

ANNA DYMEK, ANNA PECIO

Zakład Anatomii Porównawczej
Instytut Zoologii i Badań Biomedycznych
Wydział Biologii
Uniwersytet Jagielloński
Gronostajowa 9, 30-387 Kraków
E-mail: anna.tyrkalska@doctoral.uj.edu.pl

POINSEMINACYJNE LOSY PLEMNIKÓW. RÓŻNE ASPEKTY MAGAZYNOWANIA PLEMNIKÓW U SAMIC W WARUNKACH NATURALNYCH I SZTUCZNYCH

WSTĘP

Wśród obecnie żyjących kręgowców dominującą strategią rozrodu jest wytwarzanie ogromnej liczby gamet składanych do środowiska zewnętrznego (= wody), w którym dochodzi do ich fuzji. Strategia ta jest typowa dla grup zasiedlających wodne środowisko, czyli ryb doskonałokostnych (Teleostei), stanowiących ponad 31 tysięcy gatunków obecnej fauny kręgowców (www.fishbase.org) oraz wśród płazów bezogonowych (Anura), których jest ponad 6760 (www.amphibiaweb.org). Płodność wielu gatunków nie przekłada się na ich wysoki sukces rozrodczy, a produkcja gamet, szczególnie jaj, jest niezwykle kosztowna, ze względu na zaopatrzenie przyszłego zarodka w materiał energetyczny zabezpieczający pierwsze jego etapy rozwoju. Większość gamet uwalnianych przez obie płcie do środowiska zewnętrznego często nie ma nawet szansy na zetknięcie się, a tym samym na zapłodnienie, ze względu na różne czynniki, jak np.: dystans pomiędzy gametami spowodowany ruchami wody, obecność drapieżników zwabionych składanymi oocytami zaopatrzonymi w żółtko, czy krótki okres żywotności plemników w środowisku odmiennym od warunków, jakie zapewniał układ rozrodczy samców. Plemniki są narażone m.in. na szok osmotyczny (hipoosmolarność w wodach słodkich, hiperosmolarność w wodach słonych) i zmianę pH środowiska.

Wprowadzenie plemników do układu rozrodczego samic w znaczny sposób zmieniło biologię rozrodu zwierząt. ELOFSSON i współpracownicy (2006) wykazali, że czas przeżywania plemników u ciernika *Gasterosteus aculeatus* (Gasterosteidae), gatunku z zapłodnieniem zewnętrznym, znacznie wydłuża się w obecności płynu jajnikowego. Także LAHNSTEINER i PATZNER (2007), przetrzymując plemniki *Alcichthys alcicornis* z rodziny głowaczowatych (Cottidae) w płynie jajnikowym, wykazali ich żywotność wydłużoną aż do 14 dni, podczas gdy w warunkach naturalnych ich żywotność trwa zaledwie kilka minut. Zjawiska te sugerują, że sekrecje substancji wytwarzanych przez żeński układ rozrodczy skutecznie przyczyniają się do wydłużenia żywotności plemników i zachowania przez nie zdolności do zapłodnienia. Potwierdzają to dane przytoczone poniżej, dotyczące wszystkich grup kręgowców, stwierdzające składanie zapłodnionych jaj przez samice po kilku miesiącach, a nawet latach od ostatniego kontaktu z samcami. Obserwacje te mogą nasuwać przypuszczenie, że inseminacja i przetrzymywanie plemników zdolnych do zapłodnienia są jedyną szansą rozrodu w wielu siedliskach o parametrach fizykochemicznych i biologicznych znacznie odmiennych od tych, które istnieją wewnątrz organizmu. Szczególnie (choć nie zawsze – patrz poniżej) dotyczy to gatunków tych grup taksonomicznych, które dostosowały się do życia w środowisku lądowym. Obecnie takie strate-

Słowa kluczowe: inseminacja, struktury służące magazynowaniu plemników, krioprezerwacja nasienia, kręgowce

gie obserwuje się wśród płazów ogoniastych (Urodela), które odbywają zaloty na lądzie, jak np. salamandry bezpłucne (Plethodontidae), wśród lądowych gatunków płazów beznogich (Apoda) oraz u wszystkich owodniowców.

Sposób przekazywania plemników do dróg rodnych samic jest niezwykle zróżnicowany, podobnie jak struktury, które umożliwiają ich przeżycie i zachowanie zdolności do zapłodnienia. Inseminacja i przetrzymywanie zdolnych do zapłodnienia plemników w ciele samicy umożliwia także czasowe i przestrzenne rozdzielanie procesu kojarzenia się par od procesu składania jaj. Jest to bardzo korzystne w środowiskach o dużej zmienności warunków sezonowych, np. kiedy łączenie się w pary jest niezwykle łatwe w okresie suchym przy niskim poziomie wody, a składanie jaj w okresie deszczowym przy wysokim poziomie wody oraz obfitości pokarmu i kryjówek dla potomstwa (PUSEY i STEWART 1989, BURNS i współaut. 1997). Inseminacja, a następnie przechowywanie plemników zdolnych do zapłodnienia przez dłuższy czas, jest korzystna również w sytuacji, kiedy miejsce i czas, w których następuje kojarzenie się w pary są rozbieżne z tymi, które sprzyjają składaniu jaj chociażby ze względu na dostępność pokarmu dla narybku. U *Cymatogaster aggregata* samica przetrzymuje plemniki zachowujące zdolność do zapłodnienia przez co najmniej 6 miesięcy, gdyż owulowane oocyty pojawiają się znacznie później w sezonie rozrodczym niż dojrzałe plemniki i jedynie taka strategia umożliwia sukces rozrodczy (GARDINER 1978). Podobne zjawisko zaobserwowano także u gatunków z rodzin Aphyonidae i Bythidae (Ophidiiformes), u których znajdowano spermatofoory w jajnikach juwenilnych samic (NIELSEN 1984).

W przypadku poligamii przechowywanie plemników od różnych samców wiąże się z konkurencją plemników (ang. sperm competition) pochodzących od różnych osobników i bardzo często w potomstwie jednej samicy występuje ojcostwo wielu samców (PARKER 1970). Wśród ryb doskonałokostnych takie zjawisko występuje u przedstawicieli piękniczkowatych Poeciliidae (CONSTANTZ 1984), Embiotocidae (DARLING i współaut. 1980), u skorpen *Scorpaena* (MUNEHARA i współaut. 1990), a wśród płazów ogoniastych u traszek (RAFIŃSKI i OSIKOWSKI 2002).

JAK INSEMINACJA ZMIENIŁA BIOLOGIĘ ROZRODU?

Pojawienie się w ewolucji inseminacji najczęściej skutkowało zapłodnieniem oocytów w organizmie samicy (w jajniku u ryb

doskonałokostnych lub w jajowodach u pozostałych kręgowców) i umożliwiło składanie zygot (ang. zygotary) lub ich przetrzymywanie, a następnie składanie jaj zawierających zarodki w różnych stadiach embriogenezy (ang. embrioparity) (PECIO 2001, 2012). W następnych etapach, dzięki modyfikacjom w układzie rozrodczym samic, mogła pojawić się tendencja do przetrzymywania zapłodnionych jaj, aż do momentu opuszczania przez nie osłonek jajowych, po czym zaraz następował poród (żyworodność fakultatywna). Kolejne modyfikacje w układzie rozrodczym samic doprowadziły do przetrzymywania zarodków w jajnikach (żyworodność obligatoryjna). Podczas dalszego rozwoju czerpały one substancje odżywcze z nagromadzonego w oocytach żółtka (żyworodność lecytotroficzna) lub korzystały z substancji odżywczych wytwarzanych przez organizm samicy (żyworodność matrotroficzna), co umożliwiała dalszy rozwój zarodków po wyczerpaniu się zapasów żółtka (HOAR 1969, AMOROSO 1960, HOGART 1976, WOURMS 1981, PECIO 2003). Tak więc inseminacja przyczyniła się do zmniejszenia liczby wytwarzanych gamet bez obniżania sukcesu rozrodczego, wpisując się w początkowe etapy ewolucji strategii rozrodczych ujawniających szerokie spektrum od „r” do „K” (teoria liczebności potomstwa).

ADAPTACJE DO INSEMINACJI W RÓŻNYCH GRUPACH KRĘGOWCÓW

Inseminacja ewoluowała niezależnie i wielokrotnie wśród różnych grup kręgowców. Na przykład wśród ryb doskonałokostnych pojawiła się aż w 27 spośród 420 rodzin (JAVONILLO i współaut. 2009, PECIO 2010). Pojawianie się inseminacji w grupach niespokrewnionych ze sobą doprowadziło do powstania różnorodnych adaptacji behawioralnych, morfologicznych i fizjologicznych u obu płci, a także modyfikacji ultrastruktury gamet (GRIER 1981, MEISNER 2005, BURNS i WEITZMAN 2005, JAVONILLO i współaut. 2009). Przekazanie plemników poprzedzone jest skomplikowanymi zachowaniami godowymi, umożliwiającymi bezpośredni kontakt samca i samicy, co często wiąże się z powstawaniem trzeciorzędowych, wyraźnie zmienionych cech płciowych, np. barw.

Przekazanie plemników może odbywać się poprzez kontakt samca i samicy w akcie kopulacji (np. ryby chrzęstnoszkieletowe, płazy beznogie, gady łuskonośne, ssaki łożyskowe), podczas krótkotrwałego kontaktu tzw. narządów wprowadzających kierujących strumień nasienia w kierunku gonoporu samicy (np. u ryb doskonałokostnych są to *gonopodium*, *priapium*, *andropodium*, *pseudopenis*) lub podczas zetknięcia się kloak (np.

większość ptaków) (PECIO 2010). Wyjątkiem w procesie inseminacji są płazy ogoniaste, u których inseminacja dokonuje się całkowicie bez kontaktu między samcem i samicą, podczas przekazania spermatoforu (PECIO i RAFIŃSKI 1985).

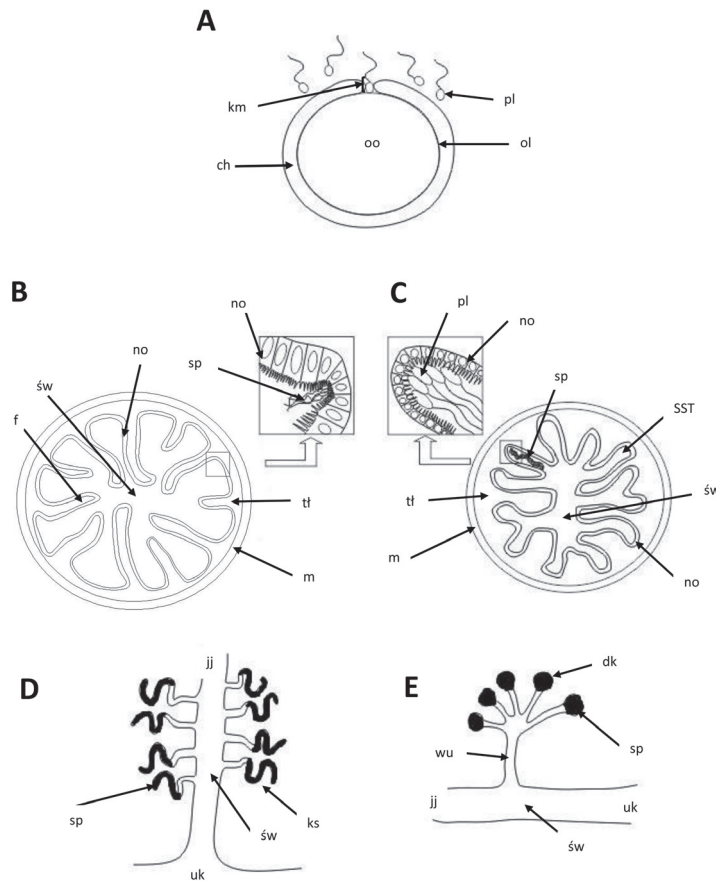
STRUKTURY SŁUŻĄCE PRZECHOWYWANIU PLEMNIKÓW

Pojawienie się inseminacji skutkowało powstaniem modyfikacji w strukturze gonad, co umożliwiło wydłużenie czasu przechowywania zdolnych do zapłodnienia plemników w żeńskim układzie rozrodczym (patrz poniżej). W zależności od grupy kręgowców, modyfikacje mogą być związane z różnymi odcinkami układu (jajnik, jajowód lub kloaka).

Ryby chrzęstnoszkieletowe (Chondrichthyes) przechowują plemniki w gruczole

skorupowym, natomiast ryby doskonałokostne w jajniku. Gruczoł skorupowy jest modyfikacją dystalnej części jajnika. Oprócz pełnienia swojej głównej funkcji, którą jest produkcja na wczesnych etapach embriogenezy komponentów osłonki jajowej zapłodnionego jaja, jest też miejscem magazynowania plemników. Zjawisko to występuje zarówno w świetle, jak i w kanalikach gruczołu (np. PRATT 1993).

Ryby doskonałokostne mogą przechowywać plemniki m. in. w kryptach jajnika, jak ma to miejsce np. u *Helicolenus dactylopterus dactylopterus* (VILA i współaut. 2007); plemniki mogą też być związane z komórkami SAC (ang. specific epithelial cells) wyściełającymi jajnik, co opisano u zmienniaka płamistego *Xiphophorus maculatus* (POTTER i KRAMER 2000). Dzięki pracom donoszącym o wewnętrznej asocjacji gamet u *Scorpenidae*



Ryc. 1. Schematyczne przedstawienie struktur służących magazynowaniu plemników.

A – mikropyle oocyty; B – krypty między fałdami błony śluzowej jajowodu płaza beznogiego *I. cf. kohtaoensis*; C – kanalik SST w jajowodzie *A. truei*; D – spermateka prosta; E – spermateka złożona. A, B, C – przekrój poprzeczny; D, E – przekrój podłużny. Objasnienia: ch – kosmówka (chorion); dk – dystalna, pęcherzykowato zakończona część kanalika spermateki złożonej; f – fałd błony śluzowej jajowodu; jj – ujście jajowodów i jelita; ks – kanalik spermateki prostej; m – warstwa mięśniowa; no – nabłonek orzęsiony; ol – oolemma; oo – oocyt; pl – plemnik; sp – skuspisko plemników; SST – kanalik SST; św – światło przewodu; tt – tkanka łączna; uk – ujście kloaki; wu – wspólne ujście kanalików spermateki złożonej. Schematy wykonano na podstawie zdjęć mikroskopowych zamieszczonych w cytowanej literaturze oraz własnych obserwacji. Aby zachować czytelność schematów, nie zachowano proporcji w wielkości pomiędzy poszczególnymi strukturami.

(LAHNSTEINER i PATZNER 2007) oraz *Cottidae* (KOYA i współaut. 2002), za miejsce służące przechowywaniu plemników można uznać także mikropyle (ryc. 1A). Jest to miejsce na biegunie animalnym oocytu, przez które wnika plemnik. Jak wspomniano powyżej, płyn jajnikowy znacznie wydłuża żywotność znajdujących się w nim plemników. Dlatego też mikropyle, w którym zapewnione są jednocześnie odpowiednie warunki dla utrzymania plemników oraz maksymalna bliskość gamet, wydaje się być idealnym rozwiązaniem zapewniającym skuteczne zapłodnienie.

Plazy magazynują plemniki w strukturach obecnych w jajowodzie (plazy bezogonowe i beznogie) lub będących uchylkami w ścianach kloaki (plazy ogoniaste). Jedynym, jak dotąd, gatunkiem płaza beznogiego, u którego opisano magazynowanie plemników, jest *Ichthyophis* cf. *kohtaensis* (KUEHNEL i KUPFER 2012). Samice tego gatunku magazynują plemniki w kryptach między fałdami błony śluzowej dystalnej części jajowodu (Ryc. 1B), tzw. części macicznej.

Wśród płazów bezogonowych opis magazynowania plemników dotyczy obecnie również tylko jednego gatunku, *Ascaphus truei* (METTER 1964). Jest on wyjątkowy w swoim rzędzie, gdyż w przeciwieństwie do pozostałych płazów bezogonowych, u samców *A. truei* występuje narząd kopolacyjny, co wiąże się z inseminacją i zapłodnieniem wewnętrznym (NOBLE 1925). Jest to adaptacja do środowiska życia (górskie, zimne strumienie o wartkim nurcie), które uniemożliwia zapłodnienie zewnętrzne. Samice tego gatunku przechowują plemniki w tzw. kanalikach SST (ang. sperm storage tubules) (Ryc. 1C). Znajdują się one w jajowodzie i są położone dystalnie w stosunku do miejsca, w którym jaja są zaopatrywane w galaretowatą otoczkę umożliwiającą zapłodnienie (SEVER i współaut. 2001).

Większość gatunków płazów ogoniastych charakteryzuje obecność spermateki, czyli uchylków w ścianie kloaki samic, służących magazynowaniu plemników (wyjątkiem są trzy rodziny: Sirenidae, Hynobiidae, Cryptobranchidae, u których występuje zapłodnienie zewnętrzne). Wyróżniamy spermatekę prostą, złożoną z licznych niezależnie uchodzących do kloaki kanalików (Ryc. 1D), oraz spermatekę złożoną, w której pęcherzykowato zakończone kanaliki w dachu kloaki posiadają jedno wspólne ujście (Ryc. 1E). Spermateka złożona charakteryzuje salamandry bezpłucne (Plethodontidae), natomiast spermateka prosta występuje w pozostałych rodzinach płazów ogoniastych (Ambystomatidae, Dicamptodontidae, Salamandridae, Rhyacotrytonidae, Proteidae, Amphiumidae) (SEVER i współaut. 2001).

Gady i ptaki, podobnie jak *A. truei*, magazynują plemniki w kanalikach SST. U gadów znajdują się one w tylnej części lejka jajowodu (węże i większość jaszczurek), w pochwie (niektóre gatunki jaszczurek) i w gruczołach produkujących proteiny (u żółwi). U ptaków SST znajdują się w miejscu połączenia macicy i pochwy, a liczba kanalików może wynosić od 500 do 20.000 (BIRKHEAD i MØLLER 1992).

U ssaków miejscem przechowywania plemników do czasu zapłodnienia jest pochwa, szyjka macicy, jajowód [u krów, owiec i świń jest to cieśń jajowodu (łac. *isthmus tubae uterine*) (HUNTER 1984)]. Torbacze i niektóre owadożerne przechowują plemniki w pęcherzykowatych kieszonkach lub w kryptach utworzonych przez błonę śluzową jajowodu (np. BEDFORD i współaut. 1999), natomiast u zdecydowanej większości ssaków plemniki są związane z nabłonkiem wyścielającym jajowód (np. SUAREZ 1987).

CZAS MAGAZYNOWANIA PLEMNIKÓW U SAMIC KRĘGOWCÓW

Wyrażna zmienność w długości czasu przechowywania plemników występująca między zwierzętami poikilotermicznymi (zmiennocieplnymi) a homojotermicznymi (stałocieplnymi, endotermicznymi) sugeruje, że u zwierząt zmiennocieplnych czas ten jest znacznie dłuższy.

RYBY (PISCES)

Wśród ryb chrzęstnoszkieletowych i doskonałokostnych, okres, w jakim odnajdywano żywotne plemniki w organizmach samic, zawierał się w przedziale od kilku dni, poprzez miesiące, aż do kilku lat (Tabela 1).

U samic rekinów należących do gatunków *Alopias vulpinus* i *Lamna nasus* owulacja następuje już po kilku dniach od kopolacji. Plemniki są przechowywane w świetle oraz kanalikach i kieszonkach gruczołu skorupowego, znajdującego się poniżej lejka jajowodu, co umożliwia natychmiastowe zapłodnienie jaj. Niedługo po zapłodnieniu, pozostałe plemniki zostają usunięte z organizmu samicy. Dzieje się to za pomocą tysięcy uwalnianych oocytów, które stanowią pożywienie dla rozwijających się młodych (PRATT 1993).

Bardzo rzadką strategię rozrodczą można zaobserwować u *Alcichthys alcicornis* z rodziny głowaczowatych (*Cottidae*). Została ona określona jako „wewnętrzna asocjacja gamet” (ang. internal gametic association). Po inseminacji i wnikięciu do jajnika plemniki wędrują do kanału mikropylarnego oocytu i tam są przechowywane (nawet do 90 dni) do momentu składania jaj. Jednak dopie-

Tabela 1. Zestawienie danych dotyczące magazynowania plemników u ryb.

Takson	Czas trwania magazynowania plemników	Autor
rekiny (żarłaczce Squaliformes, rekinokształtne Galeiformes i koleniokształtne Squaliformes)		
<i>Alopias vulpinus</i>	Kilka dni	PRATT 1993
<i>Lamna nasus</i>	Kilka dni	PRATT 1993
<i>Scyliorhinus canicula</i>	Kilka tygodni do kilku miesięcy	METTER 1941
<i>Prionace glaca</i>	Kilka tygodni do kilku miesięcy	PRATT 1993
<i>Rhizoprionodon terraenovae</i>	Kilka tygodni do kilku miesięcy	PRATT 1993
<i>Carcharhinus obscurus</i>	10-15 miesięcy	PRATT 1993
<i>Prionace glaca</i>	10-15 miesięcy	PRATT 1993
<i>Sphyma lewini</i> ,	10-15 miesięcy	PRATT 1993
<i>Mustelus antarcticus</i>	12 miesięcy	STORRIE i współaut. 2008
gupiki Poeciliidae		
<i>Xiphophorus maculatus</i>	Kilka miesięcy	POTTER i KRAMER 2000
Sebastidae		
<i>Helicolenus dactylopterus dactylopterus</i>	10 miesięcy	VILA i współaut. 2007
Cottidae		
<i>Alcichthys alcicornis</i>	90 dni	KOYA i współaut. 2002
Embiotocidae		
<i>Micrometrus minimus</i>	25 tygodni	DARLING i współaut. 1980; SCHULTZ 2008
<i>Cymatogaster agregata</i>	co najmniej 6 miesięcy	GARDINER 1978

ro na zewnątrz organizmu, kontakt z wodą skutkuje fuzją gamet. Mimo że samica składa ikrę wielokrotnie w kilku-, kilkunastodniowych odstępach, podczas jednego tarła wszystkie jaja są zapładniane przez zgromadzone w jajniku plemniki (KOYA i współaut. 2002).

Interesująca jest także strategia rozrodcza obserwowana u żyworodnego *Micrometrus minimus* z rodziny szumieniowatych (Embiotocidae). Nowonarodzone samce zapładniają niedojrzałe płciowo samice. Plemniki są przechowywane w jajnikach do 25 tygodni, do czasu osiągnięcia przez samice dojrzałości płciowej (DARLING i współaut. 1980, SCHULTZ 2008). Podobne zjawisko występuje u należącego do tej samej rodziny gatunku *Cymatogaster agregata*, gdzie plemniki są przechowywane przez samice co najmniej 6 miesięcy (GARDINER 1978).

PŁAZY

W kolejnej gromadzie zwierząt zmiennocieplnych, czyli u płazów, spośród trzech rzędów (płazy ogoniaste, bezogonowe i beznogie) najwięcej danych na temat magazynowania plemników dotyczy płazów ogoniastych (Tabela 2), gdyż u większości gatunków dochodzi do zapłodnienia wewnętrznego, a samice posiadają omówioną wcześniej, specjalną strukturę do magazynowania plemników – spermatekę. W pozostałych

dwóch rzędach znane są tylko pojedyncze gatunki, u których opisano magazynowanie plemników (Tabela 2). Powodem takiego stanu rzeczy jest dominacja zapłodnienia zewnętrznego u płazów bezogonowych oraz słabe poznanie płazów beznogich, które są jednak obecnie najintensywniej badaną grupą płazów.

U płazów beznogich występuje zapłodnienie wewnętrzne, a samce posiadają narząd kopulacyjny, tzw. fallodeum. KUEHNEL i KUPFER (2012) określili czas przechowywania plemników u *Ichthyophis* cf. *kohtaoensis* na minimum kilka tygodni. Mimo że obecnie brak doniesień dotyczących magazynowania plemników u innych gatunków płazów beznogich, sugeruje się, że zjawisko to może występować u nich powszechnie.

Jak wspomniano wcześniej, jedynym gatunkiem płaza bezogonowego, u którego odnotowano magazynowanie plemników jest *Ascaphus truei*. METTER (1964) określił czas przechowywania przez samice zdolnych do zapłodnienia plemników na ok. 2 lata.

U płazów ogoniastych czas ten wynosi maksymalnie 6 miesięcy i zostało to odnotowane u *Necturus beyeri* i *Notophthalmus viridiscens*. Natomiast u *Ambystoma tigrinum* jest najkrótszy spośród obecnie opisanych gatunków i może wynosić mniej niż miesiąc (SEVER 2002).

Tabela 2. Zestawienie danych dotyczące magazynowania plemników u płazów.

Takson	Czas trwania magazynowania plemników	Autor
	płazy beznogie Gymnophiona	
<i>Ichthyophis cf. kohtaoensis</i>	min. kilka tygodni	KUEHNEL i KUPFER 2012
	płazy bezogonowe Anura	
<i>Ascaphus truei</i>	ok. 2 lata	METTER 1964
	płazy ogoniaste Urodela	
<i>Necturus beyeri</i>	6 miesięcy	SEVER 2002
<i>Notophthalmus viridiscens</i>	6 miesięcy	SEVER 2002
<i>Triturus vulgaris</i>	4-5 miesięcy	SEVER 2002
<i>Rhyacotriton variegatus</i>	4-5 miesięcy	SEVER 2002
<i>Plethodon cinereus</i>	4-5 miesięcy	SEVER 2002
<i>Amphiuma tridactylum</i>	4-5 miesięcy	SEVER 2002
<i>Eurycea cirrigera</i>	2-3 miesiące	SEVER 2002
<i>Ambystoma opacum</i>	1-2 miesiące	SEVER 2002

GADY

U wszystkich gadów występuje inseminacja i zapłodnienie wewnętrzne, a samice cechuje obecność w jajowodzie opisanych wcześniej kanalików SST. Odnotowano u nich najdłuższy spośród wszystkich kręgowców czas magazynowania plemników,

który może trwać nawet kilka lat, co zaobserwowano u wielu gatunków żółwi i węży (Tabela 3). Autorzy przytoczonych prac określali czas przechowywania plemników na podstawie obserwacji izolowanych od samców samic, które składały jaja po bardzo długim okresie od ostatniego kontaktu z samcami, lub na podstawie mikroskopowych

Tabela 3. Zestawienie danych dotyczące magazynowania plemników u gadów.

Takson	Czas trwania magazynowania plemników	Autor
	żółwie	
<i>Terrapene carolina</i>	49 miesięcy (4 lata); 14 miesięcy	EWING 1943 HATTAN i GIST 1975
<i>Malaclemmys terrapin</i>	49 miesięcy (4 lata)	BARNEY 1922
<i>Chrysemys picta</i>	3 lata	PEARSE i współaut. 2001
<i>Gopherus agassizii</i>	2 lata	PALMER i współaut. 1998
<i>Chelonia mydas</i>	4 miesiące	ULRICH i PARKES 1978
<i>Sternotherus odoratus</i>	3 miesiące	RISLEY 1933
<i>Gopherus polyphemus</i>	3 miesiące	PALMER i GUILLETTE 1988
	jaszczurki	
<i>Anolis sagrei</i>	powyżej 2 miesięcy	CALSBECK i współaut. 2007
<i>A. carolinensis</i>	do 7 miesięcy	np. LICHT 1973
<i>Uta stansburiana</i>	3 miesiące	CUELLAR 1966
<i>Moloch horridus</i>	2 miesiące	PHILIPP 1979
<i>Acanthodactylus scutellatus</i>	4 miesiące	BOU-RESLI i współaut. 1981
<i>Microsauria pumila</i>	6 miesięcy	ATSATT 1953
<i>Chameleo hoelmelii</i>	9 miesięcy	JUN-YI 1982
<i>Chameleo ellioti</i>	18 miesięcy	LEPTEIN 1989
<i>Holbrookia propinqua</i>	3 miesiące	ADAMS i COOPER 1988
<i>Eumeces egregius</i>	1 miesiąc	SCHAEFER i ROEDING 1973
<i>Hemiergis peronii</i>	2 miesiące	SMYTH i SMITH 1968

<i>Conolophus subcristatus</i>	12 miesięcy	WERNER 1982
hatterie		
<i>Sphenodon punctatus</i>	6 miesięcy	GABE i SAINT GIRONS 1965
<i>Sphenodon guntheri</i>	1-2 miesiące	np. MOORE i współaut. 2008
krokodyle i aligatory		
<i>Paleosuchus palpebrosus</i>	16 miesięcy	DAVENPORT 1995
wężę		
<i>Acrochordas javanicus</i>	7 lat	MANGUSSON 1979
<i>Leptodeira pohsticta</i>	6 lat	HAINES 1940
<i>Agkistrodon blomhoji</i>	4,5 lat	FUKADA 1986
<i>Thamnophis couchi hammondi</i>	4,5 lat	STEWART 1972
<i>Drymarchon corais couperi</i>	4,5 lat	CARSON 1945
<i>Xenodon merremii</i>	3 lata	DAREVSKY 1971
<i>Agkistrodon contortrix mokasen</i>	2 lata	SCHUETT 1992
<i>Thamnophis sirtalis</i>	3 miesiące	np. RAHN 1940
<i>Storeria dekayi</i>	4 miesiące	TRAPIDO 1940
<i>Causus rhombeatus</i>	5 miesięcy	WOODWARD 1933
<i>Natrix subminiata</i>	5 miesięcy	KOPSTEIN 1938
<i>Natrix vittata</i>	18 miesięcy	KOPSTEIN 1938
<i>Natrix natrix</i>	6 miesięcy	np. ROLLINAT 1946
<i>Leptodeira albofusca</i>	12 miesięcy	KLUTH 1936
<i>Crotalus viridis</i>	5 miesięcy	np. LUDWIG i RAHN 1943
<i>Vipera berus</i>	12 miesięcy	STILLE i współaut. 1986
<i>Vipera aspis</i>	6 miesięcy	ROLLINAT 1946
<i>Trimeresurus popeorum</i>	10 miesięcy	NICKERSON 1974
<i>Trimeresurus albolabris</i>	13 miesięcy	HENLEY 1975
<i>Boiga multimaculata</i>	12 miesięcy	KOPSTEIN 1938
<i>Boiga dendrophila</i>	15 miesięcy	GROVES 1973
<i>Coronella austriaca</i>	5 miesięcy	ROLLINAT 1946
<i>Tropidoclonion lineatum</i>	5 miesięcy	np. GLOYD 1928
<i>Agkistrodon contortrix</i>	13 miesięcy	ALLEN 1955

obserwacji obecności plemników w układzie rozrodczym badanych samic, dlatego też dane te należy uznać za rzetelne.

PTAKI

Kręgowce stałocieplne wykazują znacznie krótszy niż kręgowce zmiennocieplne czas przechowywania plemników, który u ptaków wynosi od kilku do kilkudziesięciu dni (Tabela 4). Najkrótszy czas zaobserwowano u myszołowa rdzawosternego *Buteo jamaicensis*, natomiast najdłuższy u indyka zwyczajnego *Meleagris gallopauo* – aż 117 dni (CHRISTENSEN i BAGLEY 1989). Jednak dane dotyczące indyka uzyskano wykonując sztuczne zapłodnienie w warunkach laboratoryjnych. Celem badań było określenie optymalnej ilości nasienia używanej do inseminacji w hodowli indyków, co należy uwzględnić analizując dane zawarte w Tabeli 4.

SSAKI

Ssaki (z wyjątkiem nietoperzy) magazynują plemniki niezwykle krótko. Trwa to

od kilku godzin do kilku dni (Tabela 5). Jedynie u nietoperzy, ze względu na hibernację, czas ten może wynosić nawet blisko 200 dni, gdyż kojarzenia par odbywają się jesienią (a czasami także zimą, w okresie hibernacji), natomiast wiosną jest czasem, kiedy dochodzi do owulacji i następującego po niej zapłodnienia. Dzięki temu, że owulacja jest odpowiedzią na zmiany warunków otaczającego środowiska, w danej populacji nietoperzy dochodzi do synchronizacji porόδów wszystkich samic, gdyż są one w takiej samej fazie cyklu reprodukcyjnego (RACEY 1982).

Można więc wysnuć wniosek, że im struktury służące do magazynowania plemników są bardziej wyspecjalizowane, tym dłuższy jest czas przechowywania. Przy braku takich struktur, plemniki zmagają się z obcym środowiskiem układu rozrodczego samicy, co nie sprzyja utrzymywaniu ich żywotności przez dłuższy czas. Przedłużony czas magazynowania występuje u zwierząt, wśród których obserwuje

Tabela 4. Zestawienie danych dotyczące magazynowania plemników u ptaków.

Takson	Czas trwania magazynowania plemników	Autor
<i>Meleagris gallopauo</i>	117 dni	CHRISTENSEN i BAGLEY 1989
<i>Serinus canaria</i>	68 dni	BIRKHEAD 1987
<i>Phasianus colchicus</i>	42 dni	SCHICK 1947
<i>Gallus domesticus</i>	35 dni	NALBANDOV i CARD 1943
<i>Tetrao urogallus</i>	25 dni	PARKER 1989
<i>Tragopan temminckii</i>	25 dni	SPILLER i współaut. 1977
<i>Numida meleagris</i>	24 dni	PETITJEAN 1966
<i>Nymphicus hollandicus</i>	24 dni	BIRKHEAD 1988
<i>Anas platyrhynchos</i>	16 dni	ELDER i WELLER 1954
<i>Falco sparverius</i>	15 dni	BIRD i BUCKLAND 1976
<i>Diomedea melanophris</i>	14 dni	ASTHEIMER i współaut. 1985
<i>Anser anser</i>	14 dni	JOHNSON 1954
<i>Cairina moschata</i>	13 dni	np. THIBAUT i LEVASSEUR 1973
<i>Aquila chrysaetas</i>	9 dni	GRIER 1973
<i>Falco mexicanus</i>	8 dni	BOYD i współaut. 1977
<i>Columba livia</i>	8 dni	OWEN 1941
<i>Buteo jamaicensis</i>	6 dni	GEE 1983

się długi odstęp czasowy między inseminacją samicą a owulacją. W takim przypadku zapłodnienie możliwe jest tylko dzięki przechowywanym przez samice plemnikom (SAINT-GIRONS 1982). Dłuższy czas przechowywania plemników można także zaobserwować, gdy osiągnięcie dojrzałości płciowej samic i samców nie zachodzi w tym samym czasie (np. jeśli następuje to w różnych porach roku) (np. GUILLETTE i SULLIVAN 1985). Magazynowanie plemników przez długi czas jest także zabezpieczeniem przed brakiem partnera do rozrodu (PHILIPP 1979, JUN-YI 1982), np. z powodu małego zagęszczenia osobników na danym terenie (węże tropikalne) (SAINT-GIRONS 1982). Ponadto, magazynowanie może ograniczać do minimum ilość kopulacji w środowisku, gdzie istnieje zagrożenie częstymi atakami drapieżników. Przechowywanie plemników jest także preferowane, gdy owulacja trwa bardzo krótko i jest małe prawdopodobieństwo, że do kopulacji dojdzie w czasie owulowania jaj (BIRKHEAD i MØLLER 1993). Wśród nietoperzy czynnikiem wpływającym na długi czas przechowywania plemników jest hibernacja tych zwierząt. Korzyścią samic nietoperzy wynikającą z tego zjawiska jest możliwość synchronizacji porodów (wszystkie młode danej samicy rodzą się w jednym czasie) (RACEY 1982). Krótki czas magazynowania plemników można zaobserwować u zwierząt, wśród których nie ma długiego odstępu między kopulacją a owulacją, oraz gdy dojrzałość płciowa u samic i samców przypada w tym samym czasie.

KRIOPREZERWACJA NASIENIA

Definicja inseminacji oznacza unasiennienie, czyli wprowadzenie nasienia do dróg rodnych samicy (ROŻNIATOWSKI 1981). Ponieważ odnosi się to zarówno do inseminacji naturalnej, będącej skutkiem bezpośredniego przekazania nasienia lub *via* spermatorfor, jak i sztucznej, następującej przez bezpośrednie wstrzyknięcie do dróg rodnych samicy nasienia pobranego od samca, omawianie zjawiska przechowywania plemników musi uwzględniać także przechowywanie plemników w warunkach laboratoryjnych. Krioprezewacja nasienia jest ważnym aspektem hodowli i ochrony zagrożonych gatunków.

Aby inseminacje prowadzone w warunkach laboratoryjnych skutkowały zapłodnieniem zwierząt, należy brać pod uwagę czynniki wpływające na jakość kriokonserwowanego nasienia. KOPEIKA i KOPEIKA (2008) podzielili je na dwie kategorie: czynniki związane z (i) początkową jakością plemników oraz z (ii) przeprowadzanymi procedurami laboratoryjnymi. Do pierwszej grupy należą m.in.: genom zwierząt, warunki ich rozwoju (dostępność pokarmu, temperatura, stopień natlenienia wody) czy też stopień dojrzałości samca w chwili pobierania nasienia. Natomiast do drugiej grupy można zaliczyć warunki, w jakich pobierano materiał, przechowywano plemniki oraz tempo rozmrażania nasienia.

Oprócz trudności związanych z jakością kriokonserwowanego nasienia, napotyka się także inne, związane m. in. z koniecznością

Tabela 5. Zestawienie danych dotyczące magazynowania plemników u ssaków.

Takson	Czas trwania magazynowania plemników	Autor
nietoperze		
<i>Nyctalus noctula</i>	198 dni	RACEY 1982
<i>Pipistrellus abramus</i>	175 dni	HIRAIWA i UCHIDA 1956
<i>Eptesicus fuscus</i>	156 dni	WIMSATT 1944
torbacze		
<i>Didelphis virginiana</i>	0,5 dnia	RODGER i BEDFORD 1982
<i>Macropus eugenii</i>	1 dzień	TYNDALE-BISCOE i RODGER 1978
<i>Sminthopsis macroura</i>	2,5 dnia	GODFREY 1969
<i>Dasyurus viverrinus</i>	14 dni	HILL i DONOGHUE 1913
<i>Antechinus stuarti</i>	16 dni	SELWOOD 1987
zajęczaki		
<i>Oryctolagus cuniculus</i>	1,3 dnia	HAMMOND i ASDELL 1926
<i>Lepus europaeus</i>	30 dni	STAVY i TERKEL 1992
gryzonie		
<i>Mus musculus</i>	0,5-23 dni	np. ULLMAN 1976
<i>Cavia porcellus</i>	0,9 dnia	SODERWALL i YOUNG 1940
<i>Rattus norvegicus</i>	0,6 dnia	SODERWALL i BLANDAU 1941
drapieżniki		
<i>Mustela putorius furo</i>	5 dni	CHANG 1965
<i>Canis familiaris</i>	11 dni	DOAK i współaut. 1967
kopytne		
<i>Equus caballus</i>	6 dni	DAY 1942
<i>Sus scrofa</i>	2 dni	ENSMINGER 1970
<i>Camelus bactrianus</i>	2 dni	CHENG i YUAN 1984
<i>Bos taurus</i>	2 dni	VANDEPLASSCHE i PAREDIS 1948
<i>Ovis aries</i>	2 dni	BISHOP 1961
naczelne		
<i>Homo sapiens</i>	do 5 dni	np. WILCOX i współaut. 1995

odwzorowania charakteru biochemicznego i fizjologicznego naturalnego środowiska (dróg rodnych samic), w którym przechowywane plemniki zachowują zdolność do zapłodnienia. Trudnością jest także tempo rozmrażania nasienia. U ryb proces zamrożenia i odmrożenia plemników dodatkowo skraca i tak krótki czas ich ruchliwości, należy więc użyć nasienia do zapłodnienia bardzo szybko od chwili rozmrożenia. Kolejnym utrudnieniem jest fakt niewielkiej przeżywalności plemników (15-40%), co wiąże się z koniecznością użycia większej ilości nasienia niż w przypadku naturalnego zapłodnienia (GLOGOWSKI i współaut. 2007).

Mimo opisanych trudności w stosowaniu kriokonserwowanego nasienia, krioprezewacja ma także wiele zalet. Są to m.in.: bezpieczna i mało kosztowna wymiana materiału między ośrodkami badawczymi (kriokonserwowane plemniki zamiast żywych samców), przechowywanie genomów cennych linii hodowlanych, możliwość tworzenia mieszańców międzygatunkowych, których okresy rozrodcze są od siebie znacznie oddalone w czasie, oraz wiele innych. To wszystko sprawa,

że wciąż próbuje się opracować nowe, coraz lepsze techniki skutecznej krioprezewacji nasienia.

Badania ostatnich lat związane z proteomiką (badania dotyczące białek) nasienia ryb (CIERESZKO i współaut. 2017) umożliwiły lepsze zrozumienie mechanizmów działających podczas kriokonserwacji plemników. Wpłynęło to na zwiększenie sukcesu zapłodnienia ryb tak przechowywanym nasieniem.

W hodowli bydła i trzody chlewnej naturalne krycie zostało zastąpione przez sztuczne unasiennianie, co pozytywnie wpłynęło na populacje zwierząt gospodarskich. Obecnie jest to procedura stosowana powszechnie, głównie ze względu na niskie koszty i wysoką skuteczność w hodowli. Jednak według najnowszych badań przeprowadzonych na nasieniu pobranym od knurów (BIELAS i współaut. 2017), podatność struktury DNA plemników na uszkodzenia wzrasta wraz z długością czasu przechowywania nasienia. Jedynie podczas pierwszych 7 dni od pobrania plemniki pozostają prawie niezmienione, dlatego w niektórych przypadkach sztuczna inseminacja zastępowana jest transferem

zarodków. U zwierząt domowych, w przeciwnieństwie do mięsożernych czy naczelnych, implantacja zarodków nie jest procesem inwazyjnym (ZIECIK i współaut. 2007).

Obecnie badana jest nowa metoda, która może stać się alternatywą dla kriokonserwacji nasienia. Liofilizacja plemników umożliwia przechowywanie ich w temperaturze otoczenia lub w lodówce, zamiast w ciekłym azocie, który stosuje się do krioprezerwacji. Metoda ta znacznie ułatwiłaby magazynowanie nasienia, jednak wciąż trwają badania nad zapewnieniem plemnikom ochrony przed uszkodzeniem DNA podczas procesu liofilizacji (OLACIREGUI i GIL 2017).

PODSUMOWANIE

Występowanie wśród zwierząt inseminacji sprzyjało wykształceniu struktur służących magazynowaniu plemników zdolnych do zapłodnienia. Dotychczasowy stan wiedzy na temat mechanizmów tego zjawiska wpłynął na rozwój technik umożliwiających pobranie i krioprezerwację nasienia oraz możliwość zapłodnienia w warunkach laboratoryjnych. Zagadnienie to jest obecnie wciąż intensywnie badane, dlatego powiększający się stan wiedzy pozwala na udoskonalanie praktycznie stosowanych metod sztucznej inseminacji.

Streszczenie

Pojawienie się inseminacji w ewolucji kręgowców pozytywnie wpłynęło na sukces rozrodczy zwierząt, gdyż zwiększyło prawdopodobieństwo fuzji gamet męskich i żeńskich, a tym samym możliwość zapłodnienia. Przerzmywanie plemników w układzie rozrodczym samic umożliwiło wydłużenie ich żywotności i zdolności do zapłodnienia plemników poprzez zapewnienie im odpowiednich warunków otaczającego środowiska. W tym celu u samic wielu gatunków kręgowców zostały wykształcone struktury wyspecjalizowane do przechowywania plemników. Okres magazynowania plemników jest bardzo zróżnicowany wśród kręgowców, ale znacznie dłużej są one przechowywane u gatunków zmiennotęplnych niż stałocięplnych.

LITERATURA

- ADAMS C. S., COOPER W. E., 1988. *Oviductal morphology and sperm storage in the keeled earless lizard Holbrookia propinqua*. Herpetologica 44, 190-197.
- ALLEN W. B., 1955. *Some notes on reptiles*. Herpetologica 11, 228.
- AMOROSO E. C., 1960. *Viviparity in fishes*. Symp Zool Soc London I, 153-181. www.amphibiaweb.org
- ASTHEIMER L. B., PRINCE P. A., GRAU G. R., 1985. *Egg formation and the pre-laying period of Black-browed and Grey-headed Albatrosses Diomedea melanophris and D. chrysostoma at Bird Island, South Georgia*. Ibis 127, 523-529.
- ATSATT R., 1953. *Storage of sperm in the female chameleon Microsaura pumila pumila*. Copeia, 59.
- BARNEY R. L., 1922. *Further notes on the natural history and artificial propagation of the diamond-back terrapin*. Fish. Bull. (Wash. D. C.) 38, 91-111.
- BEDFORD J. M., MOCK O. B., NAGDAS S. K., WINFREY V. P., OLSON G. E., 1999. *Reproductive features of the eastern mole (Scalopus aquaticus) and star-nose mole (Condylura cristata)*. J. Reprod. Fertil. 117, 345-53.
- BIELAS W., NIŻAŃSKI W., PARTYKA A., RZĄSA A., MORDAK R., 2017. *Effect of long-term storage in Safe Cell+ extender on boar sperm DNA integrity and other key sperm parameters*. Acta Vet. Scand. 59, 58.
- BIRD D. M., BUCKLAND R., 1976. *The onset and duration of fertility in the American kestrel*. Can. J. Zool. 54, 1595-1597.
- BIRKHEAD T. R., 1987. *Prolonged sperm storage in domesticated canaries*. Auk 104, 770-771.
- BIRKHEAD T. R., 1988. *Behavioral aspects of sperm competition in birds*. Adv. Stud. Behav. 18, 35-72.
- BIRKHEAD T. R., MØLLER A. P., 1992. *Numbers and size of sperm storage tubules and the duration of sperm storage in birds: a comparative study*. Biol. J. Linn. Soc. 45, 363-372.
- BIRKHEAD T. R., MØLLER A. P., 1993. *Sexual selection and the temporal separation of reproductive events: sperm storage data from reptiles, birds and mammals*. Biol. J. Linn. Soc. 50, 295-311.
- BISHOP D. W., 1961. *Biology of spermatozoa. [W:] Sex and internal secretions*. YOUNG W. C. (red.). Tindall and Cox, Baillitre, London, 707-796.
- BOU-RESLI M. N., BISHAY N. L. F., AL-ZAID N. S., 1981. *Observations on the fine structure of the sperm storage crypts in the lizard Acanthodactylus scutellatus hardyi*. Arch. Biol. 92, 287-298.
- BOYD U., BOYD N. S., DOBLER F. C., 1977. *Reproduction in prairie falcons by artificial insemination*. J. Wildl. Manage. 41, 266-271.
- BURNS J. R., WEITZMAN S. H., 2005. *Insemination in ostariophysan fishes. [W:] Viviparous fishes*. GRIER H. J., URIBE M. C. (red.). New Life Publications, Homestead, Florida, 107-134.
- BURNS J. R., WEITZMAN S. H., MALABARBA L. R., 1997. *Insemination in Eight Species of Cheirodontine Fishes (Teleostei: Characidae: Cheirodontinae)*. Copeia, 433-438.
- CALSBECK R., MANOUKIS N., BONNEAUD C., SMITH T. B., 2007. *Multiple paternity and sperm storage lead to increased genetic diversity in Anolis lizards*. Evol. Ecol. Res. 9, 495-503.
- CARSON H. L., 1945. *Delayed fertilization in a captive indigo snake with notes on feeding and shedding*. Copeia, 222-225.
- CHANG M. C., 1965. *Fertilizing life of ferret sperm in the female tract*. J. Exp. Zool. 158, 87-99.
- CHENG B. X., YUAN Z. X., 1984. *Reproductive pattern of the Bactrian camel. [W:] The camelid: an all-purpose animal*. COCKRILL W. R. (red.). Uppsala: Institute of African Studies, 364-386.
- CHRISTENSEN V. L., BAGLEY L. G., 1989. *Efficacy of fertilization in artificially inseminated turkey hens*. Poult. Sci. 68, 724-729.
- CIERESZKO A., DIETRICH M. A., NYNCA J., 2017. *Fish semen proteomics — New opportunities in fish reproductive research*. Aquaculture 472, 81-92.

- CONSTANTZ G. D., 1984. *Sperm competition in Poeciliid fishes*. [W:] *Sperm competition and the Evolution of Animal Mating Systems*. SMITH R. L. (red.). Academic Orlando Press, 465-485.
- CUELLAR O., 1966. *Delayed fertilization in the lizard Uta stansburiana*. Copeia, 549-552.
- DAREVSKY I. S., 1971. *Delayed fertilization in the Brazilian colubrid snake Xenodon merremii (Wagler)*. J. Herpet. 5, 82-83.
- DARLING J. D. S., NOBLE M. L., SHAW E., 1980. *Reproductive strategies in the surfperches .1. Multiple insemination in natural-populations of the shiner perch, Cymatogaster aggregata*. Evolution 34, 271-277.
- DAVENPORT M., 1995. *Evidence of possible sperm storage in the caiman, Paleosuchus palpebrosus*. Herp. Rev. 26, 14-15.
- DAY F. T., 1942. *Survival of spermatozoa in the genital tract of the mare*. J. Agr. Sci. 32, 108-111.
- DOAK R. L., HALL A., DALE H. E., 1967. *Longevity of spermatozoa in the reproductive tract of the bitch*. J. Reprod. Fert. 13, 51-58.
- EWING H. E., 1943. *Continued fertility in female box turtles following mating*. Copeia, 112-114.
- ELDER W. H., WELLER M. W., 1954. *Duration of fertility in the domestic mallard hen after isolation from the drake*. J. Wildl. Manage. 18, 495-502.
- ELOFSSON H., VAN LOOK K. J., SUNDELL K., SUNDH H., BORG B., 2006. *Stickleback sperm saved by salt in ovarian fluid*. J. Exp. Biol. 209, 4230-4237.
- ENSMINGER M. E., 1970. *Swine science*. Interstate Printers, Danville, Illinois. www.fishbase.org
- FUKADA H., 1986. *Delayed fertilization in the Japanese mamushi*. Jpn J Herpet 11, 156-157.
- GABE M., SAINT-GIRONS H., 1965. *Histologie de Sphenodon punctatus*. Centre National de la Recherche Scientifique, Paris.
- GARDINER D. M., 1978. *Fine structure of the spermatozoon of the viviparous teleost, Cymatogaster aggregata*. J. Fish Biol. 13, 435-438.
- GEE G. F., 1983. *Avian artificial insemination and semen preservation*. [W:] *On breeding birds in captivity*. DELACOUR J. (red.). IFCB Symposium, North Hollywood, California, 375-398.
- GLOGOWSKI J., KOWALSKI R., CIERESZKO A., 2007. *Biologia i kriokonserwacja nasienia ryb*. [W:] *Biologia rozrodu zwierząt. T2 Biologiczne uwarunkowania wartości rozrodowej samca*. STRZEŻEK J. (red.). Wydawnictwo uniwersytetu Warmińskiego-Mazurskiego w Olsztynie, Olsztyn, 265-294.
- GLOYD H. K., 1928. *The amphibians and reptiles of Franklin Co. Kansas*. Trans. Kans. Acad. Sci. 31, 115.
- GODFREY G. K., 1969. *Reproduction in a laboratory colony of the marsupial mouse Sminthopsis macroura (Marsupialia: Dasyuridae)*. Aust. J. Zool. 17, 637-654.
- GRIER J. W., 1973. *Techniques and results of artificial insemination with golden eagles*. J. Raptor Res. 7, 1-12.
- GRIER H. J., 1981. *Cellular organization of the testis and spermatogenesis in fishes*. Am. Zool. 12, 345-357.
- GROVES J. D., 1973. *Delayed fertilization in the snake Boiga dendrophila*. Herpetologica 29, 20-21.
- GUILLETTE L. J., SULLIVAN W. P. JR., 1985. *Reproductive and fat body cycles of the lizard Sceloporus formosus*. J. Herpet. 19, 474-480.
- HAINES T. P., 1940. *Delayed fertilization in Lepodeira annulata polysticta*. Copeia, 116-118.
- HAMMOND J., ASDELL S. A., 1926. *The vitality of the spermatozoa in the male and female rabbit*. J. Exp. Biol. 4, 155-185.
- HATTAN L. R., GIST D. H., 1975. *Seminal Receptacles in the Eastern Box Turtle, Terrapene carolina*. Copeia, 3, 505-510.
- HENLEY C., 1975. *An occurrence of amphigonia retardata in the white-lipped viper Trimeresum albolabris*. Herpetol. Rev. 6, 42.
- HILL J. P., O'DONOGHUE U. I., 1913. *The reproductive cycle in the marsupial Dasyurus viverrinus*. Q. J. Microsc. Sci. 59, 133-174.
- HIRAIWA Y. K., UCHIDA T., 1956. *Fertilization capacity of spermatozoa stored in the uterus after copulation in the fall*. Sci. B Fac. Agr. Kyushu 31, 565-574.
- HOAR W. S., 1969. *Reproduction*. [W:] *Fish Physiology. Vol III. Reproduction and Growth, Bioluminescence, Pigments and Poisons*. HOAR W. S., RANDAL J. J. (red.). Academic Press, New York, 1-72.
- HOGART P. J., 1976. *Viviparity. Studies in Biology*. Arnold, London.
- HUNTER R. H. F., 1984. *Pre-ovulatory arrest and periovulatory redistribution of competent spermatozoa in the isthmus of the pig oviduct*. J. Reprod. Feri. 72, 203-211.
- JAVONILLO R., BURNS J. R., WEITZMAN S. H., 2009. *Sperm modifications related to insemination, with examples from Ostariophysi*. [W:] *The reproductive biology and phylogeny in fishes*. JAMIESON B. G. M. (red.). Science Publishers, Enfield (NH), 723-763.
- JOHNSON A. S., 1954. *Artificial insemination and the duration of fertility in geese*. Poult Sci 33, 638-640.
- JUN-YI L., 1982. *Sperm retention in the lizard Chameleo hoehnelii*. Copeia, 488-489.
- KLUTH F., 1936. *Ungewöhnlich späte Eiablage bei Schlangen*. Bl Aquar und Terrak 47, 20.
- KOPEIKA E., KOPEIKA J., 2008. *Variability of sperm quality after cryopreservation in fish*. [W:] *Fish spermatology*. ALAVI S. M. H., COSSON J., COWARD K., RAFIEE G. (red.). Alfa Science Int. Ltd, Oxford, UK, 347-396.
- KOPSTEIN F., 1938. *Ein Beitrag zur eierkunde und zur fortpflanzung der malaiischen reptilian*. Bull Raffles Mus 14, 81-167.
- KOYA Y., MUNEHARA H., TAKANO K., 2002. *Sperm storage and motility in the ovary of the marine sculpin Alcichthys alcicornis (Teleostei: Scorpaeniformes), with internal gametic association*. J. Exp. Zool. 292, 145-155.
- KUEHNEL S., KUPFER A., 2012. *Sperm storage in caecilian amphibians*. Front. Zool. 9, 12.
- LAHNSTEINER F., PATZNER R. A., 2007. *Sperm morphology and ultrastructure in fish*. [W:] *Fish spermatology*. ALAVI S. M. H., COSSON J., COWARD K., RAFIEE G. (red.). Alfa Science Int. Ltd, Oxford, 1-62.
- LEPTEIN R., 1989. *Zur haltung eines weibchens von Chameleo ellioti (Gunther, 1895) mit dem nachweis von amphigonia retardata*. Salamandra 25, 21-24.
- LICHT P., 1973. *Influence of temperature and photoperiod on the annual ovarian cycle in the lizard, Anolis carolinensis*. Copeia, 465-472.
- LUDWIG M., RAHN H., 1943. *Sperm storage and copulatory adjustment in the prairie rattlesnake*. Copeia, 15-18.
- MANGUSSON W. E., 1979. *Production of an embryo by Acrochordas vavanicus isolated for seven years*. Copeia, 744-745.
- MEISNER A. D., 2005. *Male modifications associated with insemination in teleosts*. [W:] *Viviparous fishes*. Grier H. J., Uribe M. C. (red.).

- New Life Publications, Homestead, Florida, 165-190.
- METTER D. E., 1964. *On breeding and sperm retention in Ascaphus*. Copeia, 710-711.
- MOORE J. A., NELSON N. J., KEALL S. N., DAUGHERTY CH. H., 2008. *Implications of social dominance and multiple paternity for the genetic diversity of a captive-bred reptile population (tuatara)*. Conserv. Genet. 9, 1243-1251.
- MUNEHARA H., OKAMOTO H., SHIMAZAKI K., 1990. *Paternity estimated by isozyme variation in the marine sculpin *Alcichthys alcicornis* (Pisces: Cottidae) exhibiting copulation and paternal care*. J. Ethol. 8, 21-24.
- NALBANDOV A., CARD L. E., 1943. *Effect of stale sperm on fertility and hatchability of chicken eggs*. Poult. Sci. 22, 218-226.
- NICKERSON M., 1974. *Comments on the reproduction of Pope's pit-viper (*Trimeresurus popeorum*)* Smith. Brit. J. Herpet. 5, 451-452.
- NIELSEN J. G., 1984. *Two new, abyssal barathronus sp. from the North Atlantic (Pisces: Aphyonidae)*. Copeia, 579-584.
- NOBLE G. K., 1925. *An outline of the relation of ontogeny to phylogeny within the Amphibia I*. Am. Mus. Novit. 165, 1-17.
- OLACIREGUI M., GIL L., 2017. *Freeze-dried spermatozoa: A future tool?* Reprod. Dom. Anim. 52, 248-254.
- OWEN R. D., 1941. *Artificial insemination of pigeons and doves*. Poult. Sci. 20, 428-431.
- PALMER B. D., GUILLETTE L. C., 1988. *Histology and functional morphology of the female reproductive tract of the tortoise *Gopherus polyphemus**. Am. J. Anat. 183, 200-211.
- PALMER K. S., ROSTAL D. C., GRUMBLES J. S., MULVEY M., 1998. *Long-term sperm storage in the desert tortoise (*Gopherus agassizii*)*. Copeia, 702-705.
- PARKER G. A., 1970. *Sperm competition and its evolutionary consequences in the insects*. Biol. Rev. 45, 525-567.
- PARKER H., 1989. *Duration of fertility in capercaillie hens after separation from the mate*. Ornith. Scand. 20, 307-310.
- PEARSE D. E., JANZEN F. J., AVISE J. C., 2001. *Genetic markers substantiate long-term storage and utilization of sperm by female painted turtles*. Heredity 86, 378-384.
- PECIO A., 2001. *Ewolucja żyworości wśród ryb*. Przegl. Zool. 3-4, 239-252.
- PECIO A., 2003. *Spermiogenesis and fine structure of the spermatozoon in a headstander, *Chilodus punctatus* (Teleostei, Characiformes, Anostomidae)*. Folia Biol. 51, 55-62.
- PECIO A., 2010. *Morfologiczne modyfikacje związane z inseminacją w układzie rozrodczym samców ryb kąsaczowatych z podrodzin Glandulocaudinae i Stevardiinae (Teleostei: Characiformes: Characidae)*. Wydawnictwo Uniwersytetu Jagiellońskiego, Kraków.
- PECIO A., 2012. *O ewolucji żyworości wśród kregowców*. Wszechświat 4-6, 106-112.
- PECIO A., RAFIŃSKI J., 1985. *Sexual behaviour of the Montandon's newt, *Triturus montandoni* (Boulenger)(Caudata: Salamandridae)*. Amphibia-Reptilia 6, 11-22.
- PETITJEAN M. J., 1966. *De quelques applications pratiques de l'insemination artificielle en aviculture*. Rev. Elev. 21, 109-117.
- PHILIPP G. A., 1979. *Sperm storage in *Moloch horridus**. West Aust. Nat. 14, 161.
- POTTER H., KRAMER C. R., 2000. *Ultrastructural observations on sperm storage in the ovary of the platyfish, *Xiphophorus maculatus* (Teleostei: Poeciliidae): the role of the duct epithelium*. J. Morphol. 245, 110-129.
- PRATT H. L. J., 1993. *The storage of spermatozoa in the oviducal glands of western north Atlantic sharks*. Environ. Biol. Fish. 38, 139-149.
- PUSEY B. J., STEWART T., 1989. *Internal fertilization in *Lepidogalaxias salamandroides* Mees (Pisces: Lepidogalaxidae)*. Zool. J. Linn. Soc. 97, 69-79.
- RACEY P. A., 1982. *Ecology of bat reproduction*. [W:] *Ecology of bats*. KUNZ T. (red.). Plenum, London, 57-104.
- RAFIŃSKI J., OSIKOWSKI A., 2002. *Sperm mixing in the Alpine newt (*Triturus alpestris*)*. Canad. J. Zool. 80, 1293-1298.
- RAHN H., 1940. *Sperm viability in the uterus of the garter snake, *Thamnophis**. Copeia, 109-115.
- RISLEY P. L., 1933. *Observations on the natural history of the common musk turtle *Sternotherus odoratus* (Latreille)*. Pap. Mich. Acad. Sci. Arts. Lett. 17, 685-711.
- RODGER J. C., BEDFORD J. M., 1982. *Induction of oestrus, recovery of gametes and the timing of fertilization events in the opossum *Didelphis uirginiana**. J. Reprod. Fert. 64, 159-169.
- ROLLINAT R., 1946. *La vie des reptiles de la France centrale*. Librairie Delagrave, Paris.
- ROŻNIATOWSKI T., 1981. *Polski Słownik Medyczny*. Państwowy Zakład Wydawnictw Lekarskich, Warszawa, 437.
- SAINT-GIRONS H., 1982. *Reproductive cycles of male snakes and their relationship with climate and female reproductive cycles*. Herpetologica 38, 5-16.
- SCHAEFFER G. C., ROEDING C. E., 1973. *Evidence for vaginal sperm storage in the mole skink *Eumeces egregius**. Copeia, 346-347.
- SCHICK C., 1947. *Sex ratio-egg fertility relationships in the ring-necked pheasant*. J. Wildl. Manage. 11, 302-306.
- SCHUETT G. W., 1992. *Is long-term sperm storage an important component of the reproductive biology of temperate pitvipers?* [W:] *Biology of Pitvipers*. CAMPBELL J. A., BRODIE E. D. (red.). SELVA, Texas, 169-184.
- SCHULTZ E. T., 2008. *A sex difference in seasonal timing of birth in a livebearing fish*. Copeia, 673-679.
- SELWOOD L., 1987. *Relationship between longevity of spermatozoa after insemination and the percentage of normal embryos in brown marsupial mice (*Antechinus stuartii*)*. J. Reprod. Fert. 79, 495-503.
- SEVER D. M., 2002. *Female Sperm Storage in Amphibians*. J. Exp. Zool. 292, 165-179.
- SEVER D. M., MORIARTY E. C., RANIA L. C., HAMLETT W. C., 2001. *Sperm storage in the oviduct of the internal fertilizing frog *Ascaphus truei**. J. Morphol. 248, 1-21.
- SMYTH M. Y., SMITH M. J., 1968. *Obligatory sperm storage in the skink *Hemiergis peronii**. Science, Washington 161, 575-576.
- SODERWALL A. L., YOUNG W. C., 1940. *The effect of ageing in the female genital tract of the fertilizing capacity of guinea pig spermatozoa*. Anat. Rec. 78, 19-29.
- SODERWALL A. L., BLANDOU R. J., 1941. *The duration of the fertilizing capacity of spermatozoa in the genital tract of the rat*. J. Exp. Zool. 88, 55-63.
- SPILLER N. I., GRAHAME I., WISE D. R., 1977. *Experiments on the artificial insemination of pheasants*. J. World Pheas. Assoc. 2, 89-96.

- STAVY M., TERKEL J., 1992. *Interbirth interval and duration of pregnancy in hares*. J. Reprod. Fert. 95, 609-615.
- STEWART G. R., 1972. *An unusual record of sperm storage in a female garter snake (genus *Thamnophis*)*. Herpetologica 28, 346-347.
- STILLE B., MADSEN T., NIKLASSON M., 1986. *Multiple paternity in the adder *Vipera berus**. Oikos 47, 173-175.
- STORRIE M. T., WALKER T. I., LAURENSEN L. J., HAMLETT W. C., 2008. *Microscopic organization of the sperm storage tubules in the oviducal gland of the female gummy shark (*Mustelus antarcticus*), with observations on sperm distribution and storage*. J. Morphol. 269, 1308-1324.
- SUAREZ S. S., 1987. *Sperm transport and motility in the mouse oviduct: observations in situ*. Biol. Reprod. 36, 203-10.
- THIBAUT C., LEVASSEUR M. C., 1973. *Conservation et survie prolongee des spermatozoides dans les vois genitales femelles des vertebres*. Ann. Biol. Anim. Biochim. Biophys. 13, 767-784.
- TRAPIDO H., 1940. *Mating time and sperm viability in *Storeria**. Copeia, 107-109.
- TYNDALE-BISCOE C. H., RODGER J. C., 1978. *Differential transport of spermatozoa into the two sides of the genital tract of a monovular marsupial, the tammar wallaby (*Macropu eugenii*)*. J. Reprod. Fert. 52, 37-43.
- ULLMANN S. L., 1976. *Anomalous litters in hybrid mice and the retention of spermatozoa in the female tract*. J. Reprod. Fert. 47, 13-18.
- ULRICH C. F., PARKES A. S., 1978. *The green sea turtle (*Chelonia mydas*): further observations on breeding in captivity*. J. Zool. 185, 237-251.
- VANDEPLASSCHE M., PAREDIS R., 1948. *Preservation of the fertilizing capacity of bull semen in the genital tract of the cow*. Nature 162, 813.
- VILA S., SABAT M., HERNANDEZ M. R., MUNOZ M., 2007. *Intraovarian sperm storage in *Helicolenus dactylopterus dactylopterus*: fertilization, crypt formation and maintenance of stored sperm*. Raffles B Zool. 14 (Suppl.), 21-27.
- WERNER D. I., 1982. *Social organization and ecology of land iguanas *Conolophus subcristatus*, on Isla Fernandina, Galapagos*. [W:] *Iguanas of the world: their behavior, ecology and conservation*. BURGHARDT G. M., RAND S. A. (red.). Noyes, New Jersey, 342-365.
- WILCOX A. J., WEINBERG C. R., BAIRD D. D., 1995. *Timing of sexual intercourse in relation to ovulation. Effects on the probability of conception, survival of the pregnancy, and sex of the baby*. N. Engl. J. Med. 333, 1517-1521.
- WIMSATT W. A., 1944. *Further studies on the survival of spermatozoa in the female reproductive tract of the bat*. Anat. Rec. 88, 193-204.
- WOODWARD S. F., 1933. *A few notes on the persistence of active spermatozoa in the African night aduder, *Causus rhombeatus**. Proc. Zool. Soc. Lond. 103, 189-190.
- WOURMS J. P., 1981. *Viviparity: the maternal-fetal relationship in fishes*. Am. Zool. 21, 473-515.
- ZIĘCIK A., KACZMAREK M., BOGACKI M., 2007. *Oogeneza, zapłodnienie, implantacja zarodka i okres wczesnej ciąży*. [W:] *Fizjologiczna regulacja procesów rozrodczych samicy*. KRZYMOWSKI T. (red.). Wydawnictwo Uniwersytetu Warmińsko-Mazurskiego w Olsztynie, Olsztyn, 331-364.

KOSMOS Vol. 67, 4, 841-853, 2018

ANNA DYMEK, ANNA PECIO

Department of Comparative Anatomy, Institute of Zoology and Biomedical Research, Faculty of Biology, Jagiellonian University,
9 Gronostajowa Str., 30-387 Kraków, E-mail: anna.tyrkalska@doctoral.uj.edu.pl

VICISSITUDES OF SPERM AFTER INSEMINATION.VARIOUS ASPECTS OF FEMALES SPERM STORAGE IN THE WILD AND IN LABORATORY CONDITIONS

Summary

Insemination significantly increases the success of reproduction. Many species evolved special structures for sperm storage in female reproductive tracts, which ensure suitable conditions for the sperm. This allows for prolonged life of sperm without loss of fertilization ability. Duration of sperm storage depends on the species and varies from few hours to several years.

Key words: insemination, sperm storage structures, sperm cryopreservation, vertebrates