

Kanatlılarda Döllenme ve Ovulasyon

Fatin CEDDEN'

ÖZET: Memeli hayvanların üremeleri ile ilgili kapsamlı bilgilere sahip olunmasına karşılık, kanatlılarda bu mekanizmanın işleyişi hakkında çok az şey bilinmekte ve bu hususta birçok farklılıklar gözlemlenmektedir. Bu derlemede, dişi kanatlıların yumurta kanalında spermanın korunması, döllenme, ovulasyon, ovipozisyon ve bu olayların gerçekleşmesini sağlayan nörohümorale işleyişten bahsedilmiştir.

Anahtar Kelimeler: Döllenme, ovulasyon, kanatlı

Fertilization and Ovulation in Poultry

ABSTRACT: In comparison to the detailed knowledge of the process associated with reproduction in mammals, little is known of the events of this mechanism and many points are distinct in avians. The topics of this review are sperm storage in female reproductive tract, fertilization, ovulation and the neuroendocrine controls providing ovulation and oviposition

Key Words: Fertilization, ovulation, poultry

Spermanın genital kanalda tutunması

Tavukların genital kanalında spermatozoidlerin dölleme yeteneklerini kaybetmeksizin kalmasını sağlayan ve sperm depo bezleri olarak bilinen özel salgı bezleri mevcuttur. Tavuklarda ve dişi hindilerde sperm, dölleme yeteneğini genital kanalda 3-10 hafta arası bir süre kadar koruyabilmekle beraber tavuklarda 5-7 gün, hindilerde ise 14-21 günden sonra yumurtalardaki döllenme oranlarının düştüğü bilinmektedir (Lorenz 1950; Lake and Stewart 1978).

Sperm, doğal aşımında dışarı doğru çıkan kloaka, yapay tohumlamada ise vaginaya bırakılır. Ejakulat sıvısı içerisindeki spermatozoidlerin bırakıldıkları yerden uterus ve vaginanın birleşme yeri olan kıvrımlardaki sperm depo bezlerine ulaşmaları kendi hareketleri ile gerçekleşmektedir. Spermatozoidlerin metabolizmaları ve onların dölleme kapasitelerinin korunmasına yönelik katkılar sağlayabilecek bilgilerin teorik ve pratik önemine rağmen, ne spermatozoidleri sperm depo bezine çeken kesin mekanizma, ne de sperm depo bezinde spermatozoidlerin dölleme kapasitelerini korumalarını sağlayan metabolik işlem anlaşılamamıştır.

Genellikle 50-200 kadar spermatozoid bir demet halinde sperm depo bezi içerisine uzunlamasına olarak yerleşir. Sperm depo bezinden spermatozoidlerin salınmasına yol açan mekanizma da tam olarak bilinmemektedir. Bir sperm depo bezinin tüm spermatozoidleri aynı zamanda boşalttığı bilinmekle beraber, bezlerden birinin spermatozoidleri boşaltırken yanındaki bezin spermatozoidleri tutmaya devam etmesi ile ilgili faktörün ne olduğu da

bilinmemektedir. Dişi yumurta kanalında az miktarda olmakla beraber her zaman spermatozoide rastlanması, spermatozoidlerin bırakılmasının devamlı bir işlem olduğunu akla getirmektedir. Diğer taraftan hem infundibulumda, hem de uterus ve vaginanın birleştiği bölgede depo bezlerinin bulunmasının nedeni de anlaşılamamıştır. Zira, yumurtlayan tavuklarda vagina ve uterusun birleşme bölgesinde yer alan sperm depo bezlerinde her zaman spermatozoide rastlanmasına karşılık, infundibulumdakilerde spermatozoid bulunmamakta ya da çok az bulunmaktadır. Cerrahi tohumlama gibi deneysel teknikler kullanılarak infundibulumda bulunan sperm depo bezlerinin spermatozoidlerle doldurulmaları, döllenmiş yumurta elde etme süresini, intra vajinal tohumlama ya da doğal aşım ile elde edilene oranla iki kat artırmaktadır. Döllenmenin infundibulumdaki sperm tutucu bezlerin olduğu bölgede gerçekleşmesi, bu bölgenin spermatozoidlere ait dölleme kapasitesinin korunmasındaki yeteneğini düşündürmektedir. Bu özellik, infundibulumun, yumurtanın varması ve gerekli olan aktif spermatozoidin sağlanmasında rol oynadığını akla getirmektedir.

Döllenme ve partenogenezis

Memelilerde döllenme ile ilişkili olaylar hakkında detaylı bilgilere sahip olunmasına karşılık, kanatlılarda bu mekanizmalar ile ilgili az bilgi mevcuttur. Folliküler olgunlaşma boyunca, Mayoz bölünmenin Pakiten safhasında dişiye ait pronukleus 2n kromozomludur. Her ne kadar çekirdekdeki reorganizasyonu uyaran etmenler bilinmiyorsa da, ovulasyondan yaklaşık olarak 24 saat önce germinal kese

parçalanmaya başlar. İlk redüksiyon bölünmesi ovulasyon öncesi LH boşalımı sırasında, ikincisi spermatozoidlerin ovum içerisine girmesi esnasında gerçekleşir. Genel olarak, Posterior İfundibulumda ve/veya Magnumda protein materyal ile çevrilmeden önce çok sayıda spermatozoid vitellin zarını geçer, ancak sadece bir adet spermatozoid diploid kromozom yapısını oluşturmak amacıyla dişiye ait pronukleus ile birleşir. Hindilerde hatlara ve viral enfeksiyonlara karşı uygulanan aşı programına bağlı olarak, hiç çiftleşmemiş piliçlerin yumurtalarında yaklaşık olarak %1-15 oranında partenogenetik gelişme gözlemlenmektedir. Erken embriyonik gelişme döneminde haploid, diploid, aneuploid ve poliploid hücrelerin bu embriyolarda görüldüğü, buna göre gelişmenin haploid olarak başladığı daha sonra ise diploid hale geçildiği ortaya konmuştur (Darcey et al 1971). Ancak 2n kromozomlu diploid konuma geçiş ile ilgili mekanizma tam olarak bilinmemektedir.

Evcil kanatlılarda ovaryum

Işık uyarımını takiben plazmada gonadotropin yoğunluğunun artması küçük folliküllerin belli bir hiyerarşiye bağlı olmaksızın büyümeye başlamasını uyarır ve sonuç olarak sarı materyal ile dolu folliküllerin belli bir hiyerarşide oluşmasını sağlar. Ovulasyondan sonra piliçlerde ve hindilerde patlamış follikül birkaç gün içinde dejenere olurken, bazı sülün ve ördek hatlarında haftalar hatta aylar sonra dejenere olur.

Olgunlaşmamış follikülde ovum, kolumnar granuloza hücrelerinden oluşmuş çok hücreli bir katmanla çevrili olan vitellin zarı ile örtülüdür. Follikül çapının 5 mm den 20 mm ye kadar büyümesi nedeniyle granuloza hücreleri tek sıralı yassı hücreler haline dönüşmektedir. Bu hücreler granuloza ve teka dokusunu birbirinden ayıran vitellin zarı ve bazal lamina arasına konumlanmaktadır. Ovulasyon sırasında granuloza hücreleri vitellin zarından ayrılmakta ve ovum bu hücrelerden arınmış olarak salıverilmektedir.

Teka katmanı damar, sinir, bağ ve steroid üreten dokulardan meydana gelmiştir. Damar sistemi yumurta sarısı öncüsünü karaciğerden alıp gelişmekte olan folliküle taşır ve steroidogenesis ürünleri ile prostaglandin üretimini hedef dokulara yollamak üzere yayar. Tekadaki steroidojenik dokulara yönelik yaygın sinir yapısının görevi ise hala bilinmemektedir. Bu tür bir anatomik yapılanmanın muhtemelen ovaryumdaki düzenlemelere katıldığı, ovaryumdaki folliküler hiyerarşinin kontrolünde sinirsel verileri taşıdığı yolunda görüşler mevcuttur (Gilbert and Wood-Gush 1970).

Tüm bu yapıyı çevreleyen bağ doku, bir proteaz varyetesinin faaliyetiyle ovulasyon sırasında yıkıma uğrar. Folliküldeki çatlama genellikle tekanın stigma olarak bilinen ve damarsal olmayan bölgesinde gerçekleşir. Folliküldeki çatlama vasküler bölgeye sarktığı zaman yumurtada kan lekesi olarak tanımlanan yumurta sarısı yüzeyinde kanamaya neden olur.

Folliküler büyüme ve steroid üretimi

Tavuk ovaryumundaki folliküler yapı, hiyerarşik olan ve olmayan olmak üzere iki alt sınıfa ayrılır. Bir follikülün hiyerarşik sınıfa ne zaman girdiği tam olarak bilinmemekle beraber, tahminen 8-15 mm lik çapa ulaştığında folliküller hiyerarşik konuma ulaşmaktadır. Genellikle bir follikülün hiyerarşik konuma gelmesi için bir ovumun ovulasyonla salıverilmesi gerekmektedir, bu yüzden 7-10 adet follikül hiyerarşik konumda kalmaktadır. Folliküller en geniş çaplı F1, ikincisi F2 vb şekilde boyutlarına göre tanımlanırlar. Bu sınıflama F5 ya da F7 de bırakılır. Bunun nedeni follikül boyutlarının bu noktadan sonra çok benzer olması ve kesin bir sıralamaya uygun olmamasıdır.

Hiyerarşik konumda olmayan folliküller progesteron üretmemekle beraber, yüksek miktarlarda estrogen ve androgen sentezlemektedir. Bu küçük folliküllerde granuloza ve teka dokularının androgen ve estrogen üretimine olan katkılarının ne olduğu bilinmemektedir. Küçük folliküllerde bu dokular tarafından gerçekleştirilen steroid üretiminin FSH tarafından etkilenmemesine karşılık LH uyarımlarına karşı yüksek bir hassasiyet gözlemlenmektedir. Folliküllerin yumurta sarısı ile dolduğu aşamadan sonra granuloza hücreleri özellikle LH uyarımına bir yanıt olarak progesteron salgılamaya özelliğini kazanmaktadır. Hiyerarşik olarak F2-F5 olarak değerlendirilen folliküllere ait granuloza hücreleri kültüre tabi tutulduklarında ortama progesteron salgılayabilmekte ancak in vivo koşullarda bu steroid hormonun dolaşımdaki konsantrasyonuna katkıda bulunmadığı görülmektedir. Tahminen bu folliküllerin bünyesinde üretilen progesteron teka dokusunda androgenlere ve estrogenlere dönüşmekte ya da tekada üretilen estrogenler ve androgenler granulozadaki steroidogenesisi engellemektedir. Ovulasyon öncesi safhadaki en geniş yapıdaki follikülde teka tarafından üretilen androgenlerin ve estrogenlerin üretimi durur ve buna bağlı olarak follikül progesteron üretiminin parakrin ya da metabolik yolla engellenmesinden kurtulur. Ovulasyon öncesi LH boşalımına yanıt olarak folliküle ait toplar damardan dolaşım sistemine geçen yüksek miktardaki progesteronu F1 follikülü üretir ve salgılar. Progesteron dolaşım sisteminden, aşağıda anlatılacak nöroendokrin sistem aracılığıyla ovulasyon öncesi LH boşalımını uyardığı hipotalamusa ulaşır.

Ovulasyon öncesi LH boşalımının nöroendokrin kontrolü

Ovulasyon öncesi progesteron boşalımı, hipotalamusu da içine alan ovulasyon öncesi LH salınması ile birlikte pozitif feed-back' i sağlar. Yapılan araştırmalarda, hipotalamustan progesteron reseptörleri izole edilmiş, ayrıca klasik ablasyon teknikleriyle supraoptik ve paraventrikular çekirdeklerin ovulasyon için çok gerekli olduğu ortaya konmuştur. Preoptik bölgeye küçük dozlarda progesteron enjeksiyonu yapılması tam olarak olgunlaşmamış düzeyde ovulasyona neden olurken aynı uygulamanın hipofize yapılması her hangi bir etki oluşturmamaktadır.

Katekolaminerjik sinirler ve LHRH üreten sinirlerin fonksiyonel olarak birbirlerine bağlı oldukları yapılan çalışmalarda ortaya konmuştur. Buna ek olarak opioid sistemin hipotalamustan salgılanan GnRH'nin etkisi altında olduğu bilinmektedir (Opioid peptidler, endokrin sistemde morfin benzeri narkotik etkileri olan ve beyin tarafından salgılanan endorfinler, enkefalinler ve dinorfinler gibi sınıflanan kimyasal bileşenlerdir) (Cunningham, 1987).

Hipotalamusun progesterona olan yanıtı ovaryumlardan üretilen steroidler tarafından belirlenmektedir. Wilson and Sharp (1976), estrogen ve progesteron uygulaması yapılan hayvanlarda pozitif feed-back etkisinin ortaya çıkabildiğini ve progesteronun tonik ya da akut LH salgılanmasında etkili olduğunu çalışmalarında ortaya çıkarmışlardır. Memeli hayvanlardaki durumun aksine, estrogen hormonu ovulasyon öncesi LH salgılanmasını kontrol eden pozitif feed-back oluşumunda rol oynamamakta, ancak hipotalamusun progesterona olan hassasiyetini kazanmasında görev almaktadır.

Ovulasyon zinciri ve ovulasyon döngüsü

Tavuklar belli bir sıralamaya göre yumurtlarlar. Standart aydınlık/karanlık koşullarında (14 saat aydınlık, 10 saat karanlık/gün) bir önceki ovulasyon ile onu izleyen arasında 38-40 saatlik bir süre geçtiğinde bir zincir başlar. Aynı zincir içinde takip eden ovulasyonlar arasında 24-27 saat kadar bir aralık meydana gelir. Zincirin ilk yumurtasının ovulasyonu yumurta bırakılması yani ovipozisyon ile beraber kendini göstermemekte ancak sonraki ovulasyonlar 15-60 dakika arasında gerçekleşen ovipozisyon ile takip edilmektedir. Bir zincirin son ovipozisyonu ise ovulasyon ile beraber ortaya çıkmaktadır.

Ovulasyon döngüsü tavuklarda klasik biçimde iki ovipozisyon arası geçen süre olarak değerlendirilir. Gerçekte, evcil kanatlıların birbiri ardına sıralanan çok sayıda yumurta bırakmasına karşılık, bir follikülün yumurta sarısını oluşturduğu hiyerarşik kolumna kadar ulaşması ve 7-10 saat sonra ovule olması ovulasyon döngüsü olarak değerlendirilmelidir. Bu nedenle, birbiri ardına sıralanan ovulasyonlar arasında ortaya çıkan plazma steroid yoğunluğu, tüm folliküllerce üretilen her sınıftan steroidin birikimli üretimi ile sonuçlanır. Progesteronun plazmadaki yoğunluğu öncelikle hedef alınan ovulasyon öncesi konumda olan follikülün salgısal faaliyetine yansır. Buna karşılık, androgenlerin yoğunluğu hiyerarşik konumda olan ve olmayan folliküllere yansımaktadır. Estradiolun plazmadaki yoğunluğu esas olarak çapı 10 mm den küçük hiyerarşik konumda olmayan folliküllerden hormon salgılandığını göstermektedir.

Ovipozisyonun endokrin kontrolü

Ovulasyon ile ilgili nöroendokrin olaylar ovipozisyon ile ilişkilidir. Ovulasyon öncesi ve sonrası konumlarda bulunan folliküllerin operasyonla çıkartılması ovipozisyonu bloke etmekte, tam olgunlaşmamış folliküllerin uyarılması ile de erken

ovipozisyon gerçekleşmektedir. Ovipozisyonun olmaması halinde ovulasyon uterus kasılmaları ile beraber kendini göstermektedir. Ovipozisyonu kontrol eden kesin endokrin mekanizma henüz bilinmemekte ancak, in vivo ve in vitro koşullarda uterus kasılmalarının kasılmasından ve muhtemelen bilinmeyen faktörlerin uyarılmasından da sorumlu olan prostaglandinler ve arginin vasotocin(AVT) bu olaylarda rol oynamaktadır (Shimada and Saito, 1989). Prostaglandinler ovulasyondan önceki 1 saat içerisinde folliküldeki granuloza hücreleri tarafından salgılanmaktadır. Ancak ovulasyondan hemen sonraki konumda olan folliküller ovipozisyon sırasında plazma prostaglandin yoğunluğuna katkıda bulunmaktadır. Her ne kadar tam olarak açığa çıkarılmamışsa da prostaglandin üretimi ovulasyon öncesi LH salınması ile ilgili olaylar tarafından uyarılmaktadır. Memelilerdeki benzerlikten yola çıkarak AVT'nin salgılandığı yerin nörohipofiz olduğu düşünülebilir ve ovaryumlar da zengin nöropeptid kaynakları olarak değerlendirilebilir. Ovipozisyon sırasında AVT üretimini başlatan işaretin ne olduğu hala bilinmemektedir; ancak, memelilerdeki doğum sırasında doğum kanalının gerilmesi sonucunda oksitosin hormonunun salgılanmasının uyarılması arasında benzerlik görülmektedir.

LH salınımı

Tavuklarda ovulasyon günün 8 saatlik bir süreci içinde yoğunlaşmıştır. Ovulasyon öncesi LH boşalmını, doğal işleyişi tam olarak anlayamamışsa da günlük aydınlık ritmi tarafından düzenlendiği bilinmektedir. Adrenal korteks salgıları belli bir ritim oluşturmaktadır (Etches, 1979; Etches et al 1984; Wilson and Cunningham, 1984; Cunningham 1987) ya da melatonin salgılanması bu sistem içerisinde sarkaç rolü oynamaktadır. Fraps (1955) ve Liou et al (1987), bu sarkacın hipotalamusta yer aldığını ve günlük aydınlıkmadaki değişimlerin çok sayıda ve farklı sistemleri etkilediğini bildirmektedir. Günlük aydınlık ritmi ile ovulasyon zamanının düzenlenmesi bu durumda yumurta verimini değiştirme olanaklarını sağlamaktadır. Normal aydınlatma koşullarında ortalama yumurta bırakma zamanı ışıkların sönmelerinden 13-15 saat sonra olmaktadır. Buna göre yumurtanın bırakılmasının, yumurta toplama ya da yapay tohumlama gibi işlerin günün aydınlık saatine rastlatılması için aydınlık/karanlık ritmi değiştirilebilmektedir. Günlük ritim 24 saatlik bir döngü içerisinde kullanılabilir. Örneğin 14 saat aydınlık/7 saat karanlık ya da 14 saat aydınlık/14 saat karanlık gibi aydınlatma programları uygulanabilmektedir. Çevresel işaretlerin ortadan kalkmasıyla açık ya da serbest periyod olarak tanımlanan döneme girilir. Bu koşullarda aydınlık günün herhangi bir saatinde yumurta bırakılması gerçekleşir. O zaman, bu tür ışık programları yumurta kalitesi ve yumurta büyüklüğünün düzenlenmesinde önem taşımaktadır.

Serbest periyodun olması memelilerin üremeleri ile kanatlılarınki arasındaki en önemli farklılıktır. Evcil memelilerin çoğunda ovulasyon sıklığı korpus luteumun yaşam döngüsü ile belirlenmektedir.

Tavuklarda ise ovulasyon sıklığını, olgunlaşan folliküllerin oranı ve LH salınımı için bir serbest periyodun olması belirlemektedir. Eğer folliküller bu süreci izleyen bir açık dönem içerisinde olgunlaşmalarını bitirirlerse 24-27 saat aralıklarla ovulasyonlar gerçekleşir. Açık periyodun sonunda bir follikül F1 hiyerarşik konumuna ulaşırsa, bir sonraki açık periyodun bitiminden sonra olgun follikül haline gelir. Bu follikülün ovule olması ise ancak sonraki açık periyodun başında gerçekleşir. Açık periyod 38-40 saatlik dilimlerle ayrılmış ovulasyonlara neden olmaktadır. Deneysel olarak oluşturulmuş bazı piliç hatlarında genetik seleksiyon sonucu folliküllerin olgunlaşma oranı iyileştirilmiş ve uygun ışık programları kullanarak piliçlerin 22-23 saat arayla ovulasyon yapması sağlanabilmiştir (Biellier 1985).

Evcil kanatlılarda ovulasyon miktarının ölçülmesi

Tavukçuluk endüstrisinde ovulasyon miktarının doğrudan ölçülmesi pratik olarak mümkün değildir. Ovipozisyon olarak adlandırılan yumurtanın hayvanın vücudunu terketmesi, ya da yumurtlama, ovulasyonun gerçekleştiğine dair en açık işaret olarak ele alınır. Zaten ekonomik açıdan sürünün üremedeki başarısının en önemli göstergesi yumurta verimidir. Ayrıca, her ne kadar damızlıkçı firmalar tarafından yapılan seleksiyon programları için gerekli olsa da, ticari tavukçuluk endüstrisinde birey bazında yumurtlama oranı saptanmaz. Bir sürünün üreme ile ilgili verileri; üreme süreci boyunca birim zamanda elde edilen yumurta verimi, yani tavuk başına günlük yumurta verimi ya da eldeki tavuk başına toplam yumurta üretimi olarak hesaplanmaktadır.

KAYNAKLAR

1. Biellier, H., 1985. *Use of ahemeral light-dark cycles in selecting for high rate of lay in chicken hens.* Proc. 34th Annual

National Poultry Breeders Roundtable. Poultry Breeders of America. pp. 111-145

2. Cunningham, F. J., 1987. *Ovulation in the hen: neuroendocrine control.* Oxf. Rev. Reprod. Biol., 9: 96-136

3. Darcey, K. M. Buss, E. G. Bloom, S. E. and Olsen, M. W., 1971. *A cytological study of early cell populations in developing parthenogenetic blastodiscs of the turkey.* Genetics, 69: 479-489

4. Etches, R. J., 1979. *Plasma concentrations of progesterone and corticosterone during the ovulation cycle of the hen (Gallus domesticus).* Poultry Sci., 58: 211-216

5. Etches, R. J. Petitte, J. N. and Anderson-Langmuir, C. E., 1984. *Interrelationships between the hypothalamus, pituitary gland, ovary, adrenal gland and the open period for LH release In hen (Gallus domesticus).* J. Exp. Zool., 232: 501-511

6. Fraps, R. M., 1955. *Egg production and fertility in poultry.* In: J. Hammond, *Progress in the Physiology of farm Animals, vol. II,* Butterworths, London, pp. 671-740

7. Lake, P. E. and Stewart, J. M., 1978. *Artificial insemination in poultry.* Ministry of Agriculture, Fisheries and Food Bull., London, 213

8. Gilbert, A. B. and Wood-Gush, D. G. M., 1970. *Observations on ovarian transplants in the domestic fowl and their bearing on normal ovarian function.* Res. Vet. Sci., 11: 156-160

9. Liou, S. S., Cogburn, L. A. and Bielliers H. V., 1987. *Photoperiodic regulation of plasma melatonin levels in the laying chicken (Gallus domesticus).* Gen. Comp. Endocrinology, 67: 221-226

10. Lorenz, F. W., 1950. *Onset and duration of fertility in turkeys.* Poultry Sci., 29: 20-26

11. Shimada, K. and Saito, N., 1989. *Control of oviposition in poultry.* CRC Critical Reviews in Poultry Biology, 2: 235-253

12. Wilson, S. C. and Cunningham, F. J., 1984. *Endocrine control of the ovulation cycle.* In: F. J. Cunningham, P. E. Lake and D. Hewitt, *Reproductive Biology of Poultry.* British Poultry Sci. Ltd, Longman Group, Harlow, pp. 29-49

13. Wilson, S. C. and Sharp, P. J., 1976. *Induction of luteinizing hormone release by gonadal steroids in the ovariectomized domestic hen.* J. of Endocrin., 71: 87-98