

TAVUKLARDA REPRODÜKTİF HORMONAL REGÜLASYON (DERLEME)

(Reproductive hormonal regulation in hens)
(A review)

Çiğdem ÇEBİ¹

Ergun AKÇAY¹

¹Ankara Üniversitesi, Veteriner Fakültesi, Dölerme ve Sun'i Tohumlama Anabilim dalı, Dışkapı, ANKARA

Geliş Tarihi: 14.09.2009

Kabul Tarihi: 02.04.2010

ÖZET

Bugünün ekonomik koşulları ve nüfus artışı dikkate alındığında hayvansal protein açığını en iyi kapatacak sektörlerin başında kümes hayvancılığı, bunun da en gelişmiş dalı olan tavukçuluk gelmektedir. Kanatlı sektörü, kümes hayvanlarının kısa sürede verim çağına ulaşmaları, üreme ve verim etkinliklerinin yüksek olması, düşük vücut ağırlığına sahip olduklarından dolayı küçük alanda yetiştirilebilmeleri, yemi diğer çiftlik hayvanlarına oranla daha etkin şekilde hayvansal proteine dönüştürebilmeleri nedeniyle dikkat çekmektedir. Dişi kanatlıların dölerme fizyolojisi memelilerden oldukça farklıdır. Özellikle östrus siklusu, çiftleşme mevsimi ve gebelik fazı olmaması yönüyle memelilerden ayrılırlar. Ovulasyon kanatlılarda spontan olarak, yaklaşık 24 saatte bir meydana gelir. Spontan ovulasyon, ovulasyon öncesi progesteron ve LH hormonunun pik yapmasıyla ilgilidir. LH'in ovulasyonu meydana getirebilmesi foliküllerden progesteron salınımına bağlıdır. Küçük foliküllerden testosteron salınımı artar ve bu progesteron için inhibitör etkidir. Ovulasyon öncesi olgun foliküllerin teka hücrelerinden testosteron ve östrojen salınımı azalır ve sonuçta testosteron ve östrojenin progesteron sentezi üzerindeki inhibitör etkisi de azalır. Böylece ovulasyona hazırlanmak için granuloza hücrelerinden progesteron üretimi artar. Bu yüzden testosteronun ovulasyon öncesi piki, LH pikini meydana getirecek progesteronun, ovulasyon öncesi salgılanmasını ovaryumda başlatması için gereklidir.

Anahtar Kelimeler: Tavuk, Reprodüksiyon, Hormonal regülasyon

SUMMARY

When today's economic conditions and population growth were taken into consideration, poultry farming is the best cover on the animal protein recovery and its most developed subdivision is chicken farming. Poultry sector is attracted attention because of reaching to yield age in a short period of time, high reproductive activity and productivity, growing in small field by reason of low body weight, feed more efficiently than the others, high utilization ability from food. The female poultry's physiology of reproduction is very different from mammals regarding pregnancy phase, mating season and especially eustrous cycles. Spontaneous ovulation occurs in approximately 24 hours in poultry. Spontaneous ovulation related to the peak of progesteron and LH before ovulation. Making up ovulation by LH is dependent on progesteron released from follicles. Testosterone releasing from primary follicles increases and this event has an inhibitor effect for progesteron. Releasing of testosterone and estrogen from theca cells of mature follicles decreases before ovulation and as a result inhibitor effect of testosterone and estrogen on progesterone synthesis reduces. Thus, production of progesteron from granuloza cells increases for ovulation. Therefore, peak of testosterone before ovulation is necessary for releasing of progesteron which causes the peak of LH from ovary.

Key Words: Hen, Reproduction, Hormonal regulation

GİRİŞ

Kanatlılarda dölerme, endokrinolojik olarak birbirini izleyen iki farklı aşamada incelenir. Birincisi, cinsel olgunlaşmaya yol açan ve bunun sürekliliğini sağlayan fizyolojik mekanizma, diğeri ise tek bir yumurtanın gelişimi ve ovipozisyonla (yumurtlama) sonuçlanan olaydır. Dişi kanatlıların dölerme fizyolojisi memelilerinkinden oldukça farklıdır. Kanatlılar, memelilerden östrus siklusu, çiftleşme mevsimi ve gebelik fazı olmaması yönüyle ayrılırlar (20). Bazı kanatlı türlerinin gruplar halinde yumurtlamaları memelilerdeki kızgınlık siklusu ile karıştırılmamalıdır (6).

Kanatlılar fotostimulasyonla 5-7 aylık bir sürede cinsel olgunluğa ulaşırlar.

Dölermede Rol Oynayan Hormonlar

Melatonin: Gün ışığı yeterli olduğunda, önce çevreden gelen ışık uyarıları retinal hücreler tarafından absorbe edilir ve hipotalamusu uyaran oküler sinirlere nakledilir. Bu sinirsel uyarılar da pineal bez tarafından endokrin uyarımlara dönüştürülür. Gün uzunluğundaki değişimlere bağlı olarak pineal bezden salgılanan melatonin, hipotalamus ve hipofiz yoluyla fotoperiyota uygun olarak yanıt verir. Melatonin pineal bezde belirgin gün içi ritimle sentez edilir. Gün uzunluğu azaldığında melatonin sentez ve sekresyonu artar, gün uzunluğu arttığında melatonin seviyesi azalır. Melatoninin, hipotalamus-hipofiz-gonadlar sistemi üzerine inhibitör bir etkiye sahip olduğu kabul edilmektedir. Bu etkisini direkt ve indirekt olarak iki şekilde gösterir. Direkt antagonizal etkisini, üreme sisteminde yer alan

reseptörlerine bağlanarak gerçekleştirir. Melatonin gonadlar üzerine olan indirekt inhibitör etkisini ise şu şekilde gösterir. Hem hipotalamus düzeyinde GnRH üretimini ve sekresyonunu baskılayarak hipofizden LH salınımını inhibe etmekte, hem de doğrudan hipofiz üzerine de etki ederek Ca^{++} ve cAMP gibi hücre içi ikinci habercilerin düzeylerini değiştirmek suretiyle LH salınımını baskılamaktadır (21). Gün uzunluğu arttığında melatoninin gonadlar üzerindeki baskılayıcı etkisi ortadan kalkmaktadır.

GnRH (Gonadotropin Releasing Hormon): Pubertanın başlatılmasının kontrol edilmesinde ve ön hipofiz gonadotropinlerinden LH (Luteinleştirici Hormon) ve FSH (Folikül Uyarıcı Hormon) sekresyonunun düzenlenmesinde rol oynar (35, 42). Seksüel olgunluğa ulaşmış kanatlılarda GnRH'nın pulse şeklinde salgılanması, hipotalamusun her bölümünde genellikle 1-3 saat arayla 15-60 dakika olmak üzere tekrarlanır.

Memelilerde tek bir tip GnRH bulunurken, kanatlılarda GnRH'nın 2 formu bulunmaktadır (GnRH 1 ve GnRH 2). Özellikle GnRH 1'in (LHRH 1) reproduksiyon üzerinde etkili olduğu bildirilmiştir. GnRH 2'nin (LHRH 2) ise fizyolojik önemi kesin değildir. GnRH 1 anterior hipotalamustan salgılanırken, GnRH 2 dorsal posterior hipotalamustan salgılanmaktadır (33). GnRH'nın sürekli sekresyonu özellikle fotoreseptif merkeze bağlıdır. Fotoreseptörler GnRH 2 nöronları ve terminalleriyle yakından ilişkilidir (29). Fotosensitif durum süresince GnRH'nın yoğunluğu yükselir. GnRH'nın her

iki formu da, LH'nın in vivo ve in vitro olarak serbest kalmasını uyarır. GnRH 1 sekresyonu adrenalin, noradrenalin gibi katekolaminler tarafından stimüle edilirken, opioid peptidlerce inhibe edilmektedir. GnRH 1 salınımını takiben gonadotropik hormonlardan FSH ve LH miktarlarında artış meydana gelir (30). Aydınlatma ve gün uzunluğunun da artması, hipofizin uyarılmasını ve buradan da özellikle FSH ve LH'nın salgılanmasını stimüle etmektedir (41).

FSH (Folikül Uyarıcı Hormon): Gonadotropik hormonlar, memelilerdeki işlevlerini kanatlılarda yapmamalarına rağmen, memeli hormonlarındaki fiziksel ve kimyasal benzerliklerinden dolayı aynı adla isimlendirilmektedirler. Örneğin, FSH esas uyarıcı işlev yapmaz ve evcil kanatlıların ovaryum dokularının hiçbirinde luteinizasyon meydana getirmez. Gonadotrop hormonlar foliküler büyümeyi ve ovulasyonu direk, yumurta oluşumunu indirek olarak yönetir. Ön hipofiz bezi tarafından salgılanan FSH'nın kanatlılardaki fonksiyonu tam olarak bilinmemektedir. FSH'nın hiyerarşi içinde foliküllerin büyümesini sağlayarak ovulasyondan önce küçük foliküllerden progesteron salınımını stimüle ettiği ileri sürülmektedir (14). Etches ve Cheng (10), tavukların hipofizinin östrojenik baskılanmaya çok dirençli olduğunu ve hipofizden sürekli bir FSH salınımı olduğu varsayımını yapmışlardır.

İnhibin: Ovaryum foliküllerinin granuloza katmanında üretilir ve F1 folikülünde yüksek miktarda bulunur (3). Dişilerde FSH'yı inhibe ederek ovaryum

faaliyetlerinin düzenlenmesinde rol oynamaktadır.

LH (Luteinleştirici Hormon): Kanatlılarda ovulasyondan sorumlu başlıca hormon LH'dır (17). Hipofizden LH salgılanması ise başlıca hipotalamustan salgılanan GnRH 1 (LHRH 1) ve GnRH 2 (LHRH 2) tarafından kontrol edilir. LH kanatlılarda gonadal dokularda luteinleştirici bir etki meydana getirmez. Foliküllerde steriogenezisi uyarır ve foliküler büyümenin kontrolünü sağlayarak evcil kanatlılarda ovulasyonun başlatılmasını sağlar (39). Kanatlılarda ovulasyonun gerçekleştiği folikülün yerinde memeli hayvanlardakine eşdeğer bir korpus luteum şekillenmemektedir. LH ovaryumun granuloza ve teka hücrelerinden androjen, östrojen ve progesteron salgılanmasını stimüle eder.

Östrojen: Östrojen hormonunun büyük bir kısmı FSH ve LH hormonlarının kontrolü altında salgılanır ve foliküler aktiviteye sahip olmayan küçük ovaryum foliküllerinin teka externa hücreleri tarafından üretilir (7, 29). Gelişen yumurtalığın salgıladığı östrojen, oviduktun bezsel ve anatomik gelişimini ve aynı zamanda da karaciğeri uyararak yumurta sarısının oluşumuna katılan protein ve lipidlerin yapımını sağlar (7). Memeli hayvanlardaki durumun aksine östrojen hormonu ovulasyon öncesi LH salgılanmasını kontrol eden pozitif feedback oluşumunda rol oynamamakta, ancak hipotalamusun progesterona olan hassasiyetini kazanmasında görev almaktadır.

Kan plazmasında artan östrojen düzeyi androjen hormonu ile sinerjik çalışarak

medulla tabakasının (medullary bone) gelişmesini başlatır ve medulla tabakasından kalsiyum alınmasını artırarak ovulasyonu hızlandırır. Östrojen, kabuk oluşumu için gerekli olan Ca tuzunun sekresyonuna ve mobilizasyonuna neden olur. Bunu hiperkalsemi izler. Kandaki kalsiyum seviyesinin artışı daha çok gelişmekte olan foliküllere karaciğerden taşınan yumurta sarısı öncüsü ile yakından bağlantılıdır. Kabuk oluşumu sırasında kullanılan kalsiyum doğrudan duodenum ve üst jejunumdan emilmek suretiyle, dolaylı yoldan ise medullalı kemiklerden emilmek suretiyle sağlanır. Aynı zamanda östrojen kalsiyum depolanmasını ve kemikteki osteoblastik aktiviteyi sağlar. Östrojenin etkisiyle ovipozisyon için gerekli olan kemiklerin açılması ve kloakanın genişlemesi sağlanır. Östrojen, ses ve davranış gibi dişi cinsiyet karakterlerinin oluşumu için de gereklidir (9).

Tiroid Hormonları: Tiroid hormonlarının yetersizliği gonadotrop hormonların (FSH ve LH) salınımının azalmasına neden olmaktadır (41). Buna bağlı olarak kanatlılar uzun ve ipeksi tüylere sahip olup çok zayıf üreme aktivitesi göstermektedirler. Tüy dökümündeki etkisine ilave olarak yumurta verimi, vücut ağırlığı ve yumurta ağırlığındaki mevsimsel değişimlerden de sorumludur.

Testosteron: Testosteron teka interna hücrelerinden sentezlenir. Ovulasyon öncesi folikülün granuloza hücrelerinden progesteron salınımını uyarır. Androjenler, sürüde hiyerarşik düzenin sağlanması, yumurta akının

salgılanması ve ibiklerin büyümesi için gereklidir.

Progesteron: Tavuklarda memeli hayvanlardakine eşdeğer korpus luteumun bulunmaması nedeniyle progesteronun adrenal kabuk hormonlarından oluştuğu ileri sürülmektedir. Ancak ovulasyon öncesi pik yapan progesteronun esas kaynağı, ovulasyon öncesi olgun folikülün (F1) granuloza hücresidir ve daha az olarak ovulasyona en yakın folikülün granuloza hücresidir (F2) (23). Yumurta sarısı veya ovum olgunlaştığında ovaryumdan salgılanan progesteron hormonu, ön hipofiz bezinden LH hormonunun serbest bırakılmasına neden olan hipotalamusu uyarır ve ovulasyona neden olur. Progesteron aynı zamanda yumurta kanalının normal fonksiyonları için de gerekli bir hormondur. Ovulasyondan sonra östrojen ve progesteron hormonları yumurta akı proteinlerinin yapılmasında ve kalsiyum metabolizmasında önemli rol aldıkları bilinmektedir.

Adrenalin: Adrenal bezler cinsiyet bezlerinin aktivitesini düzenleyen adrenalin hormonunu salgırlar. Asetilkolin uterus kasının kasılmasını artırarak yumurtlamayı hızlandırırken, adrenalin yumurtlamayı geciktirir (41). Katekolaminler, dopamin, epinefrin ve norepinefrin F1 folikülünün teka hücrelerinde yüksek miktarda bulunur. Katekolaminler, ovaryum foliküllerinin teka tabakalarına lokalize olmuşlardır. Katekolaminlerin beyinde GnRH nöronlarının düzenlenmesiyle preovulatör GnRH ve LH salgılanmasında rol aldığını destekleyen kanıtlar vardır (7). Ayrıca katekolaminler

progesteron üretimi üzerine stimülatör etki yaparlar. Katekolaminlerdeki artış ovulasyon yeteneğine sahip foliküllerde ve ovulasyon öncesi LH piki esnasında meydana gelir. Bunun sonucu olarak ovulasyonda rol oynadıkları ileri sürülmektedir.

Prolaktin: Prolaktin ön hipofiz bezinden salgılanır ve dopamin tarafından düzenlenir. Prolaktin salgılatıcı hormon, bağırsaktan ilk isole edilen 28 aminoasitli polipeptid olan vazoaaktif intestinal polipeptittir (VIP). Hipotalamus kaynaklı olan VIP, ön hipofizdeki özel reseptörlere bağlanarak prolaktinin serbest kalmasını sağlar ve miktarı ile dolaşımdaki prolaktin seviyesi arasında pozitif korelasyon vardır. İnkübasyon davranışlarının başlatılması prolaktin sekresyonunun artmasıyla meydana gelir (30). Kanatlıların inkübasyondaki davranışları, LH sekresyonunda azalma ve gonadal regresyon ile karakterizedir. Prolaktinin gonadal fonksiyonu üzerine etkisi tam saptanamamıştır.

Prostaglandin: Prostaglandinler ovaryumdaki foliküllerden başka uterus dokularından da salgılanmaktadır. Prostaglandinlerin kanatlılardaki normal fonksiyonunun önemi tam olarak bilinmemekte, ancak ovipozisyonda etkili olduğu sanılmaktadır (20).

Arjinin Vazotosin: Memelilerdeki oksitosine karşılık gelen arjinin vazotosin hipofiz arka lobundan salgılanır. Prostaglandinlerin artışı ile birlikte arjinin vazotosin salınımının da artması kabuk bezi kontraksiyonlarının artmasına neden olarak yumurtlamanın uyarılmasını sağlar (3).

Yumurta Oluşumu

Yumurta verimi henüz başlamadan ovaryum, yumurta sarılarından oluşan bir salkım şeklindedir. Yumurta oluşumu, yumurta sarısının ovaryum foliküllerinde gelişmesiyle başlar. Folikül epitelyum hücrelerince üretilen yumurta sarısı folikülün gelişimiyle bağlantılı olarak 3 aşamada gerçekleşir.

1- Bir aydan fazla süren ilk aşamada aralıklı olarak lipoprotein ve nötral yağlar depo edilir.

2- Ortalama 60 gün devam eden ara evrede (ikinci aşama) ise proteince zengin yumurta sarısı üretilir. Yumurta sarısının protein ve lipitleri östrojen hormonu regülasyonu altında karaciğerden sentez edilirler.

3- Yaklaşık 7-11 gün süren kesintisiz ve yoğun gelişim evresinde (üçüncü aşama) ise, olgunlaşan folikülün ağırlığı 0.5 g'dan günde yaklaşık 2 g artarak 15-19 g'a kadar ulaşır (41).

Folikül memelilerinkine kıyasla çok çabuk gelişir. Bir tek sarının olgunlaşması için yaklaşık 10 güne ihtiyaç vardır. Bir iki gün sonra ikinci sarı gelişmeye başlar. Ovaryumdaki foliküllerin büyüklükleri (F5-F1) çok farklıdır (6). Tavuk ovaryumundaki foliküler yapı, hiyerarşik olan ve olmayan olmak üzere iki alt sınıfa ayrılır. Bir folikülün hiyerarşik sınıfa ne zaman girdiği tam olarak bilinmemekle beraber, tahminen 1 mm'lik çapa ulaştığında foliküller hiyerarşik konuma ulaşmaktadır. Genellikle bir folikülün hiyerarşik konuma gelmesi için ovumun

ovulasyonla salıverilmesi gerekmekte, bu yüzden 7–10 adet folikül hiyerarşik konumda kalmaktadır. Foliküllerin en geniş çaplısı F1, ikincisi F2 şeklinde boyutlarına göre tanımlanırlar. Bu sınıflama F5 ya da F7 de bırakılır. Bunun nedeni folikül boyutlarının bu noktadan sonra çok benzer olması ve kesin bir sıralamaya uygun olmamasıdır (4). Tavuk ovaryumları, bir hiyerarşi içinde binlerce kortikal folikül (çapı 1 mm'den daha az), yüzlerce beyaz folikül (çapı 1-5 mm arasında), 5 ya da 6 küçük sarı folikül (5-8 mm çapında), 5 ya da 6 preovulatör folikül (10-35 mm çapında) içerir (7). Yumurtlama zamanı gelen tavuklarda önce 5-6 folikül içinde bulunan ovumlar hızla gelişir. Foliküllerin içerisinde gelişen ovumlar folikül boşluğunu tamamen doldurduğundan memelilerdeki gibi folikül boşluğu ya da sıvısı bulunmaz (41). Bunun yerine yumurta sarısı vardır (6).

Ovulasyon

Ovulasyon, yumurtalıktan olgun yumurta sarısının (ovum) serbest bırakılmasıdır ve spontan olarak, yaklaşık 24 saatte bir meydana gelir (20, 26). Her yumurta sarısı, gelişim için kan yoluyla besin maddelerini sağlayan folikül sapı ile yumurtalığa tutunur. Bu folikül sapında bulunan kan damarları, atardamar ve toplardamarlar çok sayıda kollara ayrılarak sarının yüzeyini kaplar. Yumurta sarısının yaklaşık orta bölümünde şerit halinde stigma denen damarsız bir bölüm bulunur (9).

Yumurta olgunlaştığında yumurtalıkta salgılanan progesteron hormonu, ön hipofiz bezinden LH hormonunun serbest bırakılmasına neden olan hipotalamusu uyarır

ve LH hormonu da yumurtalıktan ovumunun serbest bırakılması için olgun folikülün stigma yerinden kopmasına veya stigma boyunca folikülün yırtılmasına neden olur. Böylece ovum yumurtalıktan serbest bırakılır. Folikülden serbest bırakılan yumurta, üzerindeki zarla birlikte yumurta kanalının başlangıç kısmı olan huni biçimindeki infundibulumu atılır (41). Kanatlılarda ovulasyonun gerçekleştiği folikülün yerinde memelilerdekine eşdeğer bir korpus luteum şekillenmez ve granuloza hücrelerinde luteinizasyon olmaz. Ovulasyonu izleyerek folikülün fonksiyonel granuloza hücreleri progesteron sentezlemeye devam eder. Ovulasyondan sonra piliçlerde ve hindilerde patlamış folikül birkaç gün içinde dejenere olurken, bazı sülün ve ördek hatlarında haftalar hatta aylar sonra dejenere olur (5).

Bazen ovulasyon kan damarlarından yoksun yerin dışında şekillenir ve bir veya daha fazla kan damarı yırtılır. Bunun sonucunda da oluşan kan pıhtısı sarıya yapışabilir. Bu şekilde oluşan kanlı yumurtalar genetik, yem ve yaş gibi faktörlerle ilgilidir (9).

Normal olarak bir günde bir ovulasyon olur veya ovaryumdan bir yumurta sarısı bırakılır. Fakat bazen iki yumurta sarısı bırakılabilir. Çok nadir olsa da bu sayı üç olabilir. Ovulasyonda aynı anda 2 sarı birden serbest bırakılmışsa normalde birisi yumurta kanalına girebilir. Ancak infundibulum tarafından aynı anda ikisi birden yakalanırsa bu, çift sarılı yumurta ile sonuçlanır. Aynı şekilde oluşan üç sarılı yumurtalar ise çok

nadirdir. Eğer ovulasyon saatleri arasında önemli fark varsa bu kez aynı günde iki yumurta yumurtlanabilir. Fakat bu ikincisi ince kabuklu olur (9).

Ovulasyonun Nörohormonal Mekanizması

Ovulasyon spontan olarak 24 saatlik bir dilim içinde ve standart ışık periyodu altında (14 saat aydınlık : 10 saat karanlık) meydana gelir. Gün uzunluğu birçok evcil ve yabani kanatlı türlerinde çiftleşme mevsimini düzenler. Uzun günlerde cinsel aktivite artar, kısa günlerde azalır. Bu nedenle yapay ışık düzenlemeleri gonadal aktiviteyi başlatmak veya geciktirmek için ticari tavukçulukta yaygın kullanım alanı bulmuştur.

Işık ve karanlık, pineal bezden melatonin salgılanmasının düzenlenmesinde belli bir öneme sahiptir. Genel olarak ışık melatonin yapımını azaltır, karanlık ise artırır. Pineal bez, sirkadiyan bir ritimde ve karanlıkta salgıladığı melatonin hormonu vasıtasıyla vücudun diğer kısımlarına zaman sinyalleri gönderir. Böylece günün ve yılın farklı zamanlarına bağlı fizyolojik siklusların düzenlenmesinde görev alır. Uzun gün ışığı melatoninin azalmasına ve GnRH üzerindeki epifiz bezinin inhibisyonunu kaldırarak gonadların uyarılmasına neden olur.

Gonadotrop hormonların kanatlılardaki etki mekanizmaları genel olarak memelilerdeki gibidir. Foliküllerin büyümeleri ve ovulasyon üzerine doğrudan, yumurta oluşumu üzerine ise dolaylı bir biçimde etkilidirler. Ön hipofiz bezi tarafından salgılanan FSH, yumurtalığın

gelişmesine, foliküllerin büyüklüğünün artmasına neden olur ve östrojen sekresyonunu kontrol eder. Ayrıca FSH'nın ovulasyondan önce küçük foliküllerden progesteron salınımını stimüle ettiği de ileri sürülmektedir (14). Evcil kanatlılarda ovulasyondan 14-15 saat önce plazmada bir FSH artışı meydana geldiği bildirilmesine rağmen, kesin değildir (32).

Ovulasyon siklusu tek bir ovaryum üzerinde bulunan foliküllerin bir hiyerarşi içinde hareket etmesiyle düzenlenir. Aktif hale gelen ovaryum, östrojen, progesteron ve testosteron hormonlarını üretmeye başlar. Bu steroidlerin üretimi foliküllerin büyüklüğüne bağlıdır (39). Beyaz ve küçük sarı foliküller (non- hiyerarşik) genellikle östrojen ve testosteron üretirler (29, 39). Ovulasyondan önce bu küçük foliküller F1 folikülüne gelişirken, progesteronda granuloza hücrelerinden artarak salgılanır. F1 folikülü, ovulasyonu oluşturmak için olgunlaşmaya kadar yaklaşık 10 saat yetersiz miktarda progesteron salgılar (13, 20). Johnson ve Van Tienhoven (18) daha az olgun F1 folikülünden alınan granuloza katından, olgun F1 folikülü granuloza katına göre daha az progesteron salgılandığını bildirmişlerdir. Ancak, olgunlaşmamış bir F1 folikülü (8 saatlik), teka ve granuloza hücrelerinin birlikte inkübasyonu progesteron salgılanmasını baskımlarken, olgun bir F1 folikülünde (32 saatlik) aynı durum gözlenmemiştir. Bu sonuçlara dayanarak progesteronun teka ve granuloza hücrelerindeki steroidler ve bazı faktörlerin sentez ve salınımını düzenlediği öne sürülmüştür.

Ovulasyondan önce teka hücrelerinden androjen ve östrojen salınımındaki azalma progesteron salgılanması ve dolayısıyla LH piki için gereklidir (3). Progesteron seviyesindeki artış foliküllerin büyüdüğünü gösterir (39).

Spontan ovulasyon, ovulasyon öncesi progesteron ve LH hormonunun pik yapmasıyla ilgilidir. LH ve progesteronun ovulasyon öncesi pik yapması, ovulasyon siklusu esnasında anahtar olaydır (35, 40). Ovulasyonu oluşturan LH piki ise açık periyod olarak isimlendirilen karanlık faz (scotophase) sırasında başlatılır. Işığın karanlığa dönüşünden 8 saat sonrasına kadar LH'da artış gözlenir. Bu aşamada LH'nın kandaki konsantrasyonu normalden 2-3 kat daha yüksektir. Bu artıştan 4 saat sonra ise ovulasyon şekillenir. Ovulasyon siklusu süresince birkaç LH piki meydana gelmesine rağmen bu artışlar ovulasyonu oluşturacak konsantrasyonlara ulaşmamaktadır (19, 37). Ovulasyona, karanlığın son zamanlarında artış gösteren LH'nın yüksek seviyesinin neden olduğu ileri sürülmektedir. Fakat LH'nın karanlık periyodunun son zamanlarında olduğu bilimsel olarak açıklanamamaktadır. Ancak LH salınımı olmazsa o gün ovulasyon olmaz ve takip eden yumurta oluşumu 24 saat sonraya, yani gelecek karanlık periyoda kalır (3).

LH'nın ovulasyonu meydana getirebilmesi foliküllerden progesteron salınımına bağlıdır (3). Birçok memelide progesteron LH salınımını kısıtlarken kanatlılarda, progesteron ovulasyondan önce LH pikinin meydana gelmesinde gereklidir ve bunu hipotalamustan GnRH'nın salınımını

artırarak gerçekleştirir (15). Progesteronun kandaki konsantrasyonundaki artışı LH'nın yükselmesine, LH artışı progesteronun yükselmesine neden olur ve her iki hormon arasında ovulasyon öncesi pik yapmaları ile sonuçlanan pozitif feedback ilişkisi vardır (16). Fakat hormonların ovulasyon üzerine etkileri için yapılan çalışmalarda tartışmalı sonuçlar elde edilmiştir (8, 34, 38, 40).

Ancak, ovulasyon öncesi LH pikinin meydana gelmesinde progesteron tek esas faktör değildir. Progesteronla birlikte testosteron hormonu da, ovulasyon öncesi progesteron ve LH salgılanması için gereklidir. Lee ve Bahr (23, 24) androjenlerin progesteron üretimini baskıladığını, F1 folikülünün granuloza hücresinden progesteron üretimi üzerine testosteron ve östradiolün inhibitör bir etki yaptığını rapor ederlerken, Sasanami ve Mori (31) de granuloza hücrelerinden progesteron üretimi üzerine testosteronun pozitif bir etkisinin, olduğunu ileri sürmüşlerdir.

Ovulasyon siklusu sırasında LH, progesteron ve testosteron seviyesi bazal seviyeden pik seviyeye tavuklarda ovulasyondan yaklaşık 4 -7 saat önce artar (11, 12, 19, 28).

Ovipozisyon

Ovipozisyon, uterus kas kontraksiyonlarının artması, memelilerdeki servikse karşılık gelen utero vajinal sfinkterin gevşemesi, vajina duvarının gerilmesi ve abdominal vücut kaslarının kasılması gibi bir dizi olaylarla yumurtanın vücut dışına atılmasıdır (3).

Ovipozisyunun başlama mekanizması tam olarak aydınlatılmamış olmakla beraber hormonal ve nöral bir seri olayları kapsadığı bilinmektedir. Uterus kaslarının kontraksiyonunu sağlayan ilk uyarımın nöral olduğu, daha sonra hipofiz arka lob hormonları, steroid hormonlar ve prostaglandinlerin devreye girdiği düşünülmektedir. Birçok araştırmacı prostaglandin enjeksiyonlarının tavukta premature ovipozisyona ve kabuk bezinde (uterus) müsküler kontraksiyonlara neden olduğunu bildirmişlerdir (3, 36). Ovulasyondan önce ya da sonra ovaryumdaki en geniş folikülün yerinden çıkarılması ile ovipozisyona zamanının gecikmesi, steroid hormonların da ovipozisyonda rolü olduğunu göstermektedir. Ovipozisyonda önemi olan bir başka hormon hipofiz arka lobundan salgılanan memelilerdeki oksitosine karşılık gelen arjinin vazotosindir. Prostaglandinlerin artışı ile birlikte arjinin vazotosin salınımının da artması kabuk bezi kontraksiyonlarının artmasına neden olmaktadır.

İlk ovulasyon anının nasıl başlatıldığı bilinmemekle birlikte, sinir sistemi ve hormonal sistemin birinci derecede önemli olduğu söylenebilir. Pratikte ovulasyon zamanının direk olarak belirlenmesi zordur. İkinci ovulasyon, ilk yumurtanın yumurtlanmasından (ovipozisyona) itibaren yaklaşık 15 – 45 dakika sonra meydana gelir ve bu ovulasyon zamanını belirlemek için kullanılır. Daha sonraki ovulasyonlar da yine aynı zaman aralıklarında olur. Verim döneminin başlatıldığı ilk hafta ovulasyon

düzensizdir ve kanatlıların hormonal mekanizması henüz denge halinde değildir. Bu dengenin kurulması için çoğu kez 2 - 4 yumurta yumurtlanır (9). Tavuklar bir süre ara vermeksizin her gün yumurtlarlar ve daha sonra bir veya birkaç gün yumurtlamaya ara verirler. Tavukçulukta ara vermeksizin ard arda yumurtalanan dönem uzunluğu İngilizce clutch olarak ifade edilir. Uzunluğu 2-100 gün arasında değişir. Ancak çoğu ticari yumurtacılar her bir yumurtlama döneminde 3-8 yumurta verirler. Bu süre bakımından ırklar ve fertler arasında farklılık görülür. Kuluçka uzunluğu hipofiz bezi tarafından üretilen gonadotropinler ile yönetilir. Uzun kuluçkaya sahip tavuklarda yumurtanın ovulasyonu ve sıklık olgunluk sürekli olduğundan FSH'nın sekresyon oranının kontrol edilemez olduğu düşünülmektedir. Düşük verimli tavuklar daha kısa süreli yumurtlama dönemlerine sahipken yüksek verimliler bunu daha uzun gösterirler.

Kuluçka

Kuluçka kavramı genellikle inkübasyon diye adlandırılabilen ve kanatlıların soylarını üretmek için gösterdikleri doğal ve fizyolojik olaylar zinciridir. Ördeklere kuluçka süreleri 28 gündür ve nadiren gürk olurlar. Kazlarda 30, hindide 28, tavukta ise 21 gündür (1). Başlıca kuluçka belirtileri yumurtlamama, yuvada yatma, gürk sesleri ve pelvis kemiklerinin arasındaki mesafenin daralmasıdır (2). Prolaktindeki şiddetli artış inkübasyon davranışlarıyla ve dahası seksüel olgunluğun başlatılmasıyla ilişkilidir (8, 27). Hem yumurtlama hem de kuluçka dönemindeki dişilerde prolaktin salınımı

pulzasyonlar şeklindedir. Plazma prolaktin konsantrasyonu inkübasyondaki tavuklarda yüksek (~ 520 ng/ml) iken, inkübasyonda olmayan tavuklarda düşüktür (~ 70 ng/ml).

Kuluçka davranışları, yumurtlama faaliyetlerini kısıtlayıcı etkenlerin basında gelir ve bunun sonucunda ovaryum regresyonu ve yumurtlamanın durması görülür (2). Prolaktin hormonu hipofiz bezine yaptığı negatif feedback etki mekanizmasıyla gonadotropik hormonların salgılanmasını ve yumurtlamayı engellemektedir (22).

Işık ve Yumurtlama Siklusu

Kanatlılar ışığa aşırı derecede hassastırlar. Bu nedenle aydınlatma programları kanatlılar için çok önemlidir. Kanatlılar, normal olarak gün uzunluğunun arttığı ilkbahar döneminde yumurtlamak üzere yer hazırlamaya, çiftleşmeye ve yumurta yumurtlamaya başlarlar. Yılın gün uzunluğunun azaldığı dönemlerde ise yumurta verimini ve çiftleşme davranışlarını keserler. Özellikle azalan gün uzunluğu yumurta veriminde düşmeyle sonuçlanmaktadır. Bu nedenle yumurta verim dönemi boyunca 14-16 saatlik bir aydınlatma süresini devam ettirmek için ilave suni aydınlatma kullanılmalıdır (9). Büyüme çağında aydınlatma süresi asla artırılmamalıdır. Yaklaşık 18-20 haftalık yaştan sonra gün uzunluğu haftada yarım saat ya da bir saatlik ilaveler ile artırılmalıdır. Cıvcıvler geldiği günden başlayarak ilk üç gün devamlı (24 saat) daha sonra günde 8 saat aydınlatma yeterlidir. Cinsel olgunluk çağına gelen sürü için aydınlatma süresi yavaş yavaş 14-17 saate kadar çıkarılır ve daha sonra sabit olarak devam ettirilir. 14 saat ışık, 10 saat

karanlık (normal gün ışığı şartları altında) programı uygulanan tavuklarda ilk ovipozisyon genellikle sabahın erken saatlerinde gerçekleşirken, diğer günlerdeki yumurtlamalar günün ilerleyen saatlerinde meydana gelmektedir (3).

Cinsel olgunluğun öne alınması ya da geciktirilmesi ile ilgili fotoperiyottan kaynaklanan etki, türlere göre büyük farklılıklar göstermektedir. Tavukta cinsel olgunluğun başlaması aydınlatma süresinin gittikçe azalması ya da kısa süreli aydınlatma ile geciktirilirken, uzun süreli aydınlatma ile çabuklaştırılmaktadır. Yumurtlama ile sonuçlanan uzun süreli aydınlatma uygulamasına en uygun yaş tam olarak ortaya konmamışsa da bunun 90 günden daha erken olmadığı ortaya konmuştur (25). Buna karşılık tavuklar herhangi bir fotoperiyodik uyarım olmaksızın 200 günlük yaşta yumurtlamaya başlarlar. Uzun zaman kısa süreli aydınlatma ya da azalan sürelerde aydınlatma sonucu yumurta üretimi durur.

SONUÇ

Kanatlı sektörü, kümes hayvanlarının kısa sürede verim çağına ulaşmaları, üreme ve verim etkinliklerinin yüksek olması, düşük vücut ağırlığına sahip olduklarından dolayı küçük alanda yetiştirilebilmeleri, yemi diğer çiftlik hayvanlarına oranla daha etkin şekilde hayvansal proteine dönüştürebilmeleri nedeniyle dikkat çekmektedir. Bu nedenle kanatlılarda reproduktif hormonal regülasyonun tam olarak bilinmesi yardımcı üreme tekniklerinin uygulanmasını ve bu konuda çalışmalar yapılmasını kolaylaştıracaktır.

KAYNAKLAR

1. **Akpınar AC** (1970) *Hindi, kaz ve ördek yetiştiriciliği*. Ankara Üniversitesi Basımevi, Ankara.
2. **Alkan S, Kaşıkçı G, Cirit Ü** (2003) *Damızlık hindilerde kuluçka davranışlarının pimoziid kullanılarak engellenmesi*. İstanbul Üniversitesi Vet. Fak. Derg. 29 (1): 51-60.
3. **Bahr J, Johnson PA** (1991) *Reproduction in poultry. In: reproduction in Domestic Animals*. Ed. Perry T. Cupps, 4th edition, Academic pres, INC., California, USA.
4. **Cedden F** (2000) *Kanatlılarda döllenme ve ovulasyon*. Tavukçuluk Araştırma Dergisi, 2:51-54.
5. **Cedden F, Göger H** (1999) *Kanatlılarda Foto Periyodun Etkisi ve Yumurtanın Oluşumu*. Tavukçuluk Araştırma Dergisi, 1:51-54.
6. **Deniz E** (1965) *Kanatlılarda ve özellikle evcil tavuklarda reproduktif organların fonksiyonel anatomisi*. Türk Vet. Hek. Derneği Derg., 5:328-345.
7. **Ebeid TA, Eid YZ, El-Abd EA, El-Habbak MM** (2008) *Effects of catecholamines on ovary morphology, blood concentrations of estradiol-17B, progesterone, zinc, triglycerides and rate of ovulation in domestic hens*. Theriogenology, 69:870-876.
8. **El halawani ME, Silsby JL, Fehrer SC, Behenk EJ** (1983) *Effects of estrogen and progesterone on serum prolactin and luteinizing hormone levels in ovariectomized turkeys (Meleagris gallopavo)*. Gen. Comp. Endocrinol., 52:67-78.
9. **Ersayın C** (1991) *Tavukçuluk*. Cilt1, TDFO, Ankara.
10. **Etches RJ, Cheng KW** (1981) *Changes in plasma concentrations of luteinizing hormone, progesterone, oestradiol and testosterone and in the binding of follicle stimulating hormone to the theca of follicles during the ovulation cycle of the hen (Gallus domesticus)*. J. Endocrinol., 91:11-22.
11. **Etches R.J, Cunningham FJ** (1976) *The interrelationship between progesterone and luteinizing hormone during the ovulatory cycle of the hen (Gallus domesticus)*. J. Endocrinol., 71:51-58.
12. **Furr BJA, Bonney RC, England RJ, Cunningham FJ** (1973) *Luteinizing hormone and progesterone in peripheral blood during the ovulatory cycle of the hen Gallus domesticus*. J. Endocrinol., 57:159-169.
13. **Hafez ESE** (1993) *In reproduction in Farm animals*. p: 385-467. Edit.: E.S.E Hafez, Lea and Febiger, Philadelphia.
14. **Hammond RW, Burke WH, Hertelendy F** (1984) *Influence of follicular maturation on progesterone release in chicken granulosa cells in response to turkey and ovine gonadotropins*. Biol. Reprod., 24:1048-1055.
15. **Johnson AL, Johnson PA, Van Tienhoven A** (1984) *Ovulatory response and plasma concentrations of luteinizing hormone and progesterone following administration of synthetic mammalian or chicken luteinizing hormone releasing hormone relative to the first or second ovulation in the sequence of the domestic hen*. Biol. Reprod., 31:646-655.
16. **Johnson PA., Johnson AL and Van Tienhoven A** (1985) *Evidence for a positive feedback interaction between progesterone and luteinizing hormone in the induction of*

- ovulation in the hen, *Gallus domesticus*. Gen. Comp. Endocrinol., 58:478–485.
17. **Johnson PA, Wang SY, Brooks C** (1993) *Characterization of a source and levels of plasma immunoreactive inhibin during ovulatory cycle of the domestic hen*. Biol. Reprod., 48:262-267.
 18. **Johnson PA, Van Tienhoven A** (1984) *Investigations of the significance of the crepuscular LH peak in the ovulatory cycle of the hen (Gallus domesticus)*. J. Endocrinology, 100:307-313.
 19. **Kappauf B, Van Tienhoven A** (1972) *Progesterone concentrations in peripheral plasma of laying hens in relation to the time of ovulation*. Endocrinology, 90: 1350–1355.
 20. **Keskin O** (1996) *Tavuklarda reproduktif endokrinoloji*. Vet. Hek. Derneği Derg., 67 (2): 41-44.
 21. **Kuş İ, Sarsılmaz M** (2002) *The Morphological structure and functions of the pineal gland*. J Med Sci., 22:221-226.
 22. **Lea RW, Richard-Yris MA, Sharp PJ** (1996) *The Effect of Ovariectomy on Concentrations of Plasma Prolactin and LH and Parental Behavior in the domestic fowl*. General and Comparative Endocrinology, 101:115–121.
 23. **Lee HT, Bahr JM** (1989) *Inhibitory sites of androgens and estradiol in progesterone biosynthesis in granulosa cells of the domestic hen*. Endocrinology, 125:760-765.
 24. **Lee HT, Bahr JM** (1990) *Inhibition of the activities of P450 cholesterol side-chain cleavage and 3 β -hydroxysteroid dehydrogenase and the amount of P450 cholesterol side-chain cleavage by testosterone and estradiol-17 β in progesterone biosynthesis in hen granulosa cells*. Endocrinology, 126:779–786.
 25. **Leeson S, Summers JD** (1988) *Significance of growing photoperiods and light stimulation at various ages for leghorn pullets subjected to regular or humeral photoperiods*. Poultry Sci., 67:391-398.
 26. **Liu HK, Bacon WL** (2004) *Effect of Chronic Progesterone Injection on Egg Production in Japanese Quail*. Poultry Sci., 83:2051–2058.
 27. **Liu HK, Bacon WL** (2005) *Changes in egg production rate induced by progesterone injection in broiler breeder hens*. Poultry Sci., 84:321–323.
 28. **Proudman JA, Scanes CG, Opel H, Ottinger MA** (1984) *Two avian luteinizing hormone radioimmunoassay procedures compared by measurements of changes during the ovulatory cycle of turkey and broiler hens*. Poultry Sci., 63:1269–1275.
 29. **Robinson FE, Etches RJ** (1986) *Ovarian steroidogenesis during follicular maturation in the domestic fowl (Gallus domesticus)*. Biol. Reprod., 35:1096–105.
 30. **Saldanha CJ, Silverman AJ, Silver R** (2001) *Direct innervation of GnRH neurons by encephalic photoreceptors in birds*. J. Biol. Rhythms, 16: 39–49.
 31. **Sasanami T, Mori M** (1999) *Effects of oestradiol-17 β and testosterone on progesterone production in the cultured granulosa cells of Japanese quail*. British Poultry Sci., 40:536–540.
 32. **Scanes CG, Godden PMM, Sharp P** (1977) *An homologous radioimmunoassay to chicken*

- follicle-stimulating hormone observations on the ovulatory cycle.* J. Endocrinol., 73:473-481.
- 33. Sharp PJ, Dawson A, Lea RW** (1998) *Control of luteinizing hormone and prolactin secretion in birds.* Comp. Biochem. Physiol. Part C, 119:275-282.
- 34. Tanaka K, Li ZD, Ataka Y** (1987) *Studies of ovulation in the perfused ovary of the fowl (Gallus domesticus).* J. Reprod. Fertil., 80:411-416.
- 35. Urbanski HF, Ojeda SR** (1987) *Activation of luteinizing hormone-releasing hormone release advances the onset of female puberty.* Neuroendocrinology, 46: 273-276.
- 36. Weshung L, Korteweg M, Verdonk G, Houvenaghel A** (1978) *Plasma levels of prostaglandin F related to oviposition in the domestic hen.* Arch. Int. Pharmacodyn., 236:331-333.
- 37. White JM, Etches RJ** (1984) *The effect of photoperiod and position in the ovulatory sequence on plasma concentrations of luteinizing hormone during the ovulatory cycle of the hen.* Poultry Sci., 63:786-790.
- 38. Wilson SC, Sharp PJ** (1976) *Introduction of luteinizing hormone release by gonadal steroids in the ovariectomized domestic hen.* J. Endocrinol., 71:87-98.
- 39. Yang J, Long DW, Bacon W L** (1998) *Effect of Exogenous Progesterone on Luteinizing Hormone Secretion in Domestic Turkey Hens at Different Reproductive States.* Gen. Comp. Endocrinol., 110:337-345.
- 40. Yang J, Long DW, Bacon WL** (1997) *Changes in plasma concentrations of luteinizing hormone, progesterone, and testosterone in turkey hens during the ovulatory cycle.* Gen. Comp. Endocrinol., 106: 281-292.
- 41. Yılmaz B** (1999). *Hormonlar ve Üreme Fizyolojisi.* Feryal Matbaacılık, Ankara.
- 42. Yingdong Ni, Yuchuan Z, Lizhi L, Roland G, Ruqian Z** (2007). *Developmental changes of FSH-R, LH-R and GnRH-I expression in the ovary of prepubertal ducks (Anas platyrhynchos).* Anim. Reprod. Sci., 100: 318-328.