

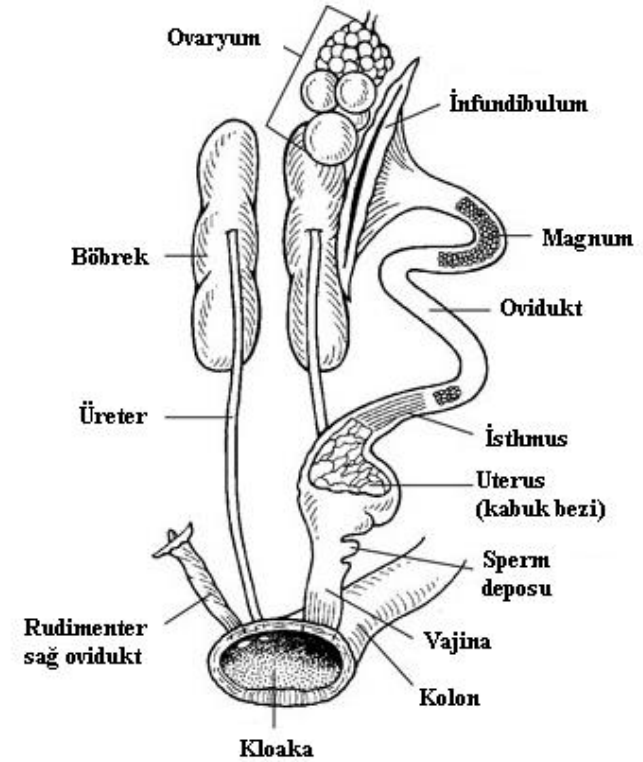


Kanatlılarda Üreme

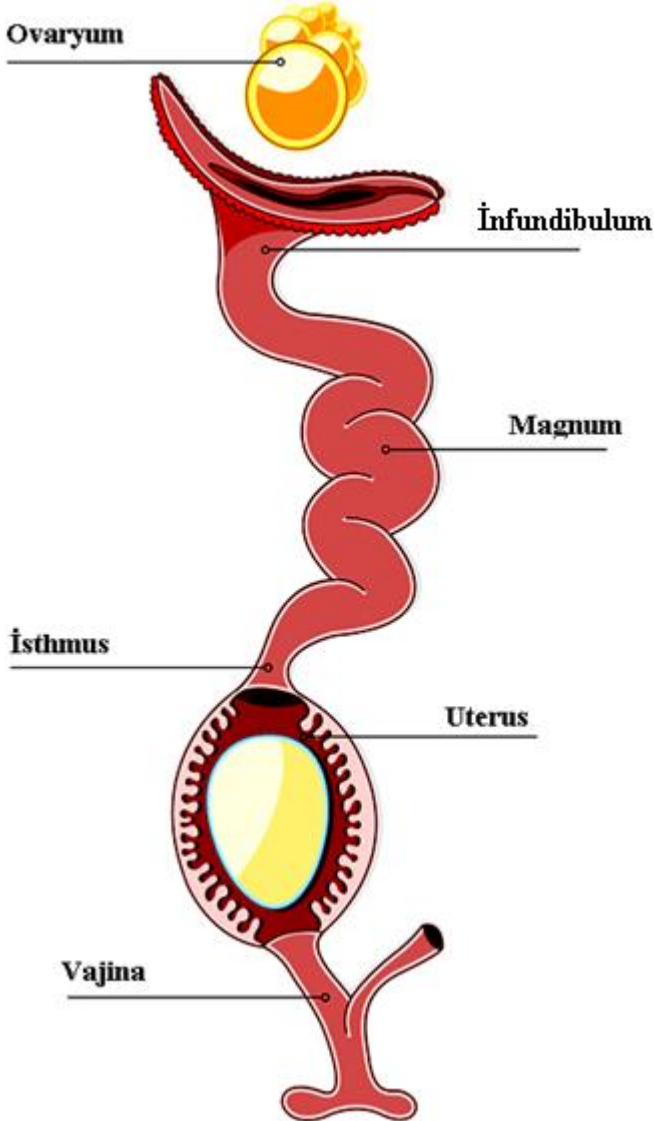
Prof. Dr. Hakan ÖZTTÜRK

Dişi Üreme Organları

Her ne kadar dişi üreme organları embriyonik fazda bir çift olsa da, kuş türlerinin çoğunda yalnızca sol yumurtalık (ovaryum) ve sol yumurta kanalı (ovidukt) tamamen işlevseldir. Kuşlarda üreme sisteminin tamamı mevsimsel etkilere tabidir. Burada özellikle fotoperiyot büyük önem taşır. Gün ışığının süresi uzadığında ovaryumda folikül olgunlaşma dalgalarıyla hiyerarşik fonksiyonel cisimler olgunlaşır. Bir F1 folikülünün ovulasyonundan sonra ovidukta yumurta oluşum süreci başlar (döllenenmeden bağımsız olarak).



Dişi Üreme Organları

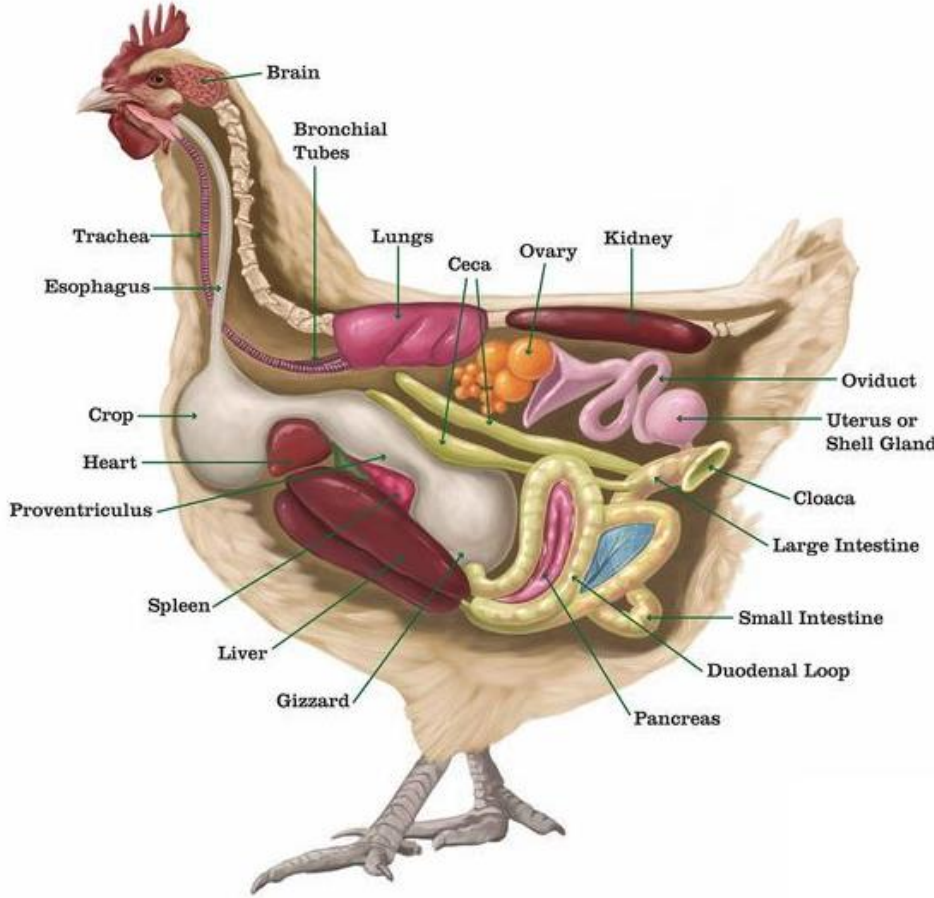


Dişi üreme kanalı **ovaryum** ve **ovidukt**'tan oluşmuştur. Ovidukt'ta kendi içinde **infundibulum**, **magnum**, **isthmus**, **uterus** ve **vajina** bölümlerine ayrılır. İleri derecede kıvrımlı olan ovidukt ovartumdan kloakaya kadar uzanır ve olgun dişi tavukta 70-80 cm boyuna ulaşabilir. Embrional dönemde ovaryum ve ovidukt çifttir. Ancak embriyogenez sırasında kuş türlerinin büyük kısmında sağ taraf işlevsiz bir doku kordonu haline gelir. Sadece sol gonad ve Müller kanalı östrojenlerin etkisi altında fonksiyonel bir ovaryum ve ovidukt halinde gelişir.

EK BİLGİ: Kiviler, bazı şahin cinsleri, akbabalar ve kartallar gibi bazı kuş türlerinde istisnai bir şekilde bir çift yumurtalık vardır. Yumurtlama periyodu veya üreme mevsimi dışında dişi üreme organları gerilemiştir.



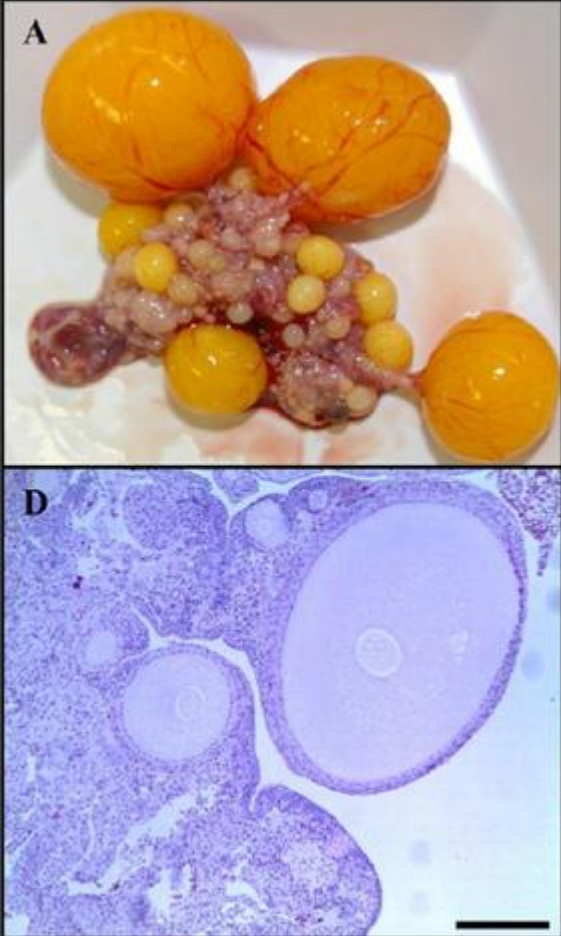
Dişi Üreme Organları



Ovaryum, kraniyal böbrek kutbunda adrenal bezin kaudalinde bulunur, kısa bir **mezovaryumla** periton boşluğunun dorsal duvarına sabitlenmiştir.



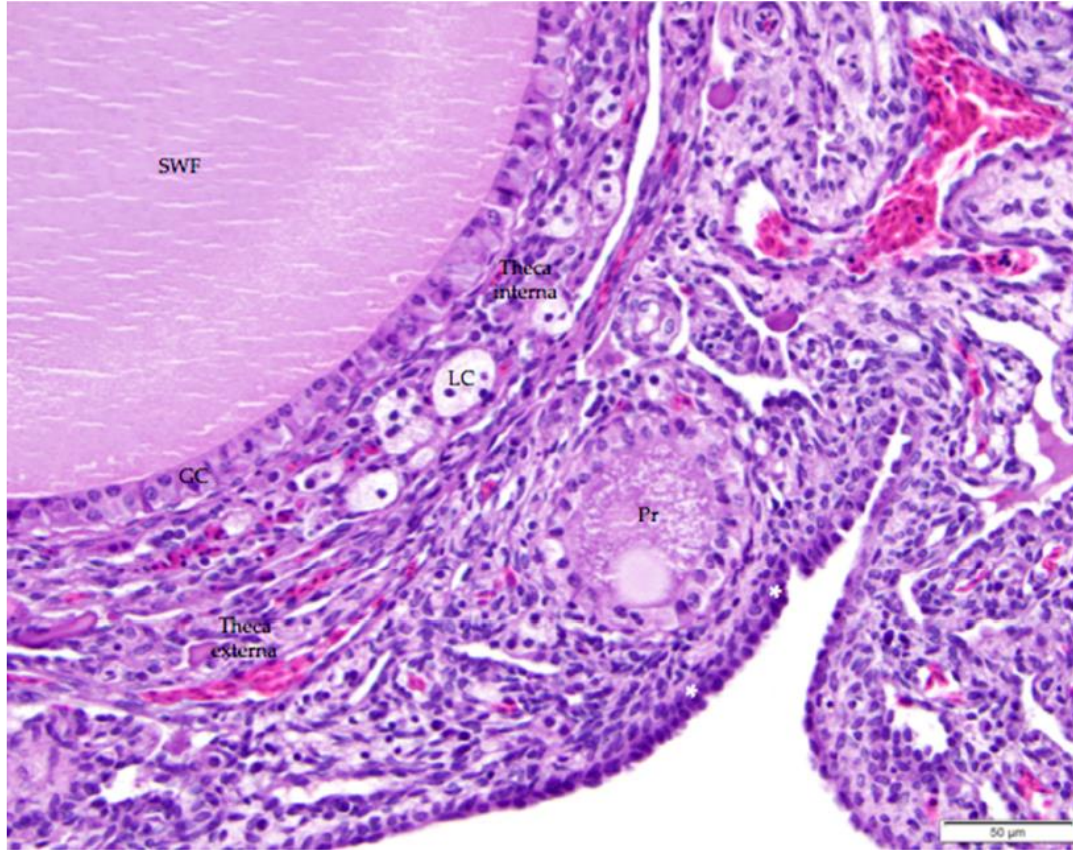
Diři Kanatlılarda Üreme



Yumurtalık bir dış **kortikal bölge** (foliküllerin lokalize olduğu bölge), bir de iyi vaskülerize olmuş **iç medüller bölgeye** ayrılır. Erken embriyonik evrede ovogenez süreci başlar. İşlevsel yumurtalıkta göç eden **primordial germ hücrelerinin** mitozla bölünmesi sonucu birkaç milyon **ovogonyum** oluşur. Ancak yumurtadan çıkan diři kanatlıda bu ovogonyumların %90'dan fazlası geriler. Geriye kalan ovogonyumlar bölünme fazı sona erdikten sonra mayoz 1'in profazına girer ve ovositlere dönüşür.



Diři Kanatlılarda Üreme



Yumurtadan çıktıktan yaklaşık 3-4 gün sonra ovositlerin etrafına foliküler epitel hücrelerin yığılması sonucunda **primordial foliküller** oluşur. Bunu birkaç ay ila yıla kadar süren yavaş büyüme fazı izler. Bunu da birkaç ay boyunca hızlanmış bir büyüme periyodu takip eder. Boyutsal artış karaciğerde üretilen yumurta sarısı proteinlerinin ovositin yapısına dahil edilmesiyle şekillenir. Ayrıca folikül duvarı farklılaşarak Stratum granulozum, Teka interna, Teka eksterna ve Tunika süperfisialis'e dönüşür.



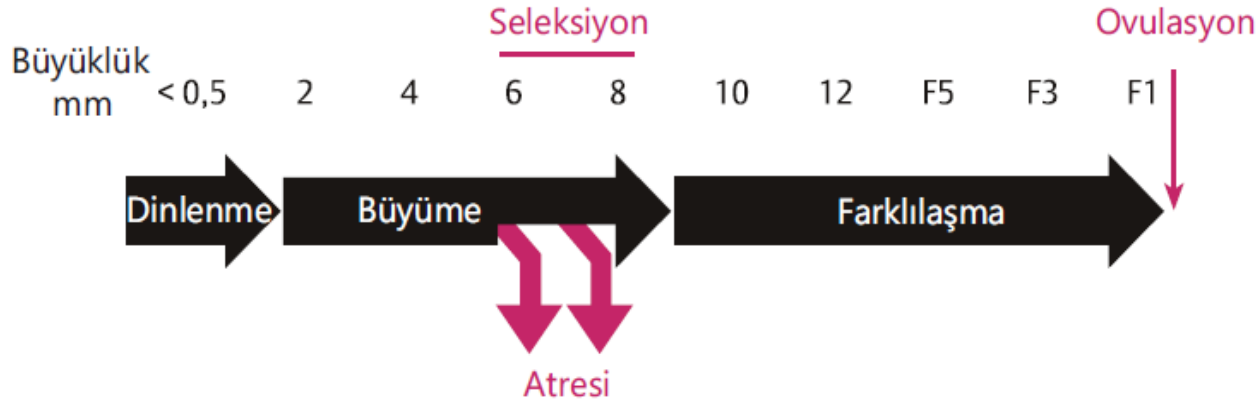
Diři Kanatlılarda Üreme

Ovositler folikülogenez sırasında ilk olgunlaşma bölünmesinin profazında kalır; mayoz 1'in devamı luteinizan hormonun (LH) etkisi altında yumurta hücresinin ovulasyonundan 2 saat önce meydana gelir. Primordial foliküllerde fizyolojik olarak aktif üreme fazı sırasında foliküler atrezi olabilir. Bu olay Stratum granülozum hücrelerinin apoptozu ve bunu takiben ovositin kan damarları sistemiyle rezorbe edilmesi sonucunda veya folikül duvarının yırtılmasına bağılı olarak ovositin sölom'a (karın boşluğu) geçmesi ve orada rezorbe edilmesiyle gerçekleşir.



Dişi Kanatlılarda Üreme

Cinsel olgunluğa ulaştıktan sonra (evcil tavuklarda yaklaşık 150 gün) foliküller düzenli döngülerle ovüle edilecek olgun foliküllere doğru gelişir. Başlangıçta **foliküler seleksiyon** meydana gelir. Embriyonik folikül havuzundan yaklaşık olarak her 24 saatte bir folikül seçilir, hiyerarşik veya preovovülatör folikül olarak adlandırılan bu folikül daha sonra hızlı büyüme fazına girer.

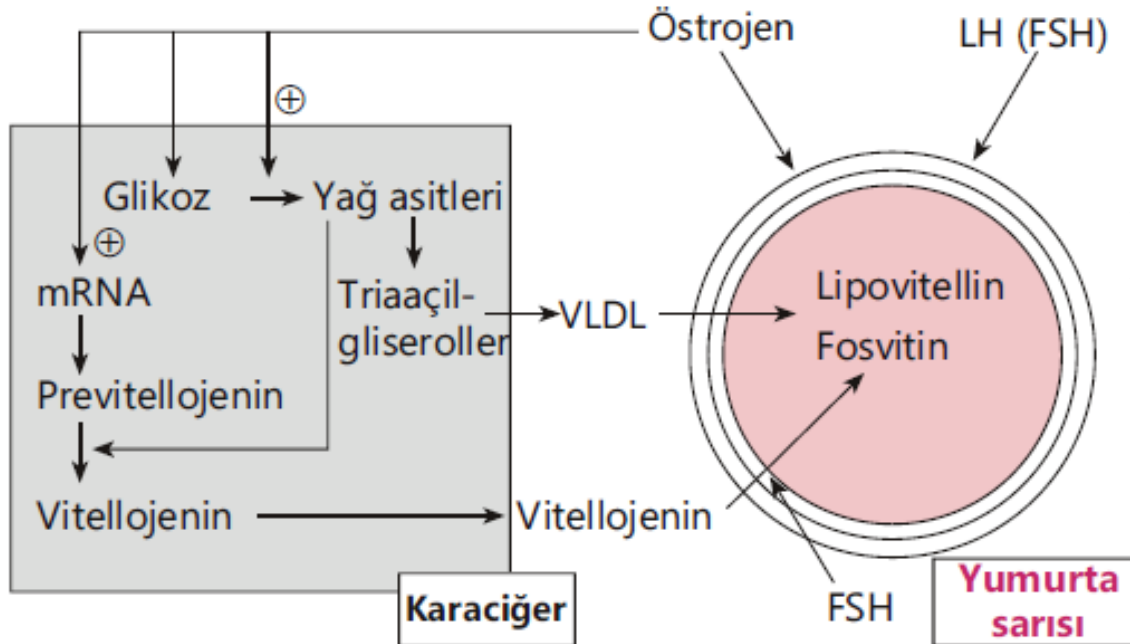


Kuş ovaryumunda folikül hiyerarşisi birbirini takip eden günlerde olgun foliküllerin devamlılığını sağlar. Yukardaki tavuk örneğinde gösterildiği gibi, foliküller 2-3 haftalık bir süre boyunca ovulasyona kadar büyür. Yavaş büyüme aşaması için seçilen prehiyerarşik foliküllerin çoğu atreziye uğrar. 6-8 mm büyüklüğündeki prehiyerarşik foliküllerin yalnızca küçük bir kısmı olgun preovülatör foliküllere farklılaşmak üzere seçilir.



Dişi Kanatlılarda Üreme

Karaciğer tarafından oluşturulan yumurta sarısı lipidlerinin ve proteinlerin büyük bölümü 1-2 haftalık bir süre boyunca preovulatör folikülde depolanır. Bunların sentezi seçilen foliküllerde üretilen östrojenler tarafından düzenlenir. Bu hormonlar karaciğerde öncü molekül olan previtellogenin'in üretimini uyarır.



Yumurta sarısının oluşum ve biriktirilme şeması



Diři Kanatlılarda Üreme

Ovulasyon erginliğine ulaşmış folikül hayvanlar alemindeki en büyük vücut hücresidir ve evcil tavukla yaklaşık 20-30 g ağırlığa ulaşır. Seçilen foliküllerin granüloza hücreleri özellikle LH'ya bağımlıdır ve böylece progesteron oluşumu indüklenir. Buna karşın seçilmemiş foliküllerin granüloza hücreleri özellikle FSH'dan etkilenir.

Kısaca: Kuş ovaryumunda primordial foliküller hiyerarşik olarak olgun foliküllere gelişirler. Bu fazda büyüklük bakımından büyüme yanında foliküler duvar Stratum granulozum ve Teka interna/eksterna'ya farklılaşır. Seleksiyon olmazsa foliküller atreziye uğrar.



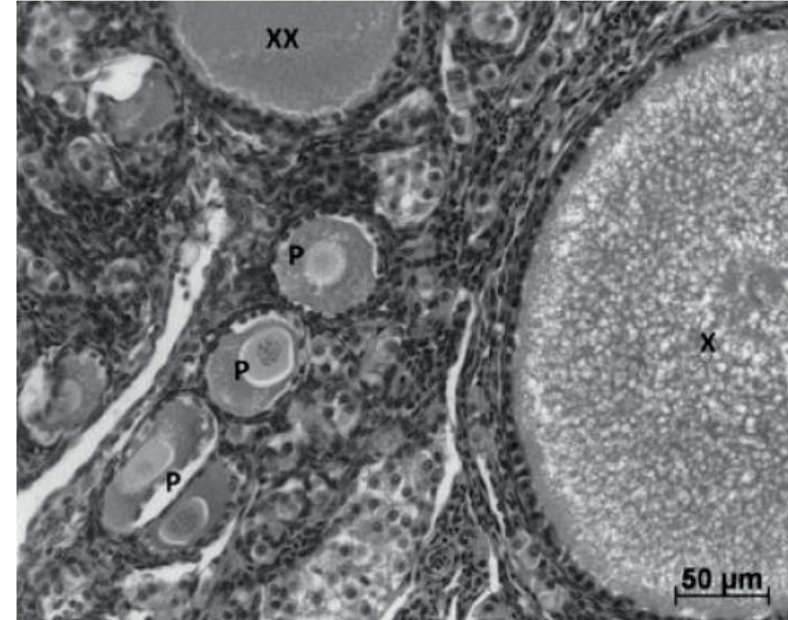
Diři Kanatlılarda Üreme

Yumurtlama periyotu sırasında ovaryumda hiyerarşik olarak düzenlenmiş çok sayıda farklı gelişim aşamasında olan folikül aynı anda bulunur. Bu durum multipar memelilerin (örneğin domuz ve köpek) senkronize foliküler olgunlaşma dalgalarından farklıdır. Çünkü multipar memelilerde aynı olgunlaşma aşamasında farklı sayılarda olgunlaşan foliküller bulunur. Kuşlarda seçilen foliküller pediküler şekilde büyür ve yumurtalık yüzeyinin dışına taşar. Bu nedenle aktif yumurtalık makroskopik olarak üzüm salkımı benzeri bir görünüm sergiler. Ancak sadece en büyük folikül (dominant veya F1 folikülü) ovule edilir; bunu takiben ikinci en büyük folikül (F2 folikülü) yeni bir F1 folikülüne doğru gelişir. Çoğu kuş türünde her siklusta sadece bir folikül ovule olur. Büyük martı ve penguen türlerinde ise her üreme mevsiminde sadece bir folikül ovule edilir.



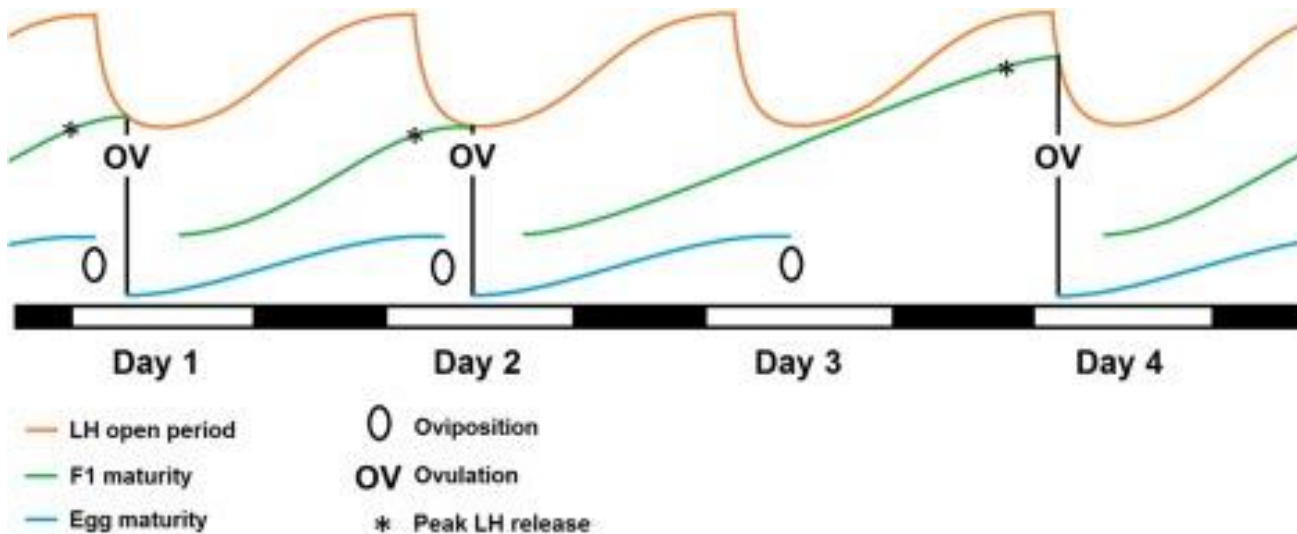
Diři Kanatlılarda Üreme

Farklı foliküler olgunlaşma evrelerine sahip bir güvercinin aktif yumurtalığı: F1 folikülü (X), F2 folikülü (XX), seçilmemiş primordial folikül (P). Boyutuna bakılmaksızın tüm foliküller benzer bir morfolojik yapıya sahiptir: merkezde ovosit (germ hücresi ve yumurta sarısı) bulunmakta, çevresinde ise bazal membran, Stratum granülozum hücreleri, Teka interna ve eksterna yer almaktadır. Memelinin aksine, kuşlarda folikülogenez sırasında ovositin boyutunda büyük bir artış meydana gelir, bu sayede folikül tamamen doldurulur ve Antrum folliculi şekillenmez. Görüntü 200 kat büyütülmüştür.



Dişi Kanatlılarda Üreme

Memelilerde olduğu gibi, kuşların **ovulasyonu** da hipofizde üretilen LH artışıyla indüklenir. Ancak kuşlardaki LH salınımı günlük ışık rejimi ile bağlantılıdır. Evcil tavuklarda ovulasyonu başlatan LH artışı genellikle karanlık dönemin başlamasından yaklaşık 10 saat sonra gerçekleşir. LH sekresyonunun kontrolünde ovaryum steroidleri büyük önem taşır.



Diři Kanatlılarda Üreme

LH artışından yaklaşık 3-6 saat sonra stigma ismi verilen folikül duvarının damardan fakir bölgesinden yumurta hücresinin atılmasıyla (yumurta sarısı ve germinal disk) ovulasyon meydana gelir. Ovulasyondan sonra ovule olan folikülün yerinde endokrin olarak aktif postovülatör bir folikül gelişir.

Postovülatör folikülde üretilen **prostaglandin-F_{2α}** yumurtanın ovidukt'ta taşınmasında ve **ovipozisyonda (yumurtlama)** rol oynar. Memelilerde olduğu gibi ovulasyondan sonra teka ve granüloza hücreleri tarafından oluşturulan ve gebeliğin devamını sağlayan **korpus luteum** ekstramaternel embriyonal gelişim nedeniyle **kuşlarda oluşmaz**.



Diři Kanatlılarda Üreme

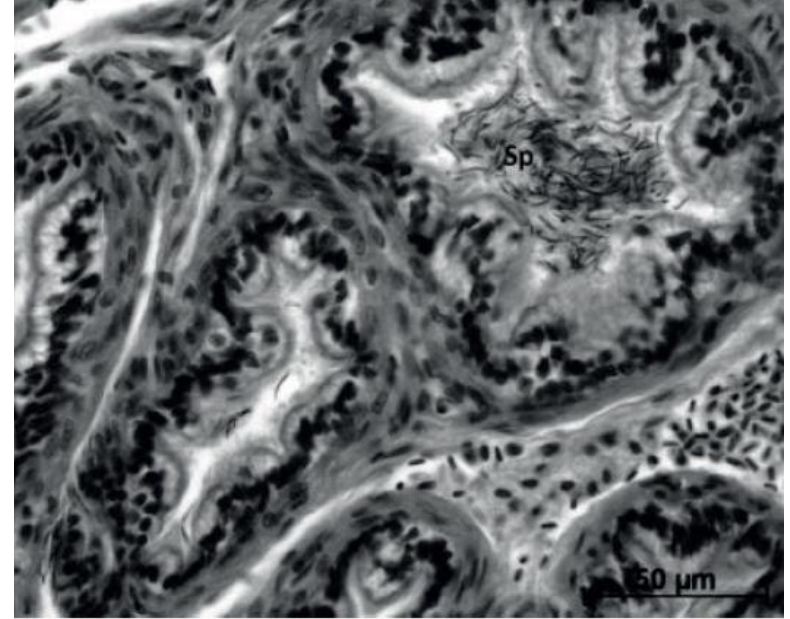
Yumurta ovulasyondan sonra ovidukt tarafından tutulur. Bazen patolojik bir şekilde yumurta söloma düşebilir, bu durumda yumurta burada genellikle 24 saat içinde rezorbe edilir.

İnfundibulumda (evcil tavukta yumurta hücresinin burada kalma süresi yaklaşık 15-30 dakika kadardır) **ovositin ikinci olgunlaşma bölünmesi ve döllenmesi gerçekleşir**. Kuşlarda yumurta hücresinin içine çok sayıda spermatozoon girer; ancak döllenme sadece tek bir spermatozoon tarafından gerçekleştirilir.



Diři Kanatlılarda Üreme

Diři kuřlar spermi **sperm depolarında** biriktirme olanağına sahiptir. Sperm depoları mukozadaki bez benzeri çöküntüler olup infundibulum ve uterovajinal geçiř bölgesinde bulunur. Diři memeli hayvanlarda da serviks kıvrımlarında ve fallop tüpünün isthmus bölgesinin kaudal segmentinde sperm depolanması söz konusudur. Bu bezlerde spermin canlılığı ve fertilizasyon süresi kuř türlerine göre değıřir, örneğın kırmızı kuyruklu řahinlerde 6 gün, tavukta 7-14 gün, hindilerde ise 117 güne kadardır.

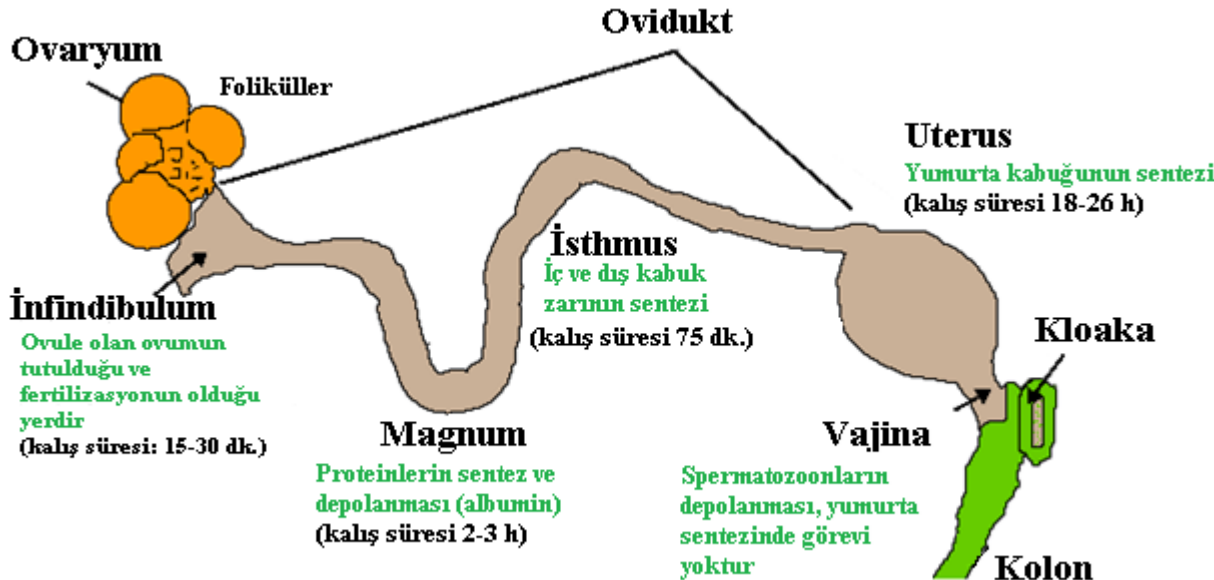


Diři bir muhabbet kuřunda uterovajinal sperm deposu: lümende spermatozoonlar (Sp) görülebilmektedir. Görüntü 400 kat büyütölmüřtür.



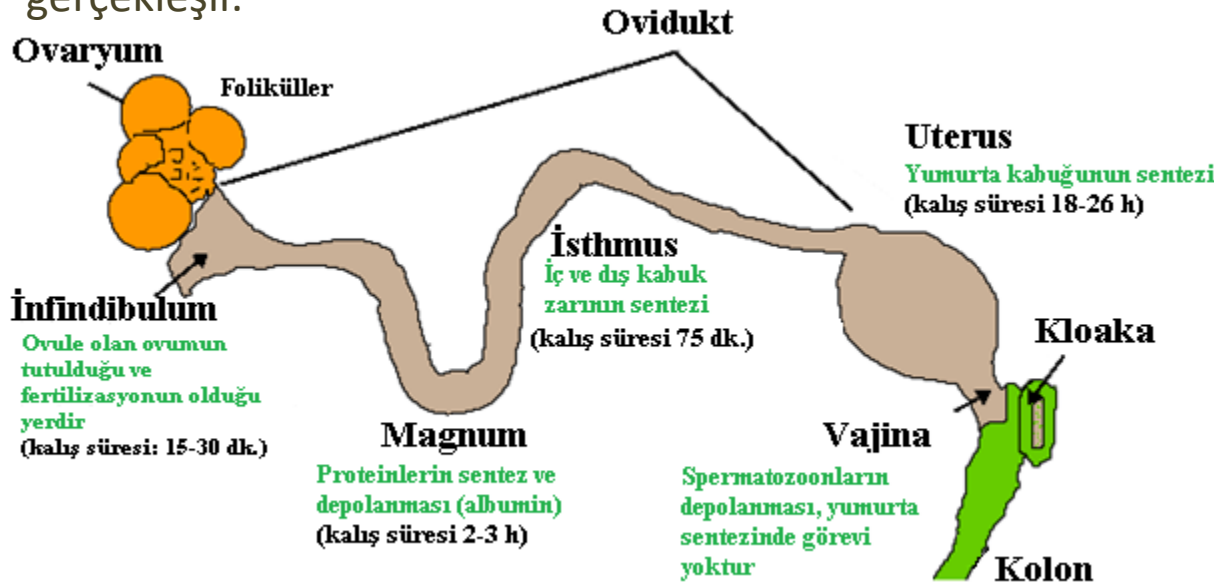
Dişi Kanatlılarda Üreme

İnfundibulumda propria bezleri tarafından yumurta sarısının orta ve dış zarları ile şalaz öncüleri de yapılır. Daha sonra ovosit oviduktun en uzun bölümü olan **magnuma** gelir. Buradaki 2-3 saatlik kalma süresi boyunca östrojenlerin etkisiyle bez hücreleri tarafından yumurta beyazı proteinlerinin büyük bölümü (**ovalbümin, ovotransferrin, ovomukoid, lizozim**) üretilir, mineraller (örneğin sodyum, potasyum, magnezyum) salgılanır ve yumurta beyazında biriktirilir. Aynı zamanda şalazların yapımı da tamamlanır.



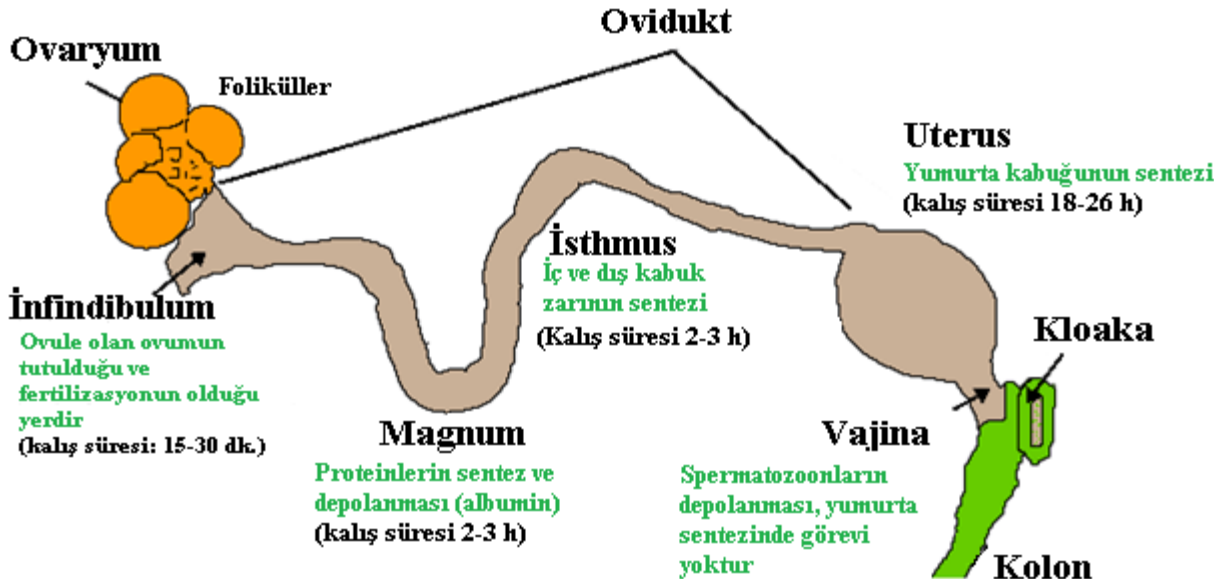
Dişi Kanatlılarda Üreme

Daha sonra gelen **isthmus** bölümünde (buradan geçiş süresi yaklaşık 75 dk. kadardır) kükürt içeren proteinlerin ve kolajen liflerin sentezi gerçekleşir, bu maddelerden iç ve dış kabuk zarları yapılır. Suyun dahil edilmesiyle yumurtanın şekli ortaya çıkar. İsthmusun sonuna doğru yumurta kabuğunun organik kısmının yani mamillar tabakasının (Stratum mamillarium) yapılmasına başlanır. Yumurta daha sonra 18-26 saat boyunca en uzun süre beklediği uterus bölgesine gelir. Burada sert kalsifiye kabuğun yapımı ve pigmentasyonu gerçekleşir.



Dişi Kanatlılarda Üreme

Daha sonra kalsifiye kabuk uterus bezleri tarafından salgılanan **kütikula** ile kaplanır (kabuğun dış yüzeyindeki mumsu koruyucu tabaka). Kutikula bakterilerin yumurtaya girişini ve su kaybını önler. Uterustan vajinaya geçiş bölgesinde vajinal sfinkter bulunur, burası oviduktun en güçlü kaslı bölgesidir. Vajina, yumurtanın hem gastrointestinal hem de üreme sisteminin sonu olan **kloaka**'ya taşınmasına hizmet eder. Bu ana kadar yeni bir yumurta üretme süreci gerçekleşmez. Yumurtlama olayı için uterusun kasılması, eş zamanlı olarak karın kaslarının ve uterovajinal sfinkterin gevşemesi gerekir.



Diři Kanatlılarda Üreme

Bu süreç postovülatör folikülden salınan **prostaglandinler** ve hipotalamusta üretilip nörohipofizde depolanan bir hormon olan **arjinin-vazotosin** ile **oksitosinin** uterus duvarındaki düz kasların kasılmasına yol açan etkileriyle gerçekleşir. Buna karşın **Prostaglandin E** uterovajinal sfinkterin gevşemesine neden olur. Yumurtlamanın süresi kuşun türüne göre değişir, saniyelerden saatlere kadar sürebilir.

Kısaca: Yumurtlama ilk LH yükseliři tarafından tetiklenir. Ovogenez sırasında ovulasyona uğrayan yumurta sarısınca zengin foliküle önce magnumda yumurta akı, daha sonra ise uterusu kalsifiye kabuk eklenir. Evcil tavukta ovulasyondan yumurtlamaya kadar yaklaşık 24 saat geçer (**ovulasyon döngüsü**). Yumurtlama başladıktan sonra ara verilmeden yumurtlamanın olduđu birbirini takip eden günlerin serisine **klaç (yumurtlama periyodu)** denir. Tavukta bu periyot boyunca 30 veya daha fazla yumurtlama gözlenebilir. İnfundibulum tarafından yakalanmayan ovositler rezorbe edilir. Nadiren aşırı büyük bir yumurta uterus veya vajinada tıkanmaya yol açabilir (**yumurta tıkanıklığı**). Bu durum düzeltilmezse hayvan ölebilir.



Diři Kanatlılarda Üreme

Yumurta tavukları dışında genel olarak hindi ve et tavuklarında **kuluçkaya yatma (gurk)** davranışı gözlenir. Bu kanatlılarda birkaç haftalık yumurtlama periyotundan sonra yumurtaların üzerine yatarak yuvada tutma isteęi görülür. Tavuklar kuluçkaya yattıklarında ovaryum geriler ve yumurtlama durur. Kuluçkaya yatma ve ilgili davranışlardan **prolaktin** hormonu sorumludur.

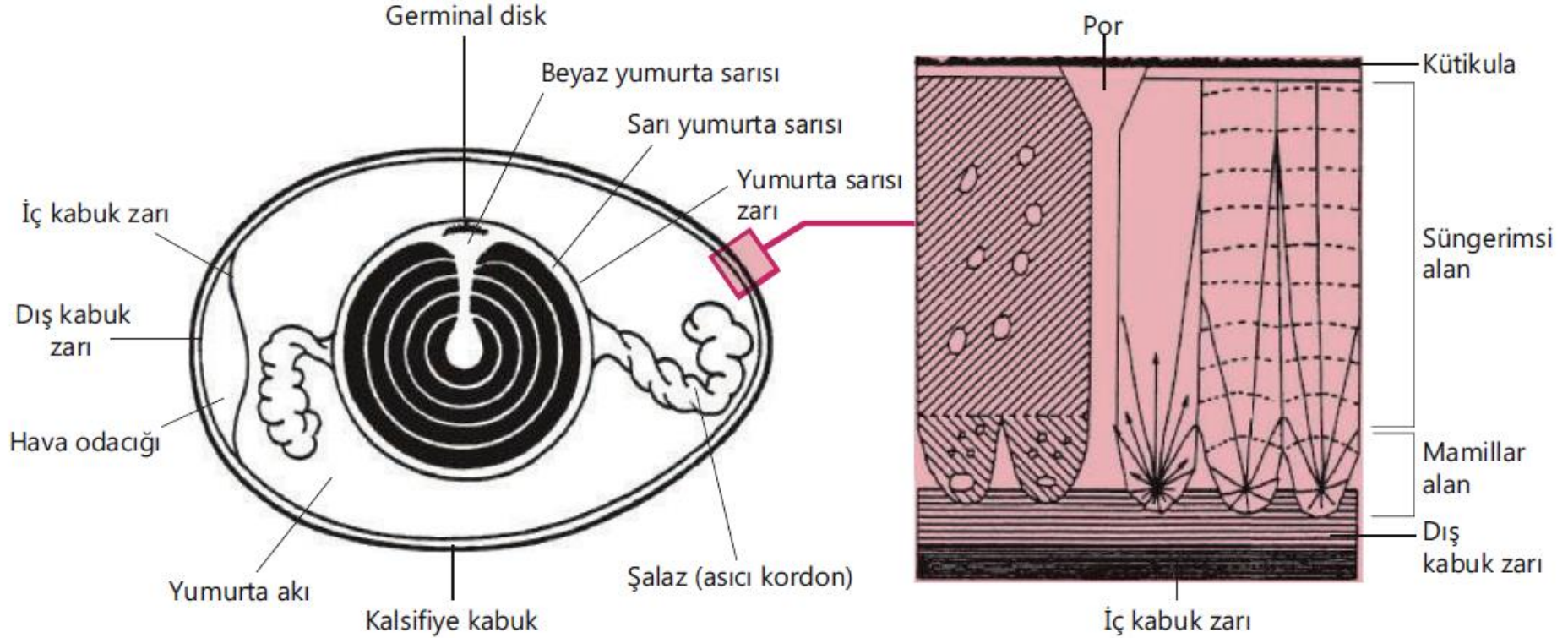


Diři Kanatlılarda Üreme

Başarılı bir döllenme olduğunda germinal diskin ilk hücre bölünmeleri oviduktan geçiş esnasında olur. Yumurtlama zamanında 32.000-42.000 hücre çoktan oluşmuştur. Yumurtlamadan sonra düşük dış ortam sıcaklığı nedeniyle geçici bir gelişimsel durgunluk meydana gelir. Kuluçkaya yatma veya yapay inkübasyonun başlamasıyla 21°C'nin üzerindeki sıcaklıklarda embriyonal gelişim devam eder. Embriyonal gelişimin fizyolojik olarak durdurulması tüm yumurtalardan senkronize bir biçimde civcivlerin çıkmasını sağlar.



Yumurtanın Yapısı



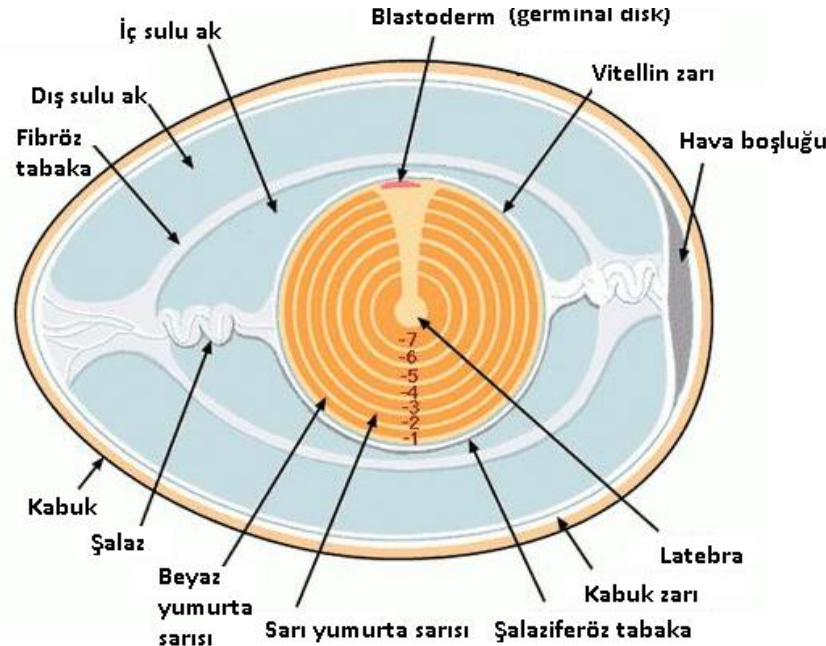
En dıştaki tabaka 5-12 μm kalınlığına sahip olan ve yumurtayı dehidratasyon ve mikrobiyal istiladan koruyan **kütikula** tarafından oluşturulur. Bunun altında yaklaşık 200 μm kalınlığında sütun benzeri yapısı olan **süngerimsi alan** bulunur, bu alan ise altındaki **mamillar alan** ile bağlantılıdır. Mamillar alan yumurta kabuğunun büyümesi ve kalsifikasyonu için başlangıç noktasıdır (oklar). Sütun şeklindeki kalsit kristalleri ağının olmadığı yumurta kabuğu bölgelerinde porlar oluşmuştur (0,3-0,9 μm çapında). Bu porlar embriyonun çevreyle olan hava ve nem değişiminde önem taşır. En içte **dış** ve **iç kabuk zarları** yer alır.



Yumurtanın Yapısı

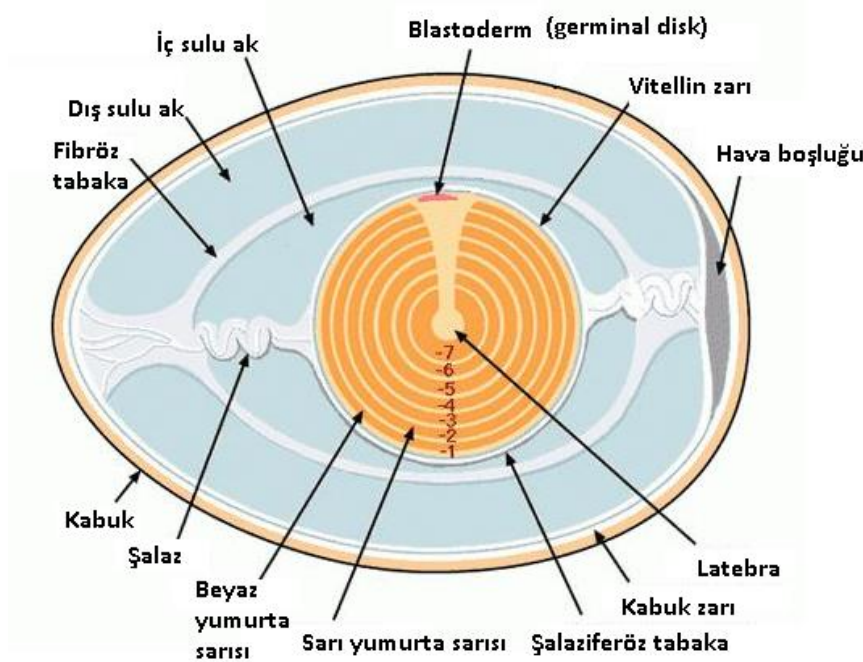
Döllenenmemiş yumurtada yumurta hücresinin hücre çekirdeğini, başarılı bir şekilde döllenmede ise erken embriyonun blastoderm hücrelerini içeren **germinal disk** yumurta sarısı küresinin üzerinde bulunur.

Yumurta sarısı, **sarı** ve **beyaz bölümler** olmak üzere iki bölümden oluşmuştur. Yumurta sarısının beyaz bölümü germinal diskin etrafında bulunur. Germinal diski yumurta sarısının merkezine bağlayan şişe şeklinde bir iplikçik olan latebra da keza yumurta sarısının beyaz bölümünden oluşmuştur. Yumurta sarısının geri kalan kısmı latebranın etrafında eş merkezli olarak tabaklanmış sarı ve beyaz renkli yumurta sarısından oluşmuştur.



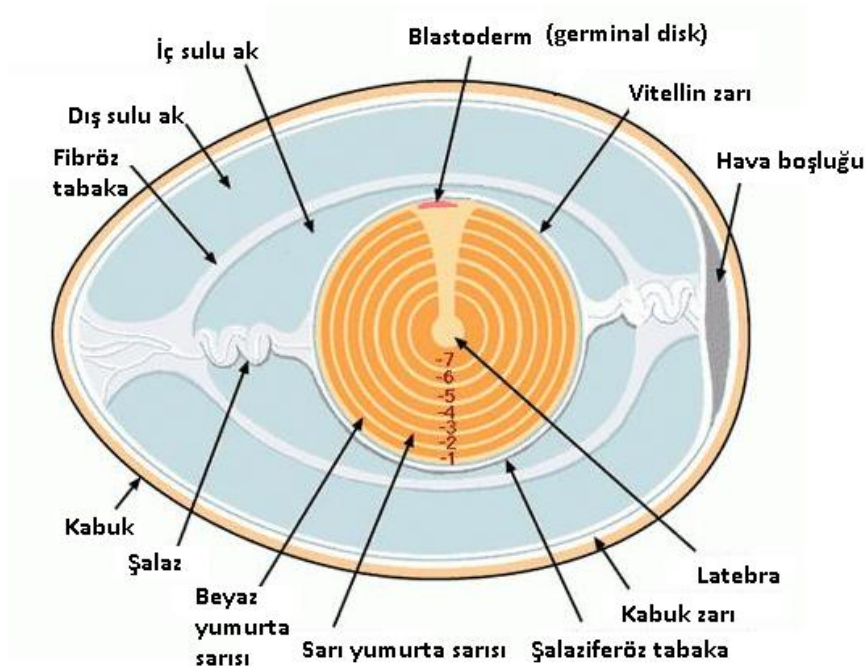
Yumurtanın Yapısı

Yumurta sarısı sulu bir çözelti içinde ağırlıklı olarak lipidler ve proteinlerden oluşmakla birlikte, beyaz yumurta sarısı büyük ölçüde proteinlerden, sarı yumurta sarısı ise daha çok lipitlerden oluşmuştur. Bu besinler embriyoya gelişimi boyunca ana enerji kaynağı olarak hizmet eder. Cıvcivin yumurtadan çıkmasından hemen önce yumurta sarısı neredeyse tamamen rezorbe edilmiştir; geri kalan kısım embriyo göbek kordonu yoluyla karın boşluğuna girer. Bu sayede cıvciv yumurtadan çıktıktan sonraki ilk 1-2 gün boyunca gerekli enerji ihtiyacını karşılar.



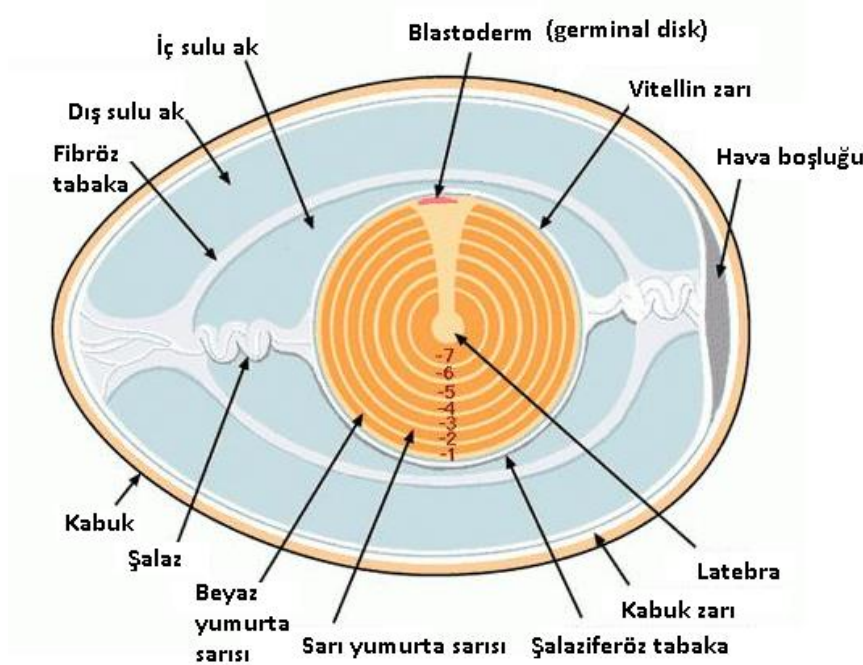
Yumurtanın Yapısı

Yumurta akı, yumurta sarısının etrafında eş merkezli olarak düzenlenmiş birkaç katmandan oluşur. Hemen yumurta sarısı küresinin çevresinde düşük viskoziteli (cıvık) yumurta akı tabakası bulunur, bunun üstündeki orta tabakada viskoz (yoğun) bir yumurta akı, bunun üstündeki dış tabakada ise tekrar düşük viskoziteki bir yumurta akı tabakası bulunur.



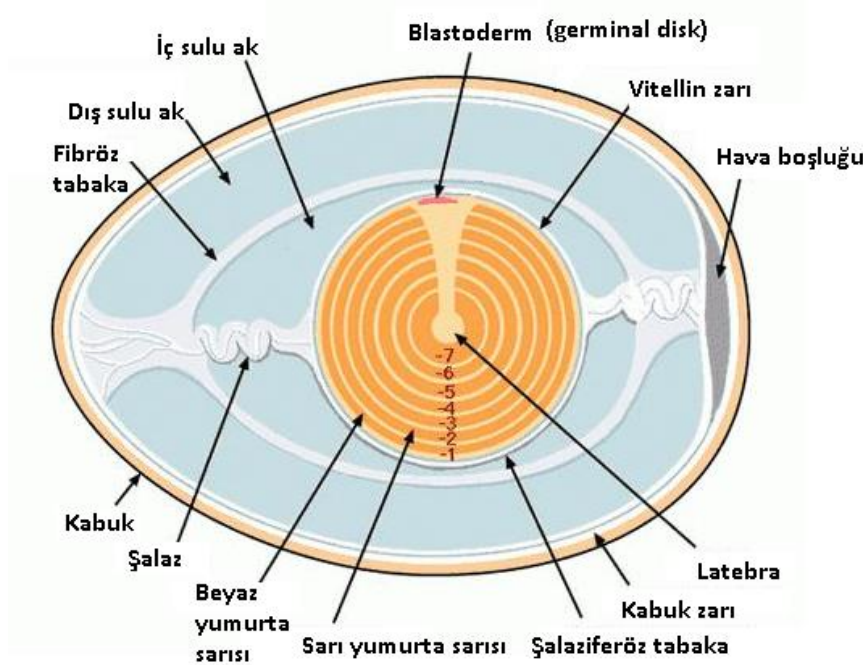
Yumurtanın Yapısı

Yumurta akı proteinleri ayrıca **asıcı kordonları** da (**şalazlar**) oluşturur. Şalazlar yumurtanın uzun eksenini boyunca uzanan liflerdir ve bunlar yumurta sarısı küresine yapışarak onu sabitler, ancak yumurta sarısı küresinin kendi eksenini etrafında dönmesine izin verir. Bu sayede daha düşük özgül yoğunluğu nedeniyle germinal disk veya embriyo her zaman yumurta sarısı küresinin üstünde bulunur.



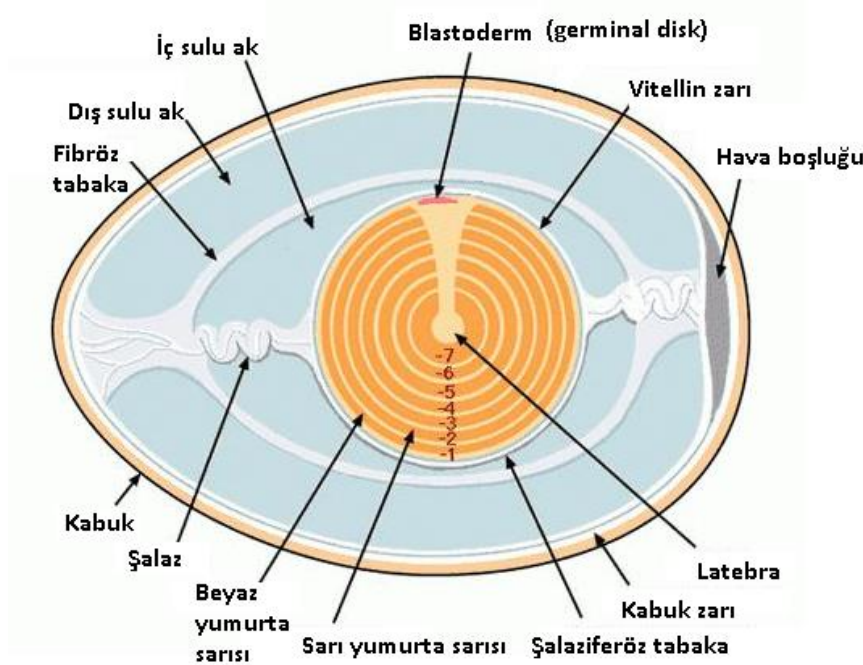
Yumurtanın Yapısı

Yumurta akı yaklaşık %90 sudan oluşur. Kuru maddesi ise esas olarak proteinlerden (ovalbumin, ovotransferrin, ovomukoid) oluşur, geri kalan diğer bileşenler karbonhidratlar ve inorganik iyonlardır. Yumurta akı öncelikle embriyonun amino asit ihtiyacını karşılar. Bu içerikler de embriyonal gelişimin sonuna kadar koryoallantoik dolaşım ve embriyonun aktif protein alma işlemleriyle neredeyse tamamen emilir.



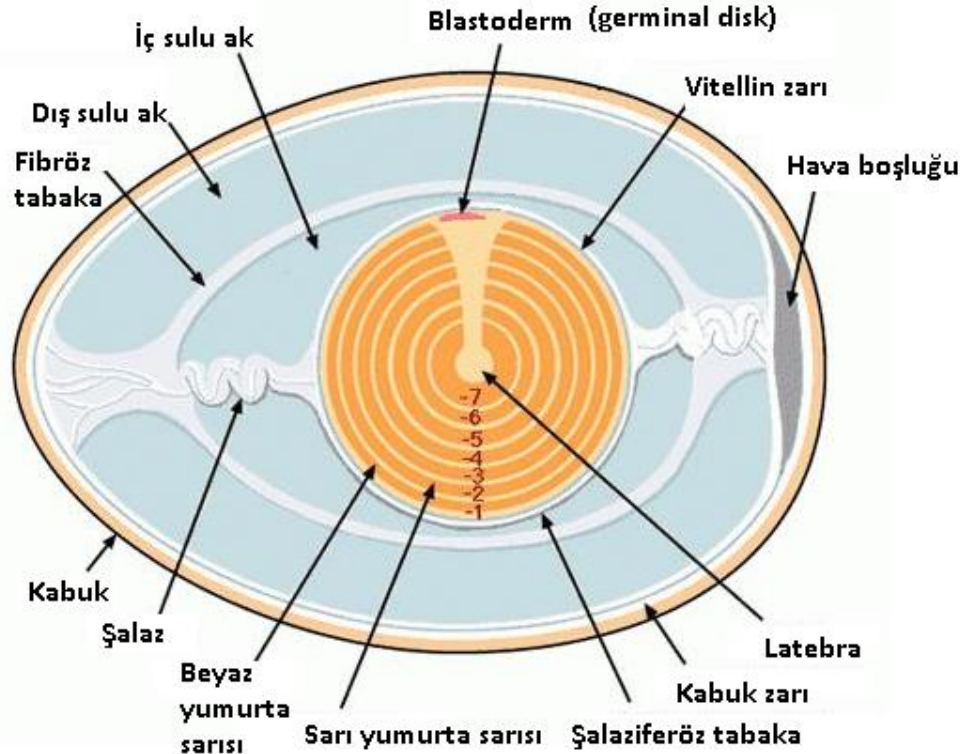
Yumurtanın Yapısı

Yumurta akının başka bir işlevi de mikrobiyal üremenin inhibe edilmesi bağlamında embriyoyu korumaktır. Bu işlev **enzim blokajı** (ovalbumin, ovomukoid), demir ve biyotin gibi bakteriyel üreme için gerekli maddelerin bağlanması (ovotransferrin, avidin) ve bakteriyel hücre duvarlarının lize edilmesi (lizozim) yollarıyla gerçekleştirilir.



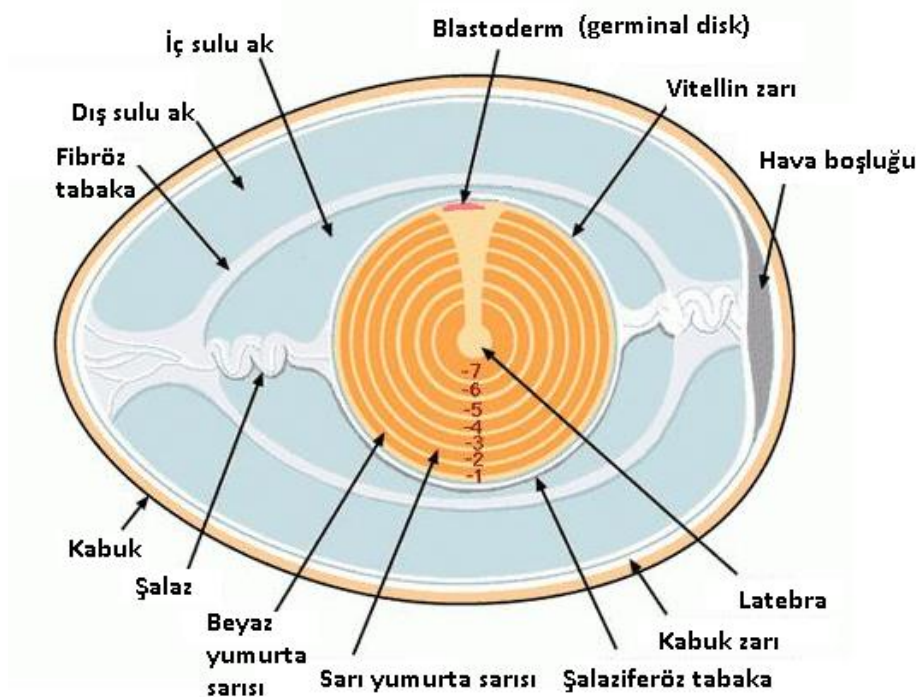
Yumurtanın Yapısı

Yumurta akı ve kalsifiye kabuk, kabuk zarıyla birbirinden ayrılır. Bu zar yumurtayı dış etkenlerden (örneğin mikroplar) koruyan bir iç, bir de dış kısımdan oluşur. Dış ve iç kabuk zarları arasında yumurtanın küt olan kutbunda hava odacığı bulunur, yumurta uzun süreli depolanırsa bu hava odacığının büyüklüğü artar.



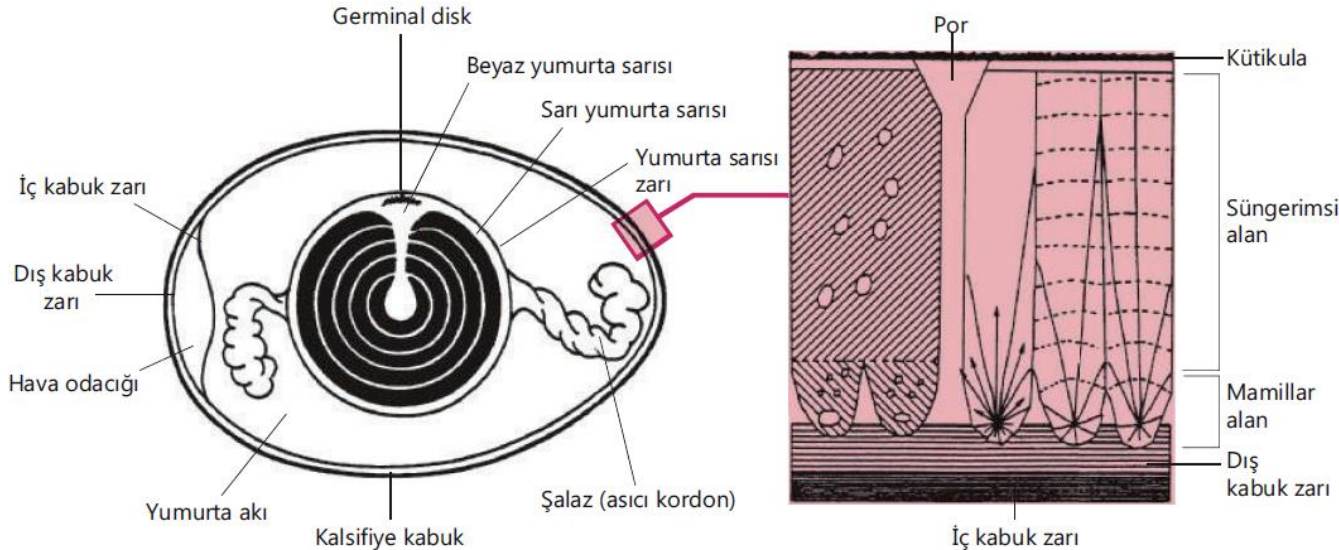
Yumurtanın Yapısı

Kalsifiye kabuk kuş türleri arasında kalınlık, büyüklük, şekil ve pigmentasyon bakımından farklılık gösterir; fakat aynı tür içinde de az da olsa bireysel farklılıklar mevcuttur. Kalsifiye kabuğun en dış tabakasına pigmentlerin (porfirin, biliverdin) dahil edilmesi nedeniyle kabuk rengi oluşur ve genetik olarak belirlenir. Kalsifiye yumurta kabuğu temel olarak kalsiyum karbonat, az miktarda ise organik bileşikler ve magnezyum karbonattan oluşur.



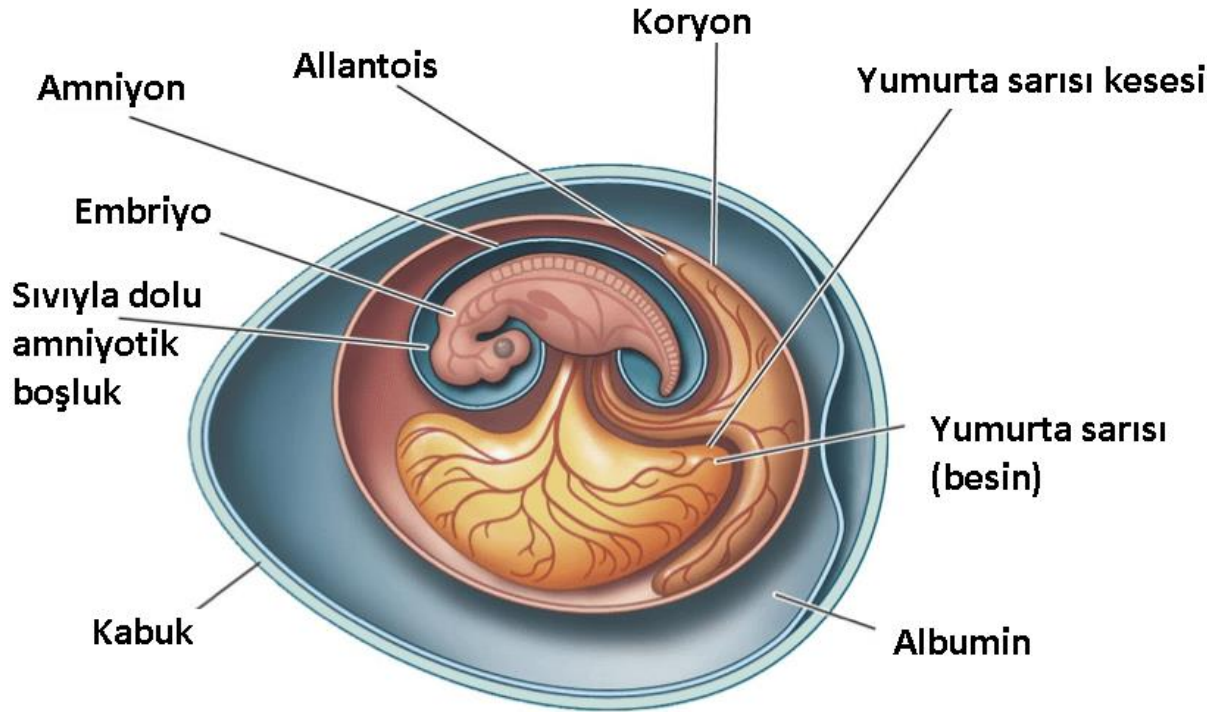
Yumurtanın Yapısı

Kabuk yapısal olarak iç (mamillar) ve dış (süngerimsi) katmanlardan oluşmuştur. Mamillar katman yumurta kabuğunun büyümesi ve kalsifikasyonu için başlangıç noktasıdır. Bu tabaka proteinojenik bazal konilerden oluşmuştur, bu koniler dışarı doğru yapılacak olan mineralizasyon için kristalizasyon çekirdeğini oluştururlar. Süngerimsi tabakanın sütun benzeri kristalleri bu bazal konilerde vertikal olarak birikir. Kalsifiye sütunlar arasında embriyonik solunuma hizmet eden hava gözenekleri vardır.



Yumurtanın Yapısı

Embriyonal gelişim sırasında allantois ve koryon'un füzyonuyla oluşan koryoallantoik membran da burada önemli bir rol oynar. Bu membranda allantoik dolaşımın damar sistemi oluşur, bu sistem ekstraembriyonal kan damar sistemi ile birlikte CO₂ ve O₂ gaz değişimini sağlar.



Yumurtanın Yapısı

Kalsifiye kabuğun bileşimi, dolayısıyla kırılmaya karşı dayanma direnci maternal minerallere büyük ölçüde bağımlılık gösterir. Kalsiyum, bir yandan gastrointestinal sistemden emilim yoluyla diğer yandan ise gonadal östrojenler tarafından kontrol edilen medüller kemiklerden (uzun kemikler ve omurlar gibi) minerallerin geçici olarak mobilize edilmeleri sayesinde bizzat tavuk metabolizması üzerinden tedarik edilir. Yem yoluyla kalsiyum alımı genellikle gündüzleri aydınlık dönem boyunca gerçekleşir. Bununla birlikte kalsifiye kabuk yapımının büyük bölümü karanlık dönemde meydana gelir. Bu dönemde gastrointestinal sistemdeki emilecek mineral maddeler zaten büyük ölçüde emilerek azaltılmıştır; Ca^{2+} 'nın medüller kemiklerden geçici mobilizasyonu gerçekleşmiştir, böylece yumurta kabuğunun kalsifikasyonu yeterli ve sürekli bir biçimde sağlanabilecektir.



Yumurtanın Yapısı

Kalsiyum tedarikindeki eksiklikleri önlemek için yumurta tavukları yumurtlama dönemi boyunca kalsiyum emilimini %70-80 oranında arttırabilirler. Kalsiyum transport proteinlerinin (vitellojenin, albumin) kandaki konsantrasyonu da östrojenlerin etkisiyle yumurtlama dönemi boyunca yükselmiştir. Uzun süreli kalsiyum eksikliği uzun kemiklerin (tibia, femur) gittikçe daha zayıf bir şekilde mineralizasyonu ile kendini belli eder; ayrıca hipofizer FSH sekresyonu azalır, sonuçta yumurtlama aktivitesi tamamen durur.



Yumurtanın Yapısı

Yumurtanın en dış tabakasını **kütikula** oluşturur. Kütikula proteinlerden, polisakkaritlerden ve lipidlerden oluşmuş mumsu bir tabakadır, yumurta oluşumu sürecinin sonunda uterus bezleri tarafından salgılanır. Kütikula antimikrobiel bariyer olarak işlev yapmasının yanında yumurtayı aşırı su kaybına karşı da korur.



Kütikula tabakası içeren ve içermeyen yumurta bölümleri



Yumurta Üretimi

Güneydoğu Asya Bankiva tavuğunun (evcil tavuk ırklarının yaşayan vahşi atası) yumurta verimi yıllık 30-40 iken, 60'lı yılların sonlarında dahi yumurtacı hibritlerin yıllık yumurta sayısı normalde 220-240 civarındaydı. Yoğun çaprazlama uygulamalarıyla ebeveyn hayvanların ortalama verim seviyeleri additif olmayan gen etkileri sonucunda sonraki jenerasyonlarda inanılmaz derecelerde yükseltilmiştir. Günümüzde kullanılan hibrit hatlar düşük vücut ağırlığı (barındırma için daha az alan gereksinimi) ve yılda 320 yumurtaya kadar yüksek yumurta verimi yönünde selekte edilmiştir.

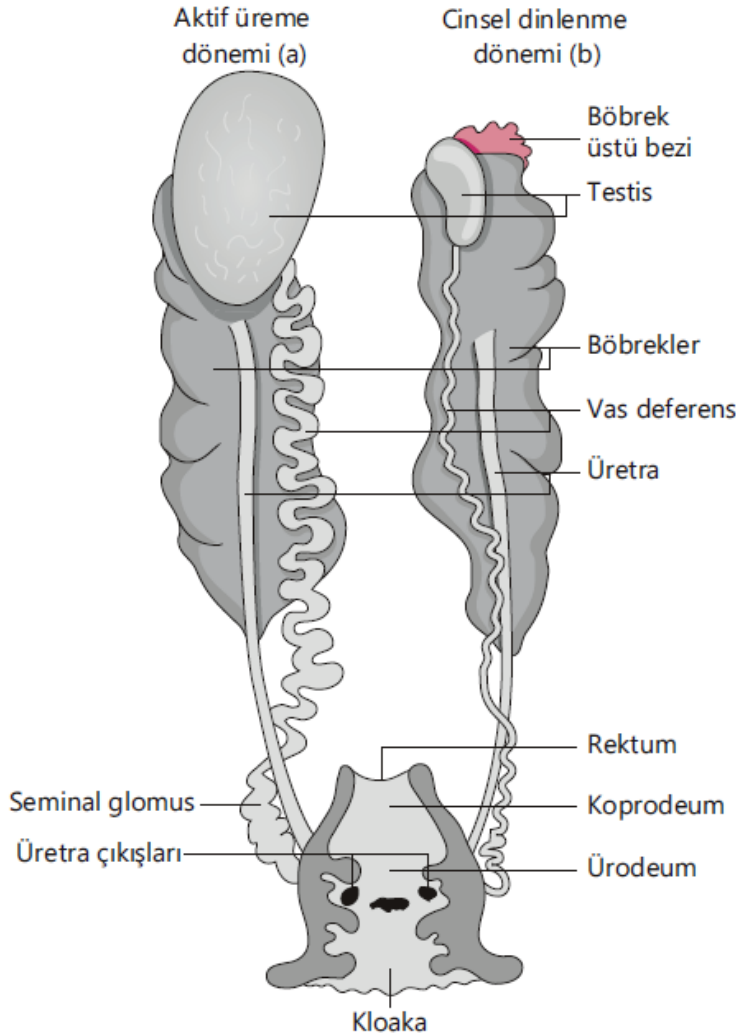


Yumurta Üretimi

Ancak bu durum hayvanların davranışları ve sağlıkları üzerinde giderek daha fazla etkiler oluşturmıştır. Hibrit kökenliler genellikle daha az aktiftir. Bu hayvanlar enerjilerini yüksek verim için korurlar (kaynak tahsisi teorisi), üreme içgüdüleri çok hızlı bir şekilde düşmüştür. Buna ek olarak performans gereksinimleri büyük bir stres faktörü olduğu için, bu hayvanlarda agresif davranışlarda (tüy yolma ve kanibalizm gibi) ve kemik hastalıklarında (kafes felci, osteoporoz) artma ile üreme organlarında sorunlar (yangılar, tümörler, prolapsuslar) sıklıkla gözlenmektedir. Ayrıca yumurta üretimi yönünde seleksiyon sosyal etkileşimlerden sorumlu genlerin kaybına da yol açmıştır.



Erkek Üreme Organları



Erkek kuşlarda cinsel organlar kloaka dışında çifttir. Bu organlar çok fazla bir farklılaşmaya uğramamış epididimislere sahip bir çift testisten ve Vas deferens'lerden (Duktus deferens) ibarettir. Bazı türlerinde kloakada çiftleşme organı (fallus) bulunur. Memelilerden farklı olarak kuşlarda eklenti bezleri yoktur. Tüm üreme sistemi mevsimsel etkilere tabidir.



Erkek Üreme Organları

Bir çift olan testisler böbreklerin kranial kutbunda, böbrek üstü bezinin kaudalinde, Cavum intestinale peritonei içinde yer alır. Kuşlarda testislerin karın boşluğunda olması memeli hayvanlardan farklı bir durumdur. Memelilerde spermatogenez için daha düşük bir sıcaklık gerektiğinden gonodlar skrotuma gönderilmiştir (filler, Güney Afrika damanları ve balinalar bu durum için istisna teşkil eder). Medial sınır aorta, kaudal vena kava ve abdominal hava keseleri tarafından oluşturulur. Gonadlar tek katmanlı bir seroza tabakası (epiorchium) ile kaplıdır ve kısa bir çift katmanlı seroza (mesorchium) ile vücut boşluğunun dorsal duvarına tutunmuştur.



Erkek Üreme Organları

Gonodların şekli, rengi ve büyüklüğü, hayvanın yaş, tür, mevsimsel iklim değişiklikleri ve mevcut üreme evresinin etkisi altında büyük farklılıklar gösterir. İnaktif testisler genellikle küçük, fasulye şeklinde ve sarı-kahverengi renktedir, genç hayvanlarda yassı ve sivridir. Olgun ve aktif gonadlar oldukça fazla büyür; örneğin vahşi muhabbet kuşlarında ağırlıkları 30-40 kat artar. Bu durum seminifer tübüllerin uzunluk ve çaplarının artması ile Leydig hücre sayısının yükselmesinden dolayıdır. Testis büyüklüğü bunun dışında üreme davranışlarına, çiftleşme sistemine, yuvadaki yumurta sayısına ve yaşama alanının coğrafi konumuna bağlı olarak da değişmektedir. Üreme döneminde testisler yuvarlak ve soluk beyaz renkte görünür, serozadaki damar izleri yoğun kan dolaşımından dolayı belirginleşmiştir.



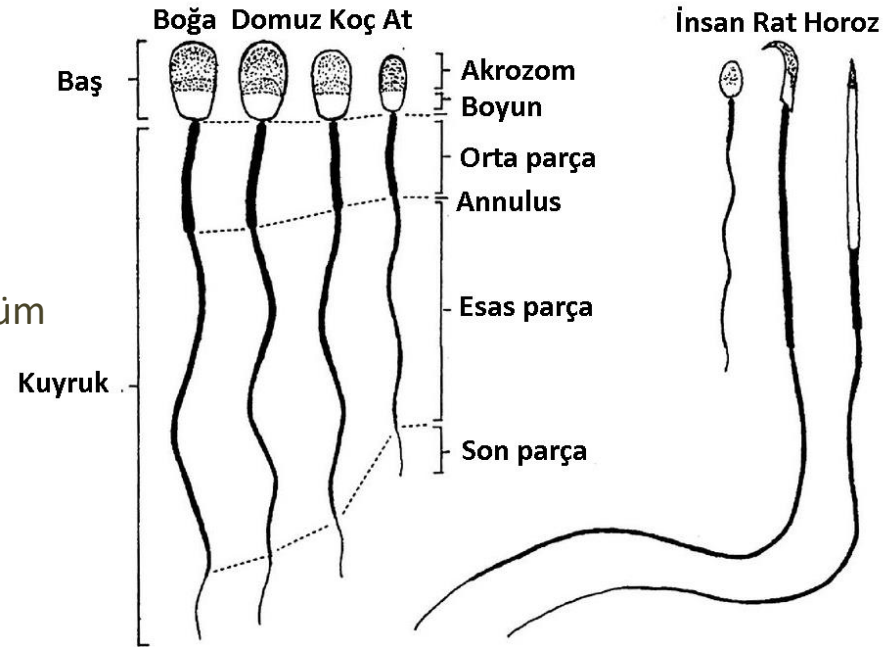
Ek Bilgi

Bazı papağan cinslerinde (örneğin kakadu türleri, altın muhabbet kuşu, mavi-sarı ara papağanı) testis interstisyumunda ve kapsülünde melanositlerin birikmesi nedeniyle gonodlar siyah-kahverengi renkte görünür. Ancak aktif üreme durumunda seminifer tübüllerin genişlemesi ve interstisyumun daha az melanin içermesi nedeniyle renk daha açık bir hal alır.



Erkek Üreme Organları

Kümes hayvanlarının spermatozoonları şekil ve büyüklük bakımından farklıdır. Kuş spermatozoonunun uzun ve sarmal başı hançer benzeri sivri bir kısma sahiptir (baş diken). Bu bölüm memelilerdekine kıyasla daha basit bir yapıya sahip akrozomu içerir. Spermatozoonun tüm kuyruğu boyunca geçen aksonem memeli spermatozoonundakiyle aynı yapıya sahiptir. Kısa orta parça kuş spermatozoonlarında daha az mitokondri içerir. Spermatozoon boynunun segmentli kolonları bulunmadığı gibi, orta parça ile kuyruğun büyük bölümünün kılıf lifleri de yoktur.



Erkek Üreme Organları

Testislerin seminifer tübülleri epididimis ile bağlantılı olan Rete testis'e açılır. Tüm kuş türlerinde Rete testis bulunmaz. Epididimis testisin dorsomedialine yerleşmiştir. Bazı kuş türlerinde böbreküstü bezine doğru kraniyal olarak uzanan bir uzantı vardır. Bulunduğu yer nedeniyle epididimis aktif üreme fazında laparoskopik olarak pek görülmez, çünkü fazlaca büyümüş olan testis tarafından maskelenir. Memeli epididimisinin yapısı için geçerli olan baş, gövde ve kuyruk gibi bölüm ayırımı kuş epididimisinde yoktur. Memelilerde epididimisin farklı bölümlerinin özel fonksiyonları varken, kuş epididimisinde spermatozoonların depolanması, olgunlaşması ve beslenmesi ile ilgili özel bölümler de bulunmaz. Epididimiste ejakülatın lipidler, proteinler ve polisakkaritler ile zenginleştirilmesi gerçekleşir. Epididimis spermatozoonların olgunlaşmasını ve motilitesini destekleyen salgılar üretir.



Erkek Üreme Organları

Spermatozoonlar nihayetinde Vas deferens'e gelir, burası spermatozoonların olgunlaşması ve depolamasına hizmet eder. Cinsel aktivite aşamasında Vas deferens çok fazla kıvrımlara sahip olur. Vas deferens'ten kloaka'nın (ürodaeum) orta bölümüne geçiş bölgesinde Vas deferens papillası (Papilla ductus deferentis) bulunur. Ötücü kuşlarda küçük bir kese şeklinde genişlemiş papilla (Promontorium) dışarıdan görülebilir ve bu nedenle cinsiyet teşhisinde kullanılır. Buna karşın muhabbet kuşlarında Vas deferens yumak benzeri (Seminal glomus) bir yapıya sahiptir, bu yapının fonksiyonu spermatozoonları depolama ve rezorbe etmektir.



Erkek Üreme Organları

Memelilere kıyasla kuşların vücut sıcaklığı 40-42°C gibi nispeten yüksek bir seviyede olsa da, abdominal hava keselerinin gerekli soğutmayı sağlaması sebebiyle kuş spermatozoonları fizyolojik olarak gelişebilir. Buna ilaveten ötücü kuşların promontoryumu sperm hücrelerini iç vücut sıcaklığının 4°C altında sabit bir değerde tutar.



Kısaca

Testisin seminifer t b llerinde  retilen spermatozoonlar Rete testis yoluyla epididimise gelir, oradan da Vas deferens'e ge er. Vas deferens kloakın orta b l m ne bir papilla (Papilla ductus deferentis)  eklinde a ılır.  t c  ku larda bu papilla cinsiyet belirleme amacıyla kullanılabilir.



Erkek Üreme Organları

Kloaka, üriner ve genital sistemlerin ortak son kısmını oluşturur ve üç bölüme ayrılır (koprodaeum, ürodaeum ve proktodaeum). Ortadaki idrar alanına birbirinden bağımsız bir şekilde hem idrar hem de Vas deferensler açılır. Proktodaeum'un ventral kısmında pek çok kuş türünde fallus bulunur. Başlıca sperm oluğu olarak işlev gören iki tip fallus vardır: devekuşugiller, kazgiller ve tinamular dışarı çıkıntı oluşturan bir fallus yapısına (Phallus protrudens) sahipken, tavukgiller dışarı çıkıntı yapmayan bir fallusa (Phallus nonprotrudens) sahiptir.



Ek Bilgi

Papağanlar, ötücü kuşlar ve yırtıcı kuşlar bir fallusa sahip değildir. Bunlarda çiftleşme sırasında baloncuk gibi şişirilerek dişinin yumurta kanalına sokulan kloaka sayesinde sperm nakli yapılır.



Erkek Üreme Organları

Farklı tipteki fallusların ereksiyonu lenf sıvısı birikimiyle sağlanır, bu birikim aynı anda kloaka duvarındaki mukoza katlanmalarını da şişirir. Kuşlarda eklenti bezleri bulunmadığı için seminal plazma esas olarak epididimis ve sperm iletim yollarındaki kinosilyumlu hücreler tarafından üretilir.

Ayrıca lenf katlanmalarının ve kloakadaki corpus vasculare'nin transsudatları da seminal plazmaya dahil olur. Kuşlardaki ejakülat hacmi memelilerdekine kıyasla nispeten daha düşüktür (örneğin horozda 0,5-1 ml), ancak daha konsantredir. Spermatozoonlar dişi üreme kanalında birkaç günden birkaç haftaya kadar dölleme yeteneğini kaybetmeden hayatta kalabilir.



Kısaca

Kuş Türü	Ejakulat hacmi	Spermatozoon konsantrasyonu
Tavuk	0,5-1 ml	$1,7-3,5 \cdot 10^{12} \cdot \text{ml}^{-1}$
Muhabbet kuşu	$3,5-13 \cdot 10^{-3} \text{ ml}$	$9,5-11,3 \cdot 10^{12} \cdot \text{ml}^{-1}$
Büyük papağanlar	$5-10 \cdot 10^{-2} \text{ ml}$	$9-10 \cdot 10^6 \cdot \text{ml}^{-1}$
Emu	1,2 ml	$4,4 \cdot 10^{12} \cdot \text{ml}^{-1}$
Yeşilbaş ördek	$4-8 \cdot 10^{-2} \text{ ml}$	$1,3 \cdot 10^9 \cdot \text{ml}^{-1}$
Güney kaya pengueni	0,24 ml	$47 \cdot 10^6 \cdot \text{ml}^{-1}$

Türe bağlı olarak erkek kuşlar ya Phallus protrudens'e (devekuşugiller, kazgiller, tinamular) ya da Phallus nonprotrudens'e (tavukgiller) sahip olabilir veya herhangi bir fallusa sahip olmayabilir (papağangiller, ötücü kuşlar ve yırtıcı kuşlar). Fallusa sahip olmayan erkek kuşlar spermlerini şişirdikleri kloakalarıyla dişinin oviduktuna bırakır.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Kuşlarda üremenin endokrin kontrolünde mevsimsel etkiler önemli rol oynar. Gonadların büyüklük ve aktivitesindeki mevsimsel değişiklikler öncelikle fotoperiyotla, yani yıl içindeki gün ışığı süresiyle bağlantılıdır. Her ne kadar **epifiz bezi** fotoperiyodik kontrolden sorumlu görünse de, yapısında ışık reseptörleri yoktur. Ancak kanatlı epifizinde **pinopsin** ve **melanopsin** fotopigmentlerine sahip fotoreseptör benzeri hücreler vardır. Sempatik sinir sistemi tarafından kontrol edilen **melatonin**'in ritmik sentez ve salgılanması da epifiz bezini sirkadiyen pacemaker sisteminin önemli bir bileşeni yapar. Tavuksularda ve güvercinlerde gözün retinası da burada önemli rol oynar.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Bununla birlikte kuşlar öncelikle anterior hipotalamusta bulunan bir puls üretici vasıtasıyla gün ışığındaki artışları fark eder. Ekstraretinal fotoreseptörler gelen ışık sinyallerini nöral impulslara dönüştürür ve GnRH salınımını tetikler. Puls üretici sadece artan ışık duyarlılığı fazında ışık sinyallerine duyarlıdır. Uzun gün ışığında bu faz ile ışık periyodu çakışır, gonadal gelişim hipotalamo-hipofizer-gonadal aks tarafından stimüle edilir. Kısa gün ışığında puls üretici stimüle edilmez, çünkü az ışık sırasında bu uyarı üreticisi ışığa duyarlı değildir. Çok fazla gün ışığı prolaktin ve tiroid hormonları ile birlikte GnRH salınımında inhibisyona yol açar. Farklı türlerde farklı uzunluklarda olan bu fotorefrakter fazda **gonadal gerileme** meydana gelir.

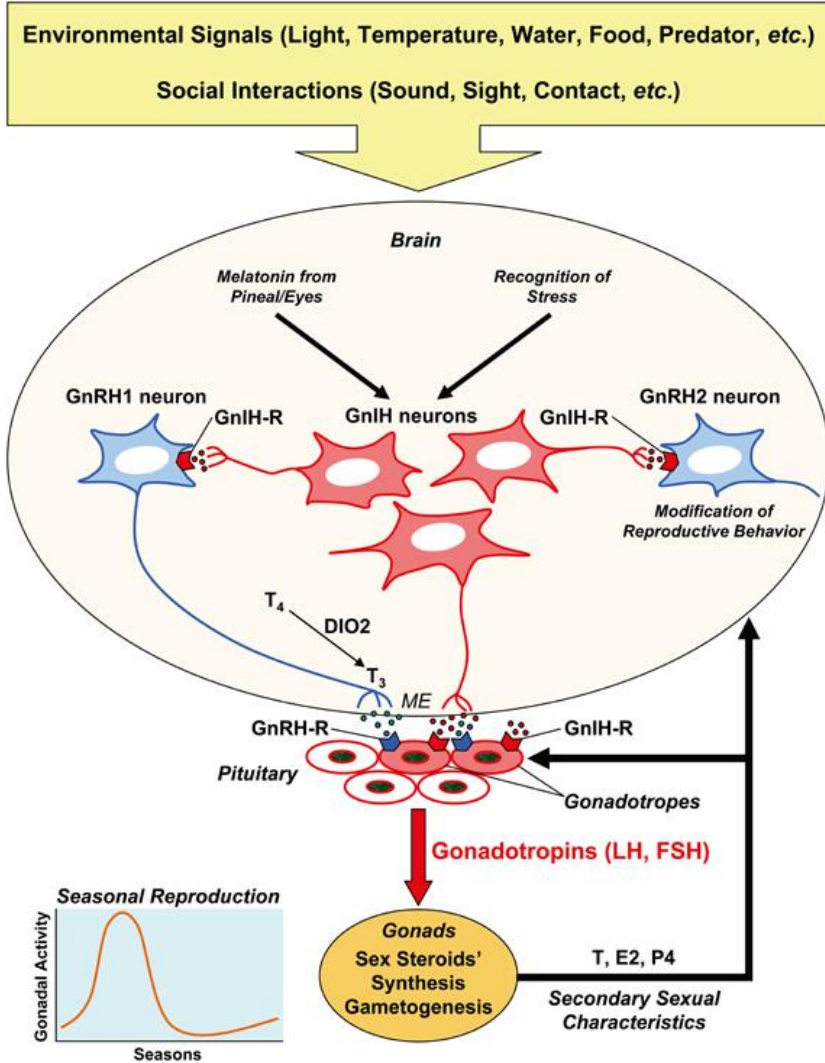


Üremenin Endokrin Kontrolü

Yani ışık spermatogenez, ovulasyon ve yumurtlama dahil tüm gonadal fonksiyonları etkiler. Kümes hayvanlarında germ hücresi oluşumu belirli ışık rejimlerine tabidir. Örneğin optimal bir spermatogenez için günde 12-14 saat aydınlığın gerektiği iyi bilinmektedir, eğer aydınlık süresi 9 saatin altında olursa spermatozoon üretimi bariz şekilde düşer.



Üremenin Endokrin Kontrolü



Hipofizer portal damar sistemi yoluyla GnRH

adenohipofizdeki hedef hücrelerden LH ve FSH

gonadotropinlerinin salgılanmasını tetikler. GnRH'ın salımı

memelide olduğu gibi pulsatildir. Kuşlarda bu güne kadar hipotalamustan nörohormonun üç izomeri izole edilmiştir.

Bu izomerler yapı, yaygınlık ve işlev bakımından

birbirinden farklıdır. Evcil tavuğun hipotalamusundan

cGnRH-I ve cGnRH-II izole edilmiş ve tanımlanmıştır. Bu iki

izomer ötücü kuşlarda da tespit edilmiştir, ancak bu

kuşlarda üçüncü bir form da (**ir-lamprey Gn-RH-III**)

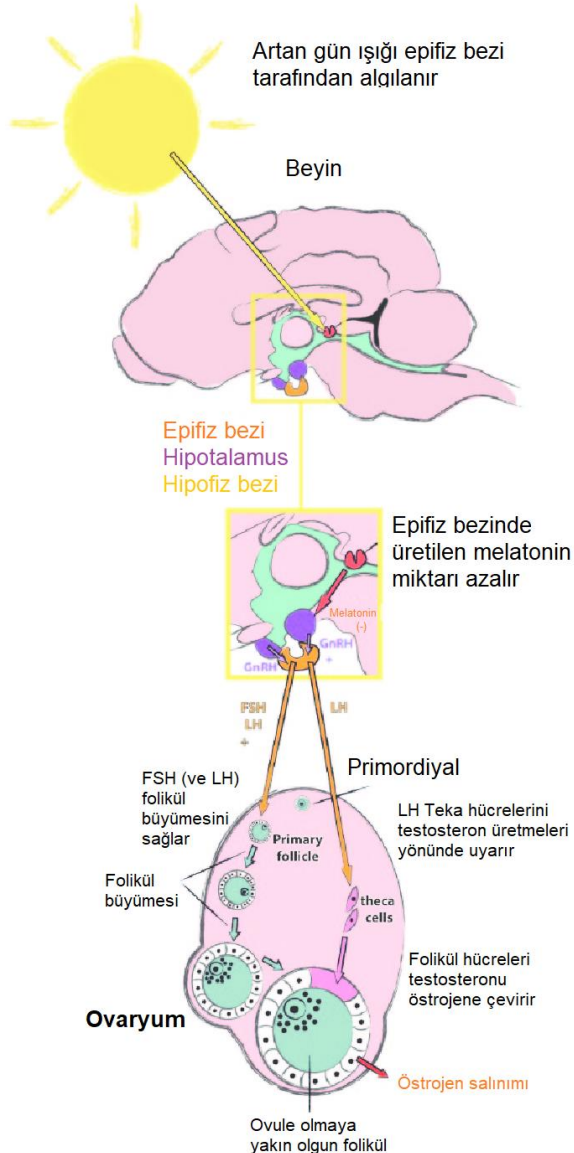
bulunmaktadır. GnRH I ve II'nin biyolojik aktiviteleri

benzerdir. GnRH I'in gonadotropinlerin sentezini ve

sekresyonunu doğrudan etkilediği düşünülmektedir.



Üremenin Endokrin Kontrolü



Dişi kuşlarda ovulasyonu tetikleyen faktör LH'dır. LH, dominant F1 folikülünde perivitellin aralığın oluşmasına, ilk mayotik olgunlaşma bölünmesinin devam etmesine ve stigmada foliküler duvarın yırtılarak yumurtanın salınmasına yol açar. LH, F2 folikülündeki Teka interna hücrelerinde androstenedion üretimini indükler, hiyerarşik olmayan foliküllerde ise LH'nın etkisiyle bu hücreler progesteron, dehidroepiandrosteron ve androsteron üretirler. Androstenedion'dan aromataz enzimi aracılığıyla Teka eksterna hücrelerinde tekrar östrojenler sentezlenir.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Memelilerde androjenlerin sentezi kuşlarda olduğu gibi Teka hücrelerinde gerçekleşir, ancak östrojen sentezi memelilerde granuloza hücrelerinde meydana gelir. Kuş granüloza hücreleri folikül seleksiyonundan sonra LH'ya duyarlı hale gelir; LH, hiyerarşik foliküllerde progesteron sentezini tetikler.

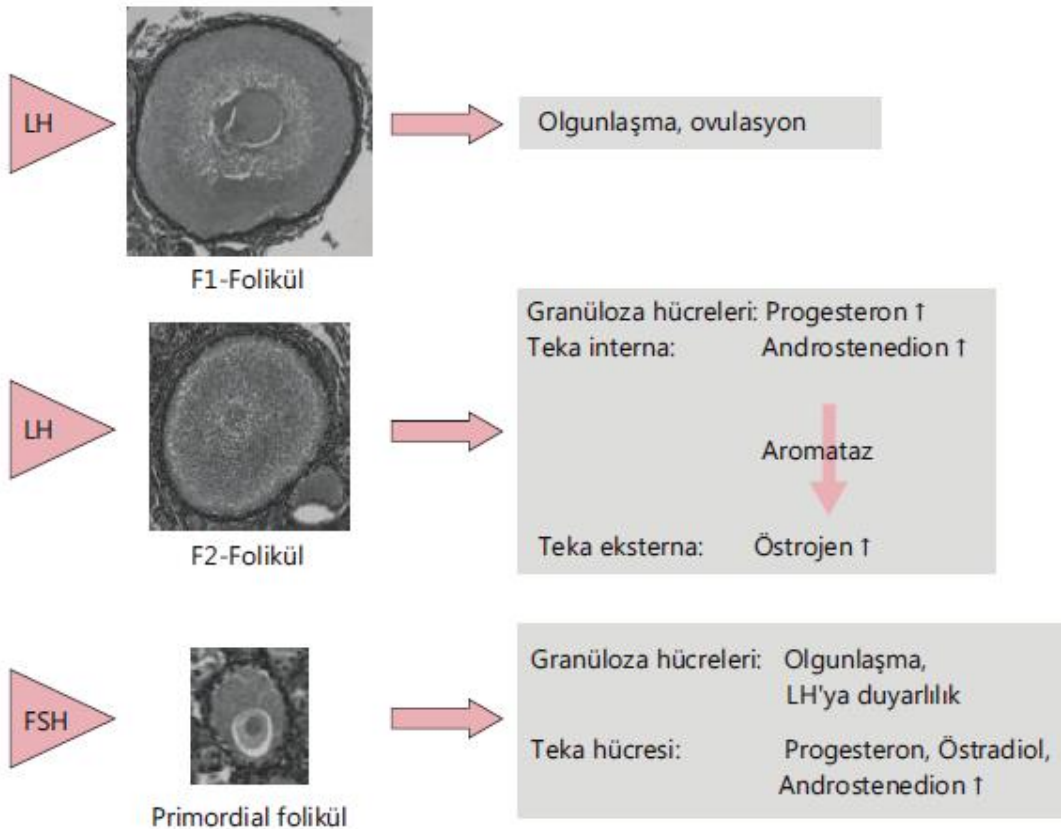
FSH başlıca **primordial foliküllerin** ve erken selekte foliküllerin fonksiyonunu etkiler. FSH, Teka hücrelerinde progesteron, androstenedion ve östradiol üretimini artırır; granüloza hücreleri FSH'nın etkisiyle olgunlaşır ve böylece LH'ya karşı duyarlı hale gelir.



Üremenin Endokrin Kontrolü

KISACA

LH, dişi kuşta dominant F1 folikülüne etki ederek ovulasyonu tetikler, FSH ise primordial foliküllerin Teka hücrelerinde steroid biyosentezini artırır.



LH ve FSH gonadotropinlerinin kuş ovaryumlarındaki farklı foliküler evrelere etkisi.

LH, dominant F1 folikülünde ilk mayotik olgunlaşma bölünmesinin devam etmesine ve stigma bölgesinde folikül duvarın yırtılmasına neden olup yumurta hücresinin serbest bırakılmasına yol açar, F2 folikülünde ise hücreye özgü steroid biyosentezini indükler.

Buna karşın primordial ve erken selekte foliküllerde hormon üretimi ve hücre olgunlaşması FSH tarafından düzenlenir.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Teka eksterna'da sentezlenen **östrojenler** üreme açısından birçok işleve sahiptir. 17β -östradiol sayesinde hipofiz bezi hipotalamik GnRH'a duyarlı hale getirilir ve hipotalamustaki progesteron reseptörlerinin oluşumu uyarılır. Foliküler granüloza hücrelerinde sentezlenen progesteron böylece hipotalamusta GnRH salınımını uyarabilir, bu da hipofiz bezindeki LH salınımından sorumludur. Ovidukt gonadal östrojenlerin etkisi altında embriyonal olarak gelişir. Erişkin dişilerde östrojenler oviduktun ve salgı bezlerinin proliferasyonuna yol açar. Ayrıca oviduktaki bezlerden **yumurta akı proteinlerinin** (ovalbumin, ovomukoid, lizozim) yapılması ve karaciğerde yumurta sarısı proteinlerinin sentezlenmesi östrojenler aracılığı ile indüklenir.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Üreme mevsimi veya yumurtlama periyodu haricindeki düşük östrojen seviyesi oviduktun gerilemesine neden olur. Ayrıca kalsifiye kabuğun yapımında önem taşıyan kalsiyum metabolizması da östrojenin kontrolü altındadır.

LH'nın siklik salımı testislerdeki Leydig hücrelerinde gerçekleşen androjen biyosentezini etkiler. Androjenler (**testosteron** ve **androstenedion**) **kur** ve **dominant davranışlar**, **tüy rengi** ve **ötme** gibi sekonder cinsiyet özelliklerinden sorumludur. Androjenler ayrıca seminifer tübüllerin ve Vas deferensin gelişimi ile olgunlaşmasını da etkiler.



Üremenin Endokrin Kontrolü

Androjenler erkek kuşların üreme sisteminde önemli rol oynarlar. Çeşitli kuş türleri üzerinde yapılan bir çok araştırmada plazma testosteron düzeyinin mevsimsel değişiklikler ile olan ilişkisine bakılmıştır. Birçok kuş türünde testosteron seviyesi testislerin spermatojenik aktivitesine bağlı olarak değişmektedir.



Üremenin Endokrin Kontrolü

EK BİLGİ

Dişi sultan papağanlarında LH-seviyesinin yuva yapma fazında yükseldiği, yumurtlama fazında maksimum seviyeye ulaştığı, kuluçka ve yavruların yumurtadan çıkması sırasında ise tekrar azaldığı bilinmektedir. Buna karşın erkeklerde LH seviyesi yuvayı gözetleme sırasında en yüksek, yumurtlama periyotunda ise en düşüktür.



Üremenin Endokrin Kontrolü

FSH, Sertoli hücrelerindeki çeşitli biyosentez süreçlerini etkileyerek, bunun sonucunda hipertrofiye yol açarak **testis büyümesini** ve **spermatogenezi** stimüle eder. Gonadotropinler hedef hücrelerde reseptör sayısında artışa neden olarak kendi etkilerini kuvvetlendirme mekanizmasına sahiptir. Bunun yanında bu mekanizmayı daha da güçlendiren testosteron ile sinerjik etkiler de söz konusudur. Bu durum üreme mevsimi boyunca testislerin aşırı ağırlık kazancını da açıklar. Spermatogenez süreci bu nedenle testosteron ve FSH'nin mevcudiyetine, Sertoli hücrelerinin aktivitesine ve Sertoli ile germ hücreleri arasındaki etkileşime bağlıdır.



Üremenin Endokrin Kontrolü

EK BİLGİ

Erkek kuşlarda üremenin kontrolüne diğer steroid hormonlar da katılır.

Örneğin östrojen tavuk ve ötücü kuşlarda testis gelişimini etkiler. Progesteron ise yırtıcı kuşlar ve güvercinlerde yuva bakımı ve yavru yetiştirme davranışını uyarır. Bunun dışında progesteron eşler arasında uzun süreli bir bağın oluşmasında rol oynarken, bu bağlamda testosteron önemli bir rol oynamaz.



Üremenin Endokrin Kontrolü

KISACA

LH, erkek kuşlarda Leydig hücrelerinde androjen sentezini kontrol eder. FSH ise Sertoli hücrelerinde reseptör kuvvetlendirmesiyle (reseptör up-regülasyonu) testisin büyümesini ve spermatogenezi uyarır. FSH testosteron ile sinerjik bir şekilde spermatozoon üretimini de etkiler.

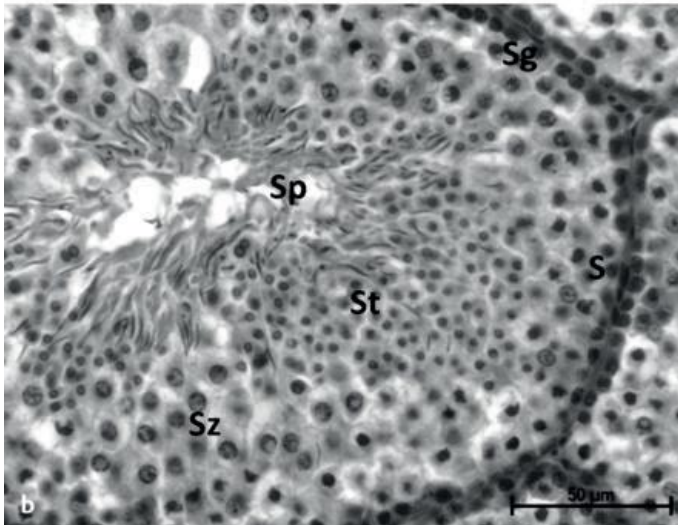
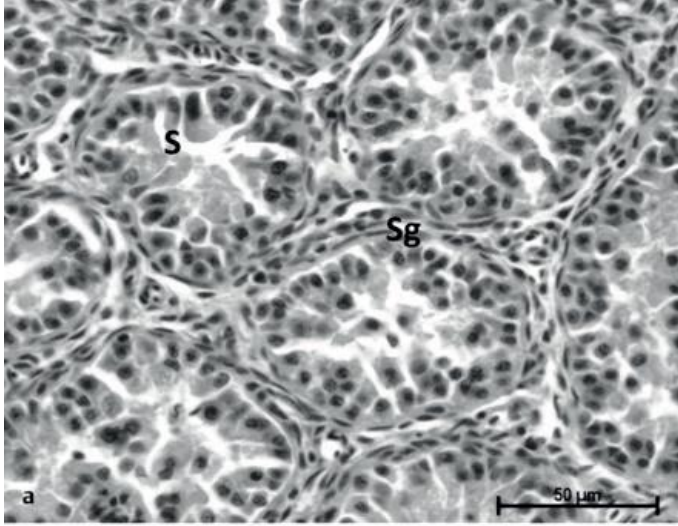


Üremenin Endokrin Kontrolü

Kuşlarda mevsimsel üreme döngüsü, dolayısıyla gonadal aktivitenin farklı aşamaları olduğundan, özellikle nesli tükenmekte olan kuş türlerinin korunmasına yönelik ıslah programları için gonadların üreme aşamalarının net bir şekilde sınıflandırılması çok önemlidir. Örneğin papağan cinslerinin erkeklerinde testis aktivitesini karakterize etmek için morfolojik veya fonksiyonel açılardan çeşitli yöntemler bulunmaktadır. Minimal invazif laparoskopi, gonadların boyutu (genellikle böbrekler ve böbrek üstü bezleri gibi komşu organlarla kıyaslayarak), rengi ve vaskülarizasyonu hakkında makroskopik değerlendirmelere imkan verir. Aktif testislerde kaudal testis sınırı orta böbrek bölümüne kadar devam eder veya testis uzunluğu böbrek üstü bezi uzunluğunun dört katına kadar olabilir.



Üremenin Endokrin Kontrolü



Testis rengi aktif değilken açık kahverengiden sarıya, aktif aşamada ise sarımsı beyaza kadar değişir. Ayrıca endoskopik muayene sırasında testisten biyopsi örneği de alınabilir. Daha sonra bu dokuda sitolojik, histolojik veya immünohistokimyasal analizler yapılır. Sitoloji, spermatogenezdeki mevsimsel değişiklikler hakkında histoloji ile yüksek bir uyum içerisinde karşılaştırılabilir bilgiler sağlar.



Üremenin Endokrin Kontrolü

EK BİLGİ

Bu durum özellikle testis tümörlerinin veya orşitisin teşhisinde önem taşır.

Papağan cinslerinde Sudan-Siyahı boyasıyla seminifer tübüllerin içindeki lipidlerin boyanması suretiyle aktif ve inaktif aşamalar kolaylıkla birbirinden ayırt edilebilmektedir. İnaktif testisler daha fazla lipit içerir. Ayrıca aktif aşamadaki gonadların cinsel dinlenme aşamasındaki gonodlardan ayırt edilmesini sağlayan immünohistokimyasal markerler de vardır. Örneğin aktif gonadların Sertoli hücrelerinin sitoplazmasında steroidojenik enzim 17 β -hidroksisteroid dehidrojenaz 2 (17 β -HSD-2) bulunur, bu enzim inaktif gonadlarda yoktur. Kuşların kanında ve dışkısında steroid hormon seviyelerinin (testosteron, östradiol, kortikosteron) belirlenmesi nispeten daha az invaziftir.

