více specifické a také méně probádané. Uvádí se, že delší světelný režim působí pozitivně na počet svlékání, ale podmínky stálého světla, popř. tmy, mají spíše vliv negativní. Manipulaci s fotoperiodou lze docílit svlékání raků i mimo běžné období.

Chemické složení vody. Nejdůležitějšími chemickými vlastnostmi vody ovlivňujícími životní projev a růst raků jsou pH, obsah vápníku a obsah organických a cizorodých látek.

Chemická reakce vody – pH je důležitým faktorem ovlivňujícím růst a svlékání raků. Pro raka říčního lze za optimální hranici pH považovat hodnoty pohybující se v rozmezí 7,0–8,7 (Renz a Breithaupt, 2000). Na většinu raků působí negativně pH pod 5,5. Při nízkých hodnotách pH dochází u raků ke zhoršení příjmu a absorpci vápníku (Ca^{2+}) a tím k redukci kalcifikace krunýře, k vyšší citlivosti vůči onemocnění, predacnímu tlaku a problémům s připevňováním vajíček. Při vyšších hodnotách pH se může zase projevit negativní účinek toxicity amonných iontů (Svobodová a kol., 2009).

Koncentrace vápníku. Jedním z nejdůležitějších minerálních prvků pro raky je vápník. Zvýšená potřeba vápníku se projevuje zejména v období po svlékání. Vápník je většinou limitním faktorem v kyselých vodách. Měkká voda může u koryšů způsobit změknutí krunýře. Optimální množství vápenatých a hořečnatých iontů ve vodě se uvádí $100\text{--}150 \text{ mg.l}^{-1}$. Experimentální studie ukazují, že se snižují možnosti přežití koryšů a zpomaluje se jejich růst, pokud je koncentrace vápníku ve vodním prostředí menší než 5 mg.l^{-1} , pod touto hranicí není také možná kompletní kalcifikace krunýře (Rukke, 2002). Koncentrace vápníku má také vliv na velikost jedinců. Při nižší koncentraci je velikost i přírůstek raků menší.

Obsah organických a cizorodých látek. Kontaminující látky jako fenoly, pesticidy, PCB a těžké kovy způsobují snížení růstu a frekvence svlékání. Při vyšších koncentracích těchto cizorodých látek ve vodním prostředí často dochází až k úhynu. Tolerance raků k různým druhům kontaminantů je nejen druhově specifická, ale závisí na mnoha dalších faktorech (Kouba a kol., 2010b).

Faktory biotické

„Rak je zvíře dravé, jehož veškeren život jest ustavičný boj. V boji tom napadá a požírá často i své slabší druhy.“
Ottův slovník naučný, 1904

Hustota populace. Hustota populace ovlivňuje aktivitu, růst, přežití a svlékání raků. Vlivem vysoké hustoty populace může docházet k nedostatku úkrytů a zdrojů potravy. V některých případech může dojít i ke zhoršení některých parametrů kvality vody, jako je obsah rozpuštěného kyslíku ve vodě. Naopak vyšší nabídka úkrytů a potravy spolu s nižším predacním tlakem má pozitivní vliv na hustotu populace. Evropským druhům raků obecně vyhovují stojaté či tekoucí vody s dostatkem úkrytů ve formě kamenů či kořenového systému stromů (obr. 7.15.). Dospělí raci převážně využívají ponořené kořenový systém stromů, který vytváří dostatek úkrytů, či břehy s kamenným záhozem nebo měkkým substrátem umožňujícím hloubení nor. Naproti tomu juvenilní stádia využívají jako úkryty makrofyty, která zároveň slouží i jako zdroj potravy či mělké štěrkové partie toků, které skýtají rozdílnou velikost úkrytů podle velikosti rácat. Dostatečný počet úkrytů je nezbytný pro optimální růst a přežití juvenilních stádií. Při jejich nedostatku dochází ke snížení růstu a ke zvýšení agresivity a konkurence mezi raky. Při nedostatku úkrytů jsou raci zároveň vystaveni zvýšenému predacnímu tlaku, zejména v období ekdyze. Hustota



Obr. 7.15. *Kořenový systém stromů skýtá vhodné úkrytové možnosti pro raky (foto P. Kozák).*

populace je závislá na druhu raka, lokalitě a mnoha dalších faktorech. Na mnoha lokalitách je hustota raků menší než 1 rak na m^2 , ale naopak můžeme najít lokality s hustotou vyšší než 10 raků na m^2 (Hogger, 1988).

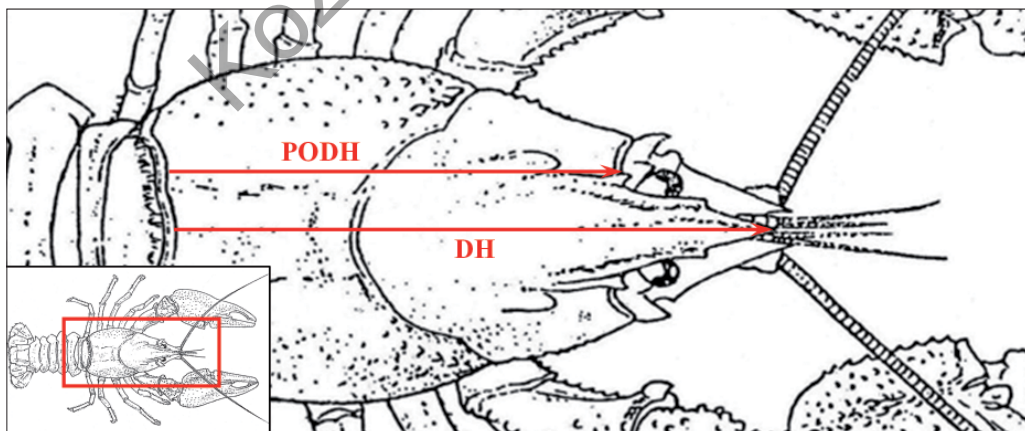
Potrava. Potrava je důležitým faktorem ovlivňujícím rychlost růstu, přežití, svlékání a úspěšnou reprodukci. Množství přijaté potravy nejvíce ovlivňuje teplota vody a obsah rozpuštěného kyslíku. Při nedostatku vhodné potravy raci redukují svůj růst a hrozí nebezpečí vysokých ztrát v důsledku kanibalismu. Pro odpovídající rychlost růstu je důležité i složení potravy (více v podkapitole 7.5.).

Hodnocení růstu

Růst raků je obvykle determinován vnějším měřením určité části těla anebo hmotnostním přírůstkem. Měří se obvykle celková délka (od špičky rostra po konec telsonu) (obr. 7.16.), délka karapaxu (od špičky rostra ke konci karapaxu), ev. postorbitální délka karapaxu (od oční jamky po konec karapaxu) (obr. 7.17.). Pro různé srovnávací a detailnější studie se mohou měřit další rozměry. Jedním z hodnotných ukazatelů je přírůstek po svlékání.



Obr. 7.16. Způsob měření celkové délky těla raků. Zde II. vývojové stádium raka říčního (*Astacus astacus*). Šipky označují konec rostra a telsonu (foto A. Kouba).



Obr. 7.17. Způsob měření délky hlavohrudi (DH) a postorbitální délky hlavohrudi (PODH) u raků (upraveno z Krupauera, 1968).

Přírůstek po svlékání (PP) je vyjadřován většinou jako procentický přírůstek karapaxu po svlékání ($PP = (CL_{po} - CL_{před}) \times 100 / CL_{před}$, kde $CL_{před}$ je délka karapaxu před a CL_{po} je délka karapaxu po svlékání) (Reynolds, 2002). Používá se jak při experimentálních studiích v kontrolovaných podmínkách prostředí, tak v terénu, kde se pro tyto účely využívá individuální značení raků (viz podkapitola 11.3.) a jejich zpětné odlovy. Přírůstek po svlékání se pohybuje většinou mezi 5–10 %.

Hmotnostní přírůstek po svlékání (W) je procentický přírůstek po svlékání a je vyjádřen vzorcem: $W = (W_{po} - W_{před}) \times 100 / W_{před}$, kde $W_{před}$ je váha před a W_{po} po svlékání (Reynolds, 2002).

Specifickou rychlost růstu (SGR) vypočítáme dle Reynoldse (2002) podle vzorce:

$$SGR = (\ln(W_t) - \ln(W_i)) \times 100 / T,$$

kde W_t = okamžitá hmotnost; W_i = počáteční hmotnost; T = doba ve dnech

Dobu mezi svlékáním (T_{im}) vypočítáme podle vzorce:

$$T_{im} = T_{n+1} - T_n \text{ (dny)},$$

kde T_n = datum n-tého svlékání; T_{n+1} = datum n + 1 svlékání

Roční přírůstek (g) vypočítáme:

$$g = \log_e W_t / W_o,$$

kde W_o je váha na začátku a W_t na konci 12měsíční periody.

Věk – určení věku

Problém určení stáří u bezobratlých spočívá v absenci periodicky dorůstajících tvrdých částí těla, pomocí nichž by se dalo jednoduše určit stáří nalezených jedinců. Vzhledem k problematickému určení stáří lze obtížně určit i přírůstky v jednotlivých stádiích růstu (Reynolds, 2002). Počet svlékání i přírůstek po svlékání je velmi variabilní, závisí na mnoha faktorech, a nemůže být tudíž použit jako relevantní k určení věku raků. Jinou metodou určení věku je měření lipofuscinu v nervové tkáni. Lipofuscin je všudypřítomný pigment podílející se na stárnutí pokožky, který se hromadí v těle v průběhu celého života (Sheehy a Wickins, 1994). I tato metoda není prozatím evaluována a kromě toho napovídá více o fyziologickém stárnutí než o stárnutí chronologickém. Proto nezbývá než při hodnocení populací využít velikostní histogram, který teoreticky může dát základní informace o věkové struktuře, leckdy ale může být tato informace nepřesná, až mylná.

7.5. POTRAVA A KRMENÍ

„Jinou politování hodnou obětí raka stává se mírumilovná žabka... Je ještě mladá a nezkušená a oddá se na přístupném místě na nízkém kořenu sladkému odpočinku. Obrněná přišera dlouho však již její příchod pozorovala... Najednou cítí se žába za nohu uchopena, a již druhý bolestný stisk pociťuje ve slabínách, a přes všechny odpor je do loupežnické díry vtažena, aby tam pozvolnou trapnou smrtí sešla.“

A. Scribani, Rak a jeho chov, 1894

Raci jsou všežravci využívající všechny pro ně dostupné zdroje potravy. Ve vodním ekosystému plní významnou roli konzumenta, mohou působit jako predátoři jiných vodních bezobratlých živočichů a současně představovat složku potravy jiných vyšších živočichů (Reynolds, 2011). Mezi významné složky jejich potravy patří detrit, řasové nárosty, makrofyta, bezobratlí (včetně raků), ryby či jejich jikry. Složení přirozené potravy se u raků mění s jejich věkem. Ústní dutina raků se v průběhu jejich života přizpůsobuje různému způsobu příjmu potravy. Ráčata přijímají potravu filtrováním drobných vodních

bezobratlých a seškrabáváním vodních řas. Starší raci začínají přijímanou potravu drtit a hlavní složkou jejich potravy jsou vodní rostliny (např. parožnatka, růžkatec, vodní mor kanadský) a detrit. Složení potravy se v přírodních podmínkách mění i v průběhu roku, kdy je závislé především na potravní nabídce, ale také na fázi svlékání a rozmnožování raků (Goddard, 1988).

Krmiva pro chov raků

Přirozená potrava tvoří důležitý zdroj živin v chovech raků a v polointenzivních chovech ji mohou raci využívat až z 50 %. Mezi tyto zdroje můžeme zahrnout vodní rostliny, zooplankton, zoobentos popř. i některé další vodní živočichy.

Evropské chovy raků jsou obvykle založeny na rybniční produkci ze zooplanktonu, bentosu, řas, vodních rostlin atd., s doplňkem rybního masa, granulí pro ryby nebo rostlinného krmiva. V rybničních odchovech jsou raci často přikrmováni např. brambory, jablky, obilninami, předvařenou kořenovou zeleninou nebo měkkými vodními porosty. Kromě toho jsou v Evropě dostupná peletovaná krmiva, ale jejich použitelnost je omezená (zejména ekonomicky).

Umělá krmiva. Nedostatek vědomostí o detailně vyváženém krmivu pro raky brzdí vývoj intenzivních chovů a rozšiřování chovů polointenzivních. Přitom raci umělé krmivo ochotně přijímají a v případě použití vhodného krmiva i uspokojivě přirůstají. Umělá krmiva by měla rakům plně nahradit přirozenou potravu (nebo ji vhodně doplňovat) se současným dosažením co nejrychlejšího růstu. Nezáleží však jen na složení předkládaného krmiva.

Nejdůležitější charakteristikou umělého krmiva (granulí, pelet) pro raky, společně s jeho složením, je odolnost proti rozpadu a s tím související vyplavování živin. Krmivo tedy musí obsahovat pojídlo, které je činí co nejdéle vodotěsné.

U juvenilů raka říčního je vhodné používat krmiva s nízkým obsahem tuků, u adultních raků se obsah tuků v krmivu zvyšuje. Denní krmná dávka v přepočtu na hmotnost těla se pohybuje u pohlavně dospělých raků od 0,3 do 1,0 % a u juvenilních jedinců od 1 do 4 %. Ráčata v prvním roce života je ale nutné krmit *ad libitum* (dle libosti). Množství přijaté potravy je nejvíce ovlivněno teplotou a obsahem kyslíku ve vodě. Maximální látková výměna probíhá v období teplotního optima, které je v případě raka říčního mezi 16–24 °C (Füeder a kol., 2006), přičemž Jussila (1997) toto optimum zužuje na 17–21 °C.

Pokud uvažujeme o použití krmných směsí pro ryby, je nutné přihlídnout ke složení směsí (výrobce jej obvykle uvádí na obalu) a k nárokům raků popsaných výše. Nevhodná jsou rychle rozpadavá krmiva. Vzhledem k vysokému obsahu tuků jsou méně vhodná krmiva pro lososovité ryby, kvůli své široké dostupnosti jsou však přesto obvykle využívána.

Potřeba živin

Raci potřebují přijímat potravu bohatou na energii, která je nutná pro zachování základních tělesných funkcí. Dostatečný příjem energie zajišťuje rychlý růst raků. Energie v přijímané potravě ovlivňuje pohlavní zralost raků, plodnost, úspěšnou reprodukci a konkurenceschopnost raků. Je důležité si uvědomit, že raci mají oproti rybám velmi dobrou schopnost využívat sacharidy z krmiv a naopak nejsou schopni využívat větší obsah tuků. Raci vykazují nejvyšší růst při použití krmiv s 40 % obsahem proteinů a nízkým obsahem tuku (5 %) (Ackefors a kol., 1992). Nutriční nároky raků se mění i s věkem.

Bílkoviny. Optimální obsah bílkovin pro raka říčního v krmivu činí 25–30 % (Ackefors a kol., 1992). Bílkoviny jsou zdrojem esenciálních aminokyselin a energie. Esenciální aminokyseliny pro raky jsou

v podstatě stejné jako pro ostatní živočichy. Vhodný poměr aminokyselin v krmivu pro raky může být určen analýzou složení račí svaloviny a celého těla. Zdrojem proteinů v umělém krmivu jsou většinou směsi obsahující rybí moučku, popř. moučku z jiných koryšů. Dále se využívá i sójová moučka.

Tuky. Raci mají nízké požadavky na obsah tuků. Obsah tuku 0,1–3,0 % se pro raky ukázal jako adekvátní, pakliže jsou zahrnuty steroly a polynenasycené mastné kyseliny jako kyselina linolová (18:2 n-6), linolenová (18:3 n-3), eikosapentaenová (20:5 n-3) a dokosaheptaenová (20:6 n-3). Obsah tuků nad 10 % může redukovat růst raků popř. působit škodlivě (Ackefors a kol., 1992), i když v některých studiích je dosaženo dobrých výsledků i při použití krmiv s vysokým obsahem tuků (většinou ale v kombinaci s přirozenou potravou) (González a kol., 2008). Kromě obsahu a složení tuků a bílkovin je velmi důležitý i poměr bílkovin a energie. Optimální poměr bílkovin a energie v krmivech se pohybuje od 27 do 37 mg.MJ⁻¹. Obvyklým zdrojem tuků v krmivech jsou jak živočišné moučky, tak rostlinné oleje.

Sacharidy. Požadavky na obsah sacharidů jsou poněkud nejasné, ale raci snadno využívají diety s vysokým obsahem sacharidů a komerční krmiva pro odkrm raků obvykle obsahují 25 a více procent sacharidů. Obvyklým zdrojem sacharidů v krmivech je škrob nebo jiné rozpustné polysacharidy, které se používají jako alternativní zdroj energie místo bílkovin.

Doplňkové látky. Karotenoidy jsou nepostradatelnou součástí výživy raků a jejich nedostatek může způsobovat změny v pigmentaci krunýře i redukcii růstu. Do krmiv pro raky je žádoucí rovněž přidat směs vitamínů. Detailní informace o nárocích na obsah vitamínů jsou ale nejasné. Dobrých výsledků bylo dosaženo u krmiv s přídatkem vitamínu C a astaxantinu. Jedním z nejdůležitějších minerálních prvků přidávaným do krmiv pro raky je vápník.

LITERATURA

- Abrahamsson, S., 1971. Density, growth and reproduction in populations of *Astacus astacus* and *Pacifastacus leniusculus* in an isolated pond. *Oikos* 22: 373–380.
- Ackefors, H., Castell, J.D., Boston, L.D., Raty, P., Swensson, M., 1992. Standard experimental diets for crustacean nutrition research. II. Growth and survival of juvenile crayfish *Astacus astacus* (Linné) fed diets containing various amounts of protein, carbohydrate and lipid. *Aquaculture* 104: 341–356.
- Alwes, F., Scholtz, G., 2006. Stages and other aspects of the embryology of the parthenogenetic Marmorkrebs (Decapoda, Reptantia, Astacida). *Development Genes and Evolution* 216: 169–184.
- Andrews, E.A., 1907a. The attached young of the crayfish *Cambarus clarkii* and *Cambarus diogenes*. *The American Naturalist* 41: 253–271.
- Andrews, E.A., 1907b. The young of the crayfishes *Astacus* and *Cambarus*. *Smithsonian Contribution to Knowledge, Part of Volume XXXV, No. 1718*. Smithsonian Institution. Washington, 79 pp.
- Borisov, R., Tertitskaya, A., 2010. The process of caudal fan formation in freshwater crayfish. *Freshwater Crayfish* 17: 235–238.
- Burton, T., Knott, B., Judge, D., Vercoe, P., Brearley, A., 2007. Embryonic and juvenile attachment structures in *Cherax cainii* (decapoda: Parastacidae): Implications for maternal care. *The American Midland Naturalist* 157: 127–136.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2010a. Moulting and growth in relation to form alternation of male spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus*. *Zoological Studies* 49: 28–38.
- Buřič, M., Kouba, A., Kozák, P., 2010b. Intra-sex dimorphism in crayfish females. *Zoology* 113: 301–307.
- Buřič, M., Hulák, M., Kouba, A., Petrusek, A., Kozák, P., 2011. A successful crayfish invader uses facultative parthenogenesis: a novel reproductive mode in decapod crustaceans. *PLoS ONE* 6: e20281.
- De Meester, L., Gómez, A., Simon, J.C., 2004. Evolutionary and ecological genetics of cyclical parthenogens. In: Moya, A., Font, E. (Eds), *Evolution: From Molecules to Ecosystems*. Oxford University Press, Oxford, pp. 122–134.
- Dubé, P., Portelance, B., 1992. Temperature and photoperiod effects of ovarian maturation and egg laying of the crayfish, *Orconectes limosus*. *Aquaculture* 102: 161–168.
- Evans, L.H., Edgerton, B.F., 2002. Pathogens, parasites and commensals. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 377–438.
- Füreder, L., Edsman, L., Holdich, D.M., Kozák, P., Machino, Y., Pöckl, M., Renai, B., Reynolds, J.D., Schulz, H., Schulz, R., Sint, D., Taugbol, T., Trouilhé, M.C., 2006. Indigenous crayfish habitat and threats. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J., Haffner, P. (Eds), *Atlas of crayfish in Europe*. Muséum National d'Histoire Naturelle, Paris, pp. 25–48.
- Gherardi, F., 2002. Behaviour. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 258–290.
- Goddard, J.S., 1988. Food and Feeding. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 145–166.
- González, A., Celada, J.D., González, R., García, V., Carral, J.M., Sáez-Royuela, M., 2008. *Artemia nauplii* and two commercial replacements as dietary supplement for juvenile signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Astacidae), from the onset of exogenous feeding under controlled conditions. *Aquaculture* 281: 83–86.
- Groot, T.V.M., Bruins, E., Breeuwer, J.A.J., 2003. Molecular genetic evidence for parthenogenesis in the Burmese python, *Python molurus bivittatus*. *Heredity* 90: 130–135.

- Hamr, P., 1992. Embryonic and postembryonic development in the Tasmanian freshwater crayfishes *Astacopsis gouldi*, *Astacopsis franklinii* and *Parastacoides tasmanicus tasmanicus* (Decapoda: Parastacidae). Australian Journal of Marine and Freshwater Research 43: 861–878.
- Hamr, P., 2002. *Orconectes*. In: Holdich, D.M. (Ed.), Biology of Freshwater Crayfish. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 585–608.
- Hobbs, H.H., 1974. Synopsis of the Families and Genera of Crayfishes (Crustacea: Decapoda). Smithsonian Contributions to Zoology 164, p. 33.
- Hobbs, H.H., Jr., 1988. Crayfish distribution, adaptive radiation and evolution. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation. Croom Helm Ltd., London, pp. 52–82.
- Hobbs, H.H., III., 2001. Decapoda. In: Thorp, J.H., Covich, A.P. (Eds), Ecology and Classification of North American Freshwater Invertebrates, 2nd edition. Academic press, London, pp. 955–1001.
- Hogger, J.B., 1986. Aspects of the introductions of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus* (Dana), into the southern United Kingdom. 1. Growth and survival. Aquaculture 58: 27–44.
- Hogger, J.B., 1988. Ecology, population biology and behaviour. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation. Croom Helm Ltd., London, pp. 114–166.
- 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., Black, J., 2007. The spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Rafinesque, 1817) [Crustacea: Decapoda: Cambaridae], digs into the UK. Aquatic Invasions 2: 1–16.
- Holdich, D.M., Haffner, P., Noël, P., Carral, J., Füreder, L., Gherardi, F., Machino, Y., Madec, J., Pöckl, M., Śmietana, P., Taugbol, T., Vigneux, E., 2006. Species files. In: Souty-Grosset, C., Holdich, D.M., Noël, P.Y., Reynolds, J.D., Haffner, P. (Eds), Atlas of Crayfish in Europe. Muséum national d'Histoire naturelle, Paris, pp. 49–130.
- Honan, J.A., 1998. Egg and juvenile development of the Australian freshwater crayfish *Euastacus bispinosus* Clark (Decapoda: Parastacidae). Proceedings of the Linnean Society of New South Wales 119: 37–54.
- Huber, M.G.J., Schubart, C.D., 2005. Distribution and reproductive biology of *Austropotamobius torrentium* in Bavaria and documentation of a contact zone with the alien crayfish *Pacifastacus leniusculus*. Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture 376–377: 759–776.
- Huxley, T.H., 1879. The crayfish. An Introduction to the Study of Zoology. Kegan Paul, London.
- Chapman, D.D., Shivji, M.S., Louis, E., Sommer, J., Prodöhl, P.A., 2007. Virgin birth in a hammerhead shark. Biological Letters 3: 425–427.
- Chybowski, L., 2007. Morphometrics, fecundity, density, and feeding intensity of the spiny-cheek crayfish, *Orconectes limosus* (Raf.) in natural conditions. Archives of Polish Fisheries 15: 175–241.
- Ingle, R.W., 1977. Laboratory and SCUBA studies on the behaviour of the freshwater crayfish, *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). Report of the Underwater Association NS 2: 1–15.
- Ingle, R.W., Thomas, W., 1974. Matting and spawning of the crayfish *Austropotamobius pallipes* (Crustacea: Astacidae). Journal of Zoology 173: 525–538.
- Jussila, J., 1997. Physiological responses of astacid and parastacid crayfishes (Crustacea: Decapoda) to conditions of intensive culture. Ph.D. thesis. University of Kuopio, Kuopio, Finland, 136 pp.
- Kanta, J., 2007. Porovnání postembryonálního vývoje původních a nepůvodních druhů raků. Diplomová práce. Jihočeská univerzita v Českých Budějovicích, Zemědělská fakulta, 85 s.

- Kawai, T., Scholtz, G., 2002. Behavior of juveniles of the Japanese endemic species *Cambaroides japonicus* (Decapoda: Astacidea: Cambaridae) with observations on the position of the spermatophore attachment on the adult females. *Journal of Crustacean Biology* 22: 532–537.
- Kouba, A., Carral, J.M., Buřič, M., Mráz, J., Policar, T., Kozák, P., 2010a. Artificial incubation of noble crayfish (*Astacus astacus*) eggs in a partially recirculating system using formaldehyde as an antifungal treatment. *Aquaculture Research* 41: e618–e623.
- Kouba, A., Buřič, M., Kozák, P., 2010b. Bioaccumulation and effects of heavy metals in crayfish: a review. *Water, Air, and Soil Pollution* 211: 5–16.
- Kovačeva, N., 1998. Reprodukce raka bahenního (*Astacus leptodactylus* Esch.) v řízených podmínkách v Bulharsku. *Bulletin VÚRH JU Vodňany* 30 (3): 103–108.
- Kozák, P., Buřič, M., Policar, T., 2006. The fecundity, time of egg development and juveniles production in spiny-cheek crayfish (*Orconectes limosus*) under controlled conditions. *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture* 380–381: 1171–1182.
- Kozák, P., Buřič, M., Policar, T., Hamáčková, J., Lepičová, A., 2007. The effect of inter- and intra-specific competition on survival and growth rate of native juvenile noble crayfish *Astacus astacus* and alien spiny-cheek crayfish *Orconectes limosus*. *Hydrobiologia* 590: 85–94.
- Lewis, S.D., 2002. *Pacifastacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 511–540.
- Lewis, S.D., Horton, H.F., 1997. Life history and population dynamics of signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in Lake Billy Chinook, Oregon. *Freshwater Crayfish* 11: 34–53.
- 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.
- Maguire, I., Erben, R., Klobučar, G.I.V., Lajtner, J., 2002. Year cycle of *Austropotamobius torrentium* (Schrank) in streams on Medvednica mountain (Croatia). *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture* 367: 943–957.
- Martin, P., Dorn, N.J., Kawai, T., van der Heiden, C., Scholtz, G., 2010. The enigmatic Marmorkrebs (marbled crayfish) is the parthenogenetic form of *Procambarus fallax* (Hagen, 1870). *Contributions to Zoology* 79: 107–118.
- Mason, J.C., 1970. Maternal-Offspring Behavior of the Crayfish, *Pacifastacus trowbridgi* (Stimpson). *American Midland Naturalist* 84: 463–473.
- Momot, W.T., 1988. *Orconectes* in North America and elsewhere. In: Holdich, D.M., Lowery, R.S. (Eds), *Freshwater Crayfish: Biology, Management and Exploitation*. Croom Helm Ltd., London, pp. 262–282.
- Munkhammar, T., Gydemo, R., Westin, L., Ackefors, H., 1989. Survival of noble crayfish, *Astacus astacus* L., larvae alone and in the presence of females. In: DePauw, N., Jaspers, E., Ackefors, H., Wilkins, N. (Eds), *Aquaculture – a biotechnology in progress*. European Aquaculture Society, Bredene, pp. 409–414.
- Nakata, K., Goshima, S., 2004. Fecundity of the Japanese crayfish, *Cambaroides japonicus*: ovary formation, egg number and egg size. *Aquaculture* 242: 335–343.
- Noro, C.K., Backup, L., Bond-Backup, G., 2005. The juvenile stages of *Parastacus brasiliensis* (Von Martens, 1869) (Crustacea, Decapoda, Parastacidae). *Journal of Natural History* 39: 1851–1873.
- Pöckl, M., Holdich, D.M., Pennerstorfer, J., 2006. Identifying native and alien crayfish species in Europe. *European Project CRAYNET*, 47 pp.
- Price, J.O., Payne, J.F., 1984. Postembryonic to adult growth and development in the crayfish *Orconectes neglectus chaenodactylus* Williams, 1952 (Decapoda, Astacidea). *Crustaceana* 46: 176–194.

- Renz, M., Breithaupt, T., 2000. Habitat use of the crayfish *Austropotamobius torrentium* in small brooks and in Lake Constance, Southern Germany. *Bulletin Francais de la Pêche et de la Pisciculture* 356: 139–154.
- Reynolds, J.D., 2002. Growth and reproduction. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 152–191.
- Reynolds, J.D., 2011. A review of ecological interactions between crayfish and fish, indigenous and introduced. *Knowledge and Management of Aquatic Ecosystem* 401.
- Rukke, N.A., 2002. Effects of low calcium concentrations on two common freshwater crustaceans, *Gammarus lacustris* and *Astacus astacus*. *Functional Ecology* 16: 357–366.
- Sandeman, R., Sandeman, D., 1991. Stages in the development of the embryo of the freshwater crayfish *Cherax destructor*. *Roux's Archives of Developmental Biology* 200: 27–37.
- Savolainen, R., Westman, K., Pursiainen, M., 1997. Fecundity of Finnish noble crayfish, *Astacus astacus* L., and signal crayfish, *Pacifastacus leniusculus*, in various natural habitats and in culture. *Freshwater Crayfish* 11: 319–338.
- Sheehy, M.R.J., Wikins, J.F., 1994. Lipofuscin age pigment in the brain of the European lobster, *Homarus gammarus* (L.). *Microscopy and Analysis* 40: 23–25.
- Scholtz, G., 2002. Phylogeny and Evolution. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd, Oxford, pp. 30–52.
- Scholtz, G., Kawai, T., 2002. Aspects of embryonic and postembryonic development of the Japanese freshwater crayfish *Cambaroides japonicus* (Crustacea, Decapoda) including a hypothesis on the evolution of maternal care in the Astacida. *Acta Zoologica* 83: 203–212.
- Scholtz, G., Braband, A., Tolley, L., Reimann, A., Mittmann, B., Lukhaup, C., Steuerwald, F., Vogt, G., 2003. Parthenogenesis in an outsider crayfish. *Nature* 421: 806.
- Skurdal, J., Taugbøl, T., 2002. *Astacus*. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 467–510.
- Söderbäck, B., 1995. Replacement of the native crayfish *Astacus astacus* by the introduced species *Pacifastacus leniusculus* in a Swedish lake: possible causes and mechanisms. *Freshwater Biology* 33: 291–304.
- Sook Ko, H., Kawai, T., 2001. Postembryonic development of the Korean crayfish *Cambaroides similis* (Decapoda, Cambaridae) reared in the laboratory. *Korean Journal of Systematic Zoology* 17: 35–47.
- Stein, R.A., 1976. Sexual dimorphism in crayfish chelae: functional significance linked to reproductive activities. *Canadian Journal of Zoology* 54: 220–227.
- Stephens, G.J., 1952. Mechanisms regulating the reproductive cycle in the crayfish *Cambarus*. 1. The female cycle. *Physiological Zoology* 25: 70–83.
- Streissl, F., Hödl, W., 2002. Growth, morphometrics, size at maturity, sexual dimorphism and condition index of *Austropotamobius torrentium* Schrank. *Hydrobiologia* 477: 201–208.
- Svobodová, J., Douda, K., Vlach, P., 2009. Souvislost mezi výskytem raků a jakostí vody v České republice. *Bulletin VÚRH Vodňany* 45 (2–3): 100–109.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990a. Effect of density on brood size in noble crayfish, *Astacus astacus* L., subjected to indoor rearing conditions. *Aquaculture and Fisheries Management* 21: 17–23.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., 1990b. Reproduction, moulting and mortality of female noble crayfish, *Astacus astacus* (L., 1858), from five Norwegian population subjected to indoor culture conditions (Decapoda, Astacoidea). *Crustaceana* 58: 113–123.
- Taugbøl, T., Skurdal, J., Fjeld, E., 1987. Maturity and fecundity of *Astacus astacus* females in Norway. *Freshwater Crayfish* 7: 107–114.

- Tierney, A.J., Gunarante, C., Jennison, K., Monroy, V., Donnelly, L., 2008. Behavioral correlates and alternate male forms (form I and form II) in the crayfish *Orconectes rusticus*. *Journal of Crustacean Biology* 28: 596–600.
- van Den Brink, F.W.B., Van Der Velde, G., Geelen, J.F.M., 1988. Life history parameters and temperature-related activity of an American crayfish, *Orconectes limosus* (Rafineque, 1817) (Crustacea, Decapoda), in the area of the major rivers in The Netherlands. *Archiv für Hydrobiologie* 114: 275–289.
- Villanelli, F., Gherardi, F., 1998. Breeding in the crayfish, *Austropotamobius pallipes*: mating patterns, mate choice and intermale competition. *Freshwater Biology* 40: 305–315.
- Vogt, G., 2002. Functional Anatomy. In: Holdich, D.M. (Ed.), *Biology of Freshwater Crayfish*. Blackwell Science Ltd., Oxford, pp. 53–151.
- Vogt, G., Tolley, L., 2004. Brood Care in Freshwater Crayfish and Relationship With the Offspring's Sensory Deficiencies. *Journal of Morphology* 262: 566–582.
- Walker, D., Porter, B.A., Avise, J.C., 2002. Genetic parentage assessment in the crayfish *Orconectes placidus*, a high-fecundity invertebrate with extended maternal brood care. *Molecular Ecology* 11: 2115–2122.
- Westman, K., Savolainen, R., 1995. The development of a signal crayfish *Pacifastacus leniusculus* (Dana) population in a small forest lake in central Finland. *Freshwater Crayfish* 10: 200–208.
- Wetzel, J.E., 2002. Form alternation of adult female crayfishes of the genus *Orconectes* (Decapoda: Cambaridae). *The American Midland Naturalist* 147: 326–337.
- Wetzel, J.E., Poly, J.W., Fetzner, J.W., Jr., 2005. *Orconectes pardalotus*, a new species of crayfish (Decapoda: Cambaridae) from the lower Ohio River with notes on its life history. *Aqua: Journal of Ichthyology and Aquatic Biology* 10: 57–72.
- Woodlock, B., Reynolds, J.D., 1988. Laboratory breeding studies of freshwater crayfish *Austropotamobius pallipes* (Lereboullet). *Freshwater Biology* 19: 71–78.
- Yue, G.H., Wang, G.L., Zhu, B.Q., Wang, C.M., Zhu, Z.Y., Lo, L.C., 2008. Discovery of four natural clones in a crayfish species *Procambarus clarkii*. *International Journal of Biological Sciences* 4: 279–282.
- Yue, G.H., Li, J.L., Wang, C.M., Xia, J.H., Wang, G.L., Feng, J.B., 2010a. High prevalence of multiple paternity in the invasive crayfish species, *Procambarus clarkii*. *International Journal of Biological Sciences* 6: 107–115.
- Yue, G.H., Li, J., Bai, Z., Wang, C.M., Feng, F., 2010b. Genetic diversity and population structure of the invasive alien red swamp crayfish. *Biological Invasions* 12: 2697–2706.
- Zehnder, H., 1934. Über die Embryonalentwicklung des Flusskrebsses. *Acta Zoologica* 15: 261–408.

