



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap

Fågelreproduktion med fokus på värphöns

Sabina Nilsson Edenfur



Examensarbete, 15 hp

Agronomprogrammet - Husdjur, examensarbete för kandidatexamen

Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Uppsala 2014



Sveriges lantbruksuniversitet
Fakulteten för veterinärmedicin och husdjursvetenskap
Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Fågelreproduktion med fokus på värphöns

Bird reproduction with focus on laying hens

Sabina Nilsson Edenfur

Handledare:

Lena Holm, SLU, Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Examinator:

Elisabeth Persson, SLU, Institutionen för anatomi, fysiologi och biokemi

Omfattning: 15hp

Kurstitel: Kandidatarbete i husdjursvetenskap

Kurskod: EX0553

Program: Husdjursagronom

Nivå: Grund, G2E

Utgivningsort: SLU Uppsala

Utgivningsår: 2014

Omslagsbild: Sabina Nilsson Edenfur

On-line publicering: <http://epsilon.slu.se>

Nyckelord: Värphöns, reproduktion, tupp, äggledare, äggstock, testikel, ljus

Key words: Laying hen, reproduction, rooster, oviduct, ovary, testicle, light

Sammanfattning

Syftet med denna litteraturstudie är att beskriva fåglarnas reproduktion och hur den skiljer sig från däggdjurens. I studien har störst vikt lagts på värphöns men många aspekter som beskrivs gäller även för vilda fåglar. Reproduktionen beskrivs översiktligt för både värphöna och tupp. Reproduktionsorganen beskrivs anatomiskt, fysiologiskt och histologiskt samt en del om det endokrina systemet och dess påverkan på hönsens reproduktion ingår också. I uppsatsen beskrivs även hur ljuset kan påverka framförallt hönans äggläggningsscykel. Slutsatsen av denna litteraturstudie är att fåglarnas reproduktionsorgan ser annorlunda ut och har flera funktioner som inte är analoga med däggdjurens, men det finns också vissa likheter. Hur lång dagslängden är och hur starkt ljus fåglarna utsätts för har också visat sig vara avgörande för hur äggläggningens mönster ser ut och mängden ägg de producerar.

Abstract

The aim of this review is to describe avian reproduction and how it differs compared to mammalian reproduction. Focus is mainly on the domestic hen but most findings described in this study can be applied to wild birds in general, as their reproductive system functions similarly to that of the domestic hen. A basic summary of the avian reproduction system will be provided, of both the domestic rooster and the hen. This paper will explore the functions of the avian endocrine system, its influence on the reproductive organs of both male and female chickens, and the important role that light plays in the ovulatory cycle of the laying hen. In addition, the anatomy, histology, and physiology of the genital organs are described. The conclusion of this review is that the functions and anatomical structure of the bird's reproductive organs are quite different from mammals, but that some similarities also exist. Furthermore, the duration and strength of light exposure, whether natural or artificial, is critical to the ovulatory pattern and the amount of eggs that the hens produce.

Introduktion

Värphönan härstammar från den röda djungelhönan (*Gallus gallus*) som fortfarande lever i vilt tillstånd i Indien och Sydostasiens djungelområden. Arkeologiska fynd av domesticerade höns har rapporterats så tidigt som ca 3200 år före Kristus och ca 3000 år före Kristus introducerades tamhönan till Europa. Ett mer organiserat avelsarbete samt import av avelsdjur inleddes omkring år 1840 och numera baseras både slaktkyckling- och äggproduktionen helt på import av specialiserade hybrider. Bättre foder och skötsel är andra faktorer som lett till ökad äggproduktion, men även vaccination mot ett antal fjäderfäsjukdomar har också bidragit (SVA, 2014). Vad det gäller inhysningssystem så var den svenska äggproduktionen tidigt ute med övergång från de traditionella inredda burarna till mer djurvänliga inhysningssätten såsom inredda burar och frigående system. Denna omställning berodde på att Sverige införde en ny djurskyddslag år 1988 där producenterna förbjöds att hålla värphöns i bur. Lagen ändrades sedan så att inredda burar, med sittpinnar, reden och sandbad blev tillåtna som ett alternativ till lösdrift (Brasch och Nilsson, 2008). Vilken typ av inhysningssystem som används har visat sig vara avgörande för hur många ägg som produceras per insatt höna. Under ett år producerar värphöns i frigående system i genomsnitt 313 ägg, medan en höna i inredd bur i genomsnitt producerar 332 ägg (Hermansson, 2012).

Höns i konventionell äggproduktion börjar normalt värpa vid 18-20 veckors ålder och vanligtvis producerar de maximalt under en enda värpcykel som varar fram till ungefär 80 veckors ålder. I dagens läge värper hönorna maximalt antal ägg i början av värpcykeln och under denna period har hönorna inte vuxit klart. Det foder de får i sig ska alltså räcka till både tillväxt, underhåll och äggproduktion (SJV, 2005). Förutsatt att värphönan har uppnått könsmognad är ljuset den starkast drivande faktorn som avgör när äggläggningen infaller men även andra faktorer har visats ha en modifierande effekt såsom ljud, temperatur och utfodringstider (Cain & Wilson, 1974).

Ägg är ett bra livsmedel i flera avseenden då det innehåller de flesta näringsämnen som är viktiga för att människan ska må bra och växa. Ägget innehåller inte bara proteiner och essentiella fettsyror, utan även antioxidanter, mineraler och vitaminer, utom vitamin C (Svenska ägg, 2014). Enligt SJV (2012) fanns det år 2011 cirka 6,4 miljoner höns i Sverige, vilket är en ökning från det tidigare året med 5 %. Invägningen av ägg år 2011 uppgick till 91 700 ton som innebär en ökning med 6 % från år 2010.

Syftet med denna uppsats är att öka förståelsen för hur fåglarnas reproduktion skiljer sig från däggjurens, samt hur ett fågelägg bildas. Syftet är även att få en bättre förståelse för hur det endokrina systemet fungerar och hur ljuset påverkar fåglarnas reproduktion och därmed äggproduktion.

Hönans reproduktionsorgan och äggbildning

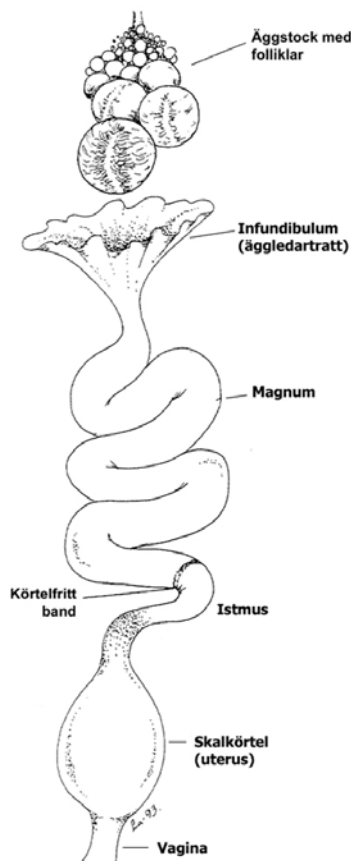
Då hönan är ungefär 16 veckor uppnår hon sin könsmognad, däremot börjar hon inte värpa förrän hon är ungefär 20 veckor (Brasch & Nilsson, 2008). Därefter fortsätter hon vanligtvis att värpa ett ägg dagligen i regelbundna sekvenser om 40- 60 ägg, med ett dygns avbrott

mellan vardera sekvens (Rose, 1997). Värphöns lägger ett större antal ägg i längre sekvenser jämfört med broilers. Broilers lägger normalt 3-4 sekvenser ägg som sedan separeras av en eller fler pausdagar (Gumulka & Kapkowska, 1996). Då hönan blir äldre värper hon i regel större ägg och andelen skal minskar. När hon blir ungefär 72 veckor börjar hennes produktion minska och då sjunker lönsamheten, p.g.a. att äggskalets kvalitet blir sämre och hon producerar färre ägg så hon slaktas då ut (Brasch & Nilsson 2008).

Hönans reproduktionsorgan består av äggstock och äggledare, se figur 1. Det som framförallt skiljer sig mellan fåglar och däggdjur är att endast den vänstra äggstocken och äggledaren utvecklas, med undantag för ett fåtal individer. Det finns dock både en outvecklad äggstock (gonad) och äggledare på höger sida hos vuxna höns (Rose, 1997). Den fullt utvecklade äggstocken och äggledaren på vänster sida väger upp till 15 procent av fågelns kroppsvikt (Walsberg, 1983). I en studie gjord av Greenwood & Blyth (1938), opererades den vänstra äggstocken bort hos ett antal hönor, vilket i flera fall resulterade i att den högra gonaden istället började utvecklas. Vissa höners högra gonad fick en testikelliknande struktur, en så kallad ovotestis, däremot saknades hanliga könsceller och hönan producerade inga spermier. Hos andra hönor utvecklades den högra gonaden till en helt ny äggstock.

Äggstocken

Hos könsmogna hönor är äggstocken (ovariet) formad som ett kluster av äggulor (se figur 1) som håller på att utvecklas och det är i äggstocken som hela bildningsprocessen av ägget börjar. Äggstocken innehåller ett stort antal folliklar som mognar successivt och en gång per dygn lossnar en av dem. Varje follikel består av en äggcell som lagrar in en stor mängd äggula. Levern producerar ägguleproteiner som via blodet förs till äggstocken för att sedan lagras in. Ju mer ägguleproteiner som tillförs, desto större blir ägget (Rose, 1997).



Produktionen av ägguleproteiner i levern stimuleras av östrogen som med hjälp av specifika lipoproteinreceptorer överförs till ägget (Johnson, 2012). Äggcellen omges av olika skikt (Rose, 1997) som består av två distinkta cellager, granulosa- och thecaceller (Davis et al., 2001). Då folliklarna utvecklas och blir allt större kommer cellerna i granulosalagret att producera progesteron som slutligen leder till en LH-topp som initierar hönans ovulation (Johnson, 2012). Då progesteronnivån är hög och koncentrationen av luteiniserande hormon (LH) är låg sker en enzymatisk förändring som leder till att follikelns vägg bryts ner och hönan ovulerar (Stormy et al., 1996). Höns och kor är typiska arter där det endast är en dominant follikel som selekteras, vilket skiljer sig från exempelvis grisar och gnagare (Johnson, 2012).

Fig. 1. En schematisk bild som visar äggstockens position i relation till äggledaren, samt äggledarens fem olika regioner: infundibulum, magnum, istmus, skalkörtel och vagina. Illustration: Lena Holm

Äggledaren

Äggcellen (äggulan) ovuleras från äggstocken och den återstående delen av äggbildningen sker i äggledaren (Taylor, 1970). Äggledaren hos köns mogna honor är ungefär 66 cm lång och delas in i fem olika regioner som har olika funktioner. Dessa regioner kallas för infundibulum, magnum, istmus, skalkörtel och vagina, se figur 1.

Infundibulum

Infundibulum är den första delen av äggledaren vars första del har en trattliknande form. Vävnaden är försedd med icke-sekretoriska cilierade celler med en mindre utvecklad muskulatur. Infundibulum är ungefär 8-10 cm lång och fångar upp äggulan då den avlossats från äggstocken. Äggcellen stannar i infundibulum i 15-18 min och det är här en eventuell befruktning av ägget sker om honan blivit seminerad eller betäckt (Etches, 1996b).

I infundibulum bildas också de s.k. äggknoddarna (chalazae) som är strängliknande strukturer på båda sidorna om äggcellen, vars uppgift är att hålla gulan och embryot på plats under embryonalutvecklingen (Mohammadpour & Keshtmandi, 2008).

Magnum

Magnum är den längsta delen av äggledaren (Surface, 1912) och totalt stannar ägget i magnum ca 3 timmar. En tillförsel av näringsämnen som glukos och aminosyror utsöndras till äggvitan, och det sker även en utsöndring av albumin m.fl. äggviteämnen, uppskattningsvis 2-3 timmar efter ägglossning (Wang et al., 2002). Slemhinnan i magnum innehåller ett enkelskiktat cylinderepitel med omväxlande sekretoriska och cilierade celler. Det finns långa, tubulära körtlar i lamina propia och i dessa körtlar finns sekretoriska celler som kan ha kubisk eller cylindrisk form. Förutom körtlar finns det även lucker bindväv med diffus lymfoid vävnad (Yu et al., 1973). Cellerna i de tubulära körtlarna i magnum producerar äggviteproteiner under ägglägningsperioden och lagringen av proteiner sker i sekretoriska granula (Etches, 1996b).

Istmus

Istmus, den tredje delen av äggledaren, är ungefär 4 cm lång. Under tiden som ägget utvecklas stannar det i istmus i ungefär 75 min (Etches, 1996b). Här sker bildningen av det yttre och inre skalmembranet (Surface, 1912). Där magnum slutar och istmus börjar finns ett smalt område av vävnad som inte innehåller några tubulära körtlar. Man vet dock inte vad detta körtellösa band har för funktion. Muskulaturen i istmus är välutvecklad och består av två muskellager, ett tjockare cirkulärt lager och ett långsgående yttre lager som är tunnare. Mellan dessa muskellager finns lucker bindväv med kärl (Etches, 1996b). Då ägget kommer till istmus utsöndras olika komponenter av betydelse för det mjuka skalmembranet, framförallt keratinliknande proteiner och kollagen (Wang et al., 2002).

Skalkörtel

Skalkörteln är ungefär 8-10 cm lång och då ägget kommer till skalkörteln stannar det där i ca 20 timmar. Hela skalkörteln mukosa är uppdelad i mindre lövformade veck, täckt med både

cilierade och icke-cilierade celler. Dessutom finns det rikligt med tubulära körtlar i lamina propia (Etches, 1996b). Som namnet antyder är det här skalet kring ägget formas samt eventuell pigmentering av skalet sker (se figur 2). I skalet bildas även porer som medger gasutbyte för det växande embryot (Dunn et al., 2007). Äggskalets funktion är framförallt att skydda ägget mot mekanisk skada men även mot mikrobiella angrepp som exempelvis *Salmonella*.

Det första som sker när ägget kommer till skalkörteln är en process som kallas ”plumping”, där äggvitan späds ut med glukos, joner och vatten (Sauveur & Mongin, 1978), se figur 2. Därefter sker en ökning av kalciumtillförsel till äggskalet och detta kalcium transporteras med blodet både från skelettet och tarmkanalen. Koncentrationen av parathormon ökar då ägget vandrar genom äggledaren, vilket leder till ett ökat blodflöde med kalcium som sedan överförs till skalet (Stormy et al., 1996). Depositionen av kalciumkarbonat pågår tills skalet består av 95 % av kalciumkarbonat och 5 % organisk matrix. Organisk matrix har stor betydelse för skalets hållbarhet mot yttre skador. Då hönan blir äldre, d.v.s. mot slutet av värpsäsongen försämras skalstyrkan och flera strukturella förändringar av matrix har rapporterats i anslutning till att hönan blir äldre (Rodriguez-Navarro et al., 2010). En höna som lägger ägg har två till tre gånger större kalciumbehov än en höna som inte lägger ägg och därmed är det viktigt att hon får kalcium i fodret. Minimigivan av kalcium till värphöns med hög ägglägningsfrekvens är 3 g per dag, men den bör vara 3,8 g per dag för en bättre skalkvalité (McDonald et al., 1995). Det färdiga äggskalet har en skinande struktur. Det beror på att en vaxartad hinna som kallas för kutikula bildas innan ägget transporteras vidare till vaginan. Kutikulan har till uppgift att motverka att bakterier kan ta sig in genom skalporena (Taylor, 1970).

I skalkörteln pågår hela tiden svaga muskelkontraktioner med låg frekvens som gör att ägget roterar. Precis före äggläggning ger hormonet prostaglandin $F_{2\alpha}$ upphov till en drastisk ökning av både frekvens och styrka på dessa kontraktioner och värpning initieras (Stormy et al., 1996).

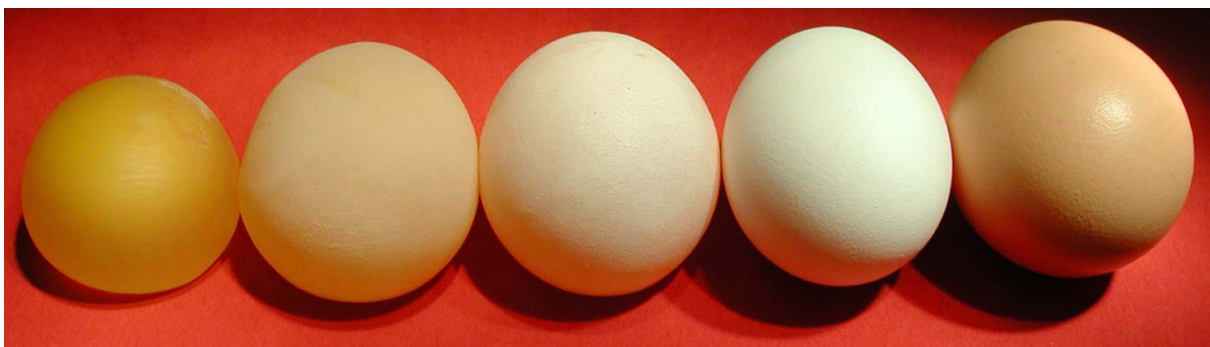


Fig. 2. Bilden visar hur ett ägg ser ut under de olika processerna som sker i skalkörteln. Det första ägget i raden visar en äggula med äggvita och skalhinnor som precis anlänt till skalkörteln. I det andra ägget har äggvitan späts ut (plumping) och skalhinnorna späts ut. På det tredje ägget har det skett en deposition av kalciumkarbonat och matrix som ökat på det fjärde ägget. Det femte ägget har fått både pigment och kutikula. Foto: Lena Holm.

Vagina

Vaginan som hos fåglar mynnar ut i kloaken har ingen betydande roll i äggbildningen utan dess funktion är att med hjälp av sin grova muskulatur pressa ut ägget. I vaginans lamina propia finns blodkärl och nerver omgivna av fibrös bindväv och i submukosan finns dessutom lymfknutor (Yu & Marquard, 1973).

Precis där skalkörteln och vaginan förenas finns ett litet område med körtlar som kallas för utero-vaginala övergången (UVJ). Denna körtelansamling kan lagra befruktningssugliga spermier från tio dagar upp till två veckor. Spermier som lagrats i UVJ kan pressas ut från körtlarna och transporteras upp i ägglodaren till infundibulum där befruktning kan ske. Det är en kontinuerlig process trots att ett ägg transporteras i motsatt riktning. För denna funktion krävs det att spermier kan överleva i kroppstemperatur, vilket är möjligt hos fåglar (Fuji & Tamura, 1963).

Tuppens reproduktionsorgan

Till skillnad från däggdjuren sker fortplantningen hos fåglar genom att tuppen tömmer sädesvätskan i hönans kloak. Det finns en liten upphöjning i tuppens kloak som kallas fallus och kan anses motsvara däggdjurens penis, men den är mycket liten. Tuppen har inga sekundära könskörtlar som är jämförbara med däggdjurens vilket gör att tuppen inte producerar lika stor mängd sperma som däggdjur (Clulow & Jones, 1982; Fujihara, 1992). Då tuppen blir äldre minskar fertiliteten, vilket associeras med en ökad koncentration östradiol och en minskad produktion av testosteron (Weil et al., 1999). Vid denna endokrina förändring minskar reproduktionsbeteendet samt aktiviteten i tuppens gonader (Heibluma et al., 2013).

Testiklarna

Tuppens testiklar ligger belägna i bukhålan vilket gör att spermatogenesen sker vid en temperatur på 41°C, till skillnad från däggdjuren där temperaturen är betydligt lägre eftersom testiklarna hos de flesta arter ligger i pungen, utanför bukhålan (Etches, 1996a). Testiklarna har två viktiga huvudfunktioner: produktion av spermier och utsöndring av det hanliga könshormonet testosteron. Testikeln består till stor del av vindlande gångar som kallas sädeskanaler. Då spermatogonier växer och delar sig formas de till större celler som kallas för primära spermatocyter, för att sedan gå in i en process där de vidareutvecklas till sekundära spermatocyter. I det senare stadiet bildas därefter spermier som slutligen bli spermier (spermatozoer) (Etches, 1996a), se figur 3.

Mellan spermatogonierna finns Sertolicellerna som är somatiska celler som är viktiga för spermatogenes och testikelutveckling. Sertolicellerna underlättar utvecklingen av köns-celler till färdigutvecklade spermatozoer genom att kontrollera miljön i sädeskanalerna. Kritiska faktorer som påverkar köns-cellernas utveckling kan vara i form av fysisk support, tillväxtfaktorer eller tillförsel av näring till köns-cellerna (Griswold, 1998). Sertolicellerna ansvarar även för produktion av vätskan som spermatozoerna transporteras i (Kirby et al., 2000).

Bitestiklar och sädesledare

Tuppens bitestiklar är små i relation till testiklarna, se figur 3. Spermiernas transport genom bitestikeln till kloaken via sädesledaren (ductus deferens) tar ca 72 timmar (Etches, 1996a). Epitelcellerna i tuppens bitestikel har en viktig funktion då de kan tillverka proteiner, exempelvis albumin, som sedan utsöndras till sädesvätskan (Hess & Thurston, 1977). Tuppens bitestiklar övergår i respektive sädesledare som sträcker sig från bitestikeln ut till kloaken (Tingari & Lake, 1972). Tuppens bitestiklar (se figur 3) har inte samma lagringsfunktion som däggdjurens men de är av betydelse för spermiernas simförmåga. Hos tupp och även andra fjäderfä sker lagringen av spermier i sädesledaren och det är i bitestiklarna som spermier får sin simförmåga. Volymen som kan lagras är förhållandevis liten och lagringen är endast kortvarig. Sädesledaren är inte bara viktig för tuppens förmåga att lagra spermatozoer utan även för transport av sperma till kloaken med hjälp av cilieförsedda epitelceller (Tingari, 1971).

Tuppens spermier

Tuppens spermier (spermatozoer) är cylinderformade, långa och i slutet av varje ände smalnar de av. Spermien är ungefär $0,5\mu\text{m}$ bred, ca $100\mu\text{m}$ lång och har en volym på ca $10\mu\text{m}^3$. Det finns ett samband mellan antalet Sertoliceller och testiklarnas storlek. Detta avgör därmed även hur mycket spermier som dagligen kan produceras. Spermierna har precis som hos andra djur ett huvud, med en akrosom, ett mittstycke och en svans som är av betydelse för spermiers motilitet (Etches, 1996a). Som tidigare nämnts sker befruktningsprocessen i infundibulum och då den första spermiers akrosom kommer i kontakt med oocyten inre membran sker omedelbart en kemisk reaktion, vilket innebär att akrosomens yttre membran och omslutande plasmamembran slås samman. Detta leder till att toppen på akrosomen öppnas, så att akrosomens innehåll kan tömmas vilket medför att oocyten inre lager löses upp. Därefter kan spermien passera genom membranet för befruktning (Okamura & Nishiyama, 1978).

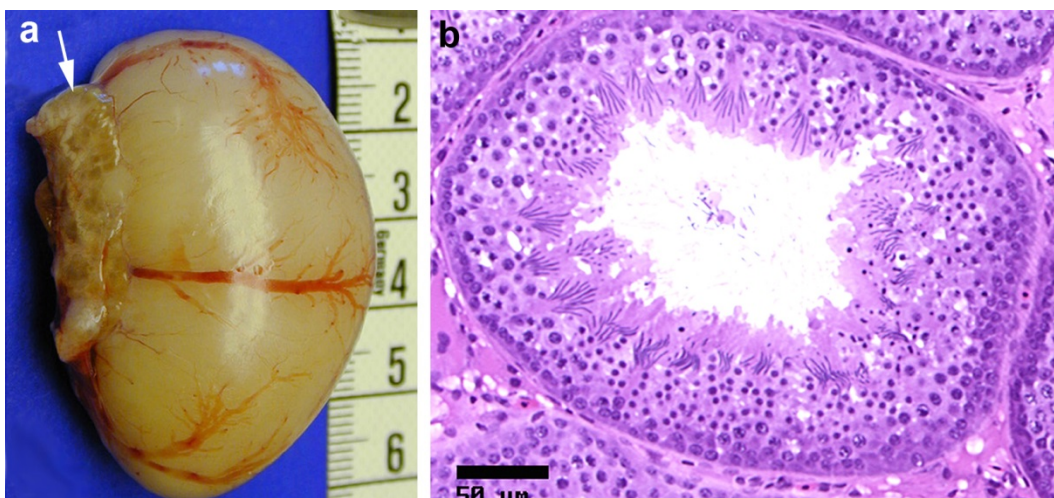


Fig. 3. Den första bilden (a) är en anatomisk bild på en tupptestikel. Här går det att urskilja hur liten bitestikeln (pil) är i relation till hela testikeln. Den andra bilden (b) visar ett tvärsnitt av en sädeskanal. Här syns de utvecklade spermier med svansarna mot lumen. Foto: Lena Holm

Endokrin styrning

Hormonell reglering hos tupp

I den interstitiella vävnaden mellan sädeskanalerna sker produktionen av testosteron, närmare bestämt i Leydigcellerna. Testosteron har en avgörande roll för tuppens reproduktionsbeteende, vokalisering, fjädrarnas form och färg, men även kammens och haklappens utveckling. Då tuppen når könsmognad stimuleras testosteronproduktionen av blodets koncentration av luteiniserande hormon (LH) som regleras genom en negativ ”feedback loop”. Vid en ökad koncentration av testosteron inhiberas produktionen av gonadotropinfrisättande hormon (GnRH) vilket i sin tur minskar produktionen av LH i adenohipofysen. När koncentrationen av LH sjunker, kommer även utsöndringen av androgener att minska (Etches, 1996a). Regleringen av spermatogenesens kapacitet sker med hjälp av follikelstimulerande hormon (FSH) och testosteronets inverkan på Sertolicellerna (Griswold, 1998).

Reglering av äggcykeln

Hönans ovulation initieras av en LH-topp som stimuleras av progesteron, vilket skiljer sig från däggdjuren då deras LH-produktion stimuleras av östrogen (Sjaastad et al., 2010). Flera olika hormoner har visat sig ha en stor betydelse för hönans reproduktion. Ungefär tre veckor före hönans första ovulation ökar koncentrationen av LH och östrogen. LH utsöndras från adenohipofysen och stimulerar i sin tur produktionen av androgener och östrogen. Östrogen produceras av thecaceller från de mindre preovulatoriska folliklarna och har flera uppgifter. Bland annat ansvarar östrogenerna för att stimulera såväl äggledarens utveckling och tillväxt som produktion av ägguleproteiner (Stormy et al., 1996). Follikelstimulerande hormon (FSH) påverkar mognaden av granulosa-cellerna i små folliklar och därmed även progesteron (Scanes, 2000).

Då hönan närmar sig en vecka före första ovulation ökar koncentrationen av progesteron. Produktionen av progesteron stimuleras av LH och sker i de största folliklarnas granulosa-celler. Östrogen har även visats vara nödvändig för att initiera produktionen av progesteron i granulosa-cellerna. Ökningen av progesteron stimuleras även indirekt av LH-releasing hormone (LHRH/GnRH). När koncentrationen av progesteron ökar framkallar detta i sin tur även en ökning av LH-utsöndringen (LH-topp) men den enzymatiska förändringen som leder till att follikelns vägg bryts ner och hönan ovulerar sker då nivån av progesteron är hög och LH är låg, ca 6 timmar efter LH-toppen (Stormy et al., 1996).

Ljusets påverkan

I kommersiella besättningar begränsas värptiden till 15 månader för att motverka dålig skalkkvalité och för stora ägg eftersom detta leder till sämre ekonomi i produktionen. För att få bästa möjliga avkastning ökas gradvis antalet ljusstimmar per dygn från ca 16 veckor tills hönsen är ca 20 veckor gamla, då de får 12-18 timmar ljus. För detta används ett s.k. ljusprogram (Strandberg et al., 2005). Hur ljuset tas emot fysiologiskt skiljer sig mellan fåglar och däggdjur. Vanligtvis mottar däggdjur ljus via ögat men hos fåglar kan ljus registreras via

extra näthinnereceptorer i hjärnan och därmed påverka reproduktionsfunktionerna. Beroende på ljusets våglängd och intensitet kan ljuset penetrera både kraniet, skinn och fjädrar för att nå hjärnan. Dessa centralnervösa receptorer hos hönor kan påverkas av både artificiellt och naturligt ljus (Wineland, 2002).

Hormonet melatonin utsöndras från tallkottkörteln hos de flesta vertebrater som hittills studerats. Melatoninets roll är relaterat till om miljön djuret vistas i är mörk eller ljus och koncentrationen är alltid högre under natt jämfört med dagtid (Tamarkin et al., 1985). Melatonin fungerar som en antioxidant genom att reducera fria radikaler och på så vis hålla cellerna friska och därmed förbättra immunförsvaret. Ljusprogram är därför ett bra hjälpmedel för att stimulera hönorna till äggläggning men även för att underlätta deras återhämtning (Wineland, 2002). Det finns flera olika reproduktionsegenskaper som påverkas av ljus/ mörker- cykeln, exempelvis när könsmognad infaller och total äggproduktion (Sharp, 1993), men även hur mönstret ser ut för äggläggningsscykeln (Wilson & Cunningham, 1984).

En primär faktor som påverkar hönans sexuella beteende relaterat till årstid är dagslängden och förändringar av dagslängden, den s.k. cirkadianska regleringen. Om dagslängden är lång så kommer detta att öka LH-halten i blodet och då halten överskridit en viss nivå (den kritiska nivån) stimuleras hönan till att börja lägga ägg. Denna kritiska nivå skiljer sig dock mellan arter. Slutligen uppnår hönan den mättade dagslängden, d.v.s. även om dagslängden ökar så kommer det inte att ske någon ökning av LH i blodet. Om dagslängden däremot skulle minska leder detta till att nivån av LH sjunker och hönans produktion av ägg minskar eller upphör. För att dagslängden ska kunna påverka hönans äggläggning krävs det att dagslängden är kortare än den mättade dagslängden och längre än den kritiska dagslängden. För fåglar är den mättade dagslängden 14 timmar och den kritiska dagslängden 10 timmar (Rose, 1997).

Det har visat sig att skymning är en viktigare startsignal för hur äggläggningsscykeln ställs in jämfört med gryning (Bhatti & Morris, 1978). Däremot har skymning och gryning lika stor betydelse för utvecklingen av könsmognad, eftersom båda ger fågeln information om förändringar av dagslängd (Follett & Pearce-Kelly, 1991).

Diskussion

En av de mest uppenbara skillnaderna mellan däggdjurens och fåglarnas reproduktion är att hos fåglar sker den största delen av embryonalutvecklingen utanför hönans kropp, i ägget. Detta gör att hönan är i stort behov av en väl fungerande äggläddare som kan tillföra ägget de komponenter som embryot behöver samt rätt mängd kalcium i fodret för att kunna uppnå en bra skalkvalité som skyddar det växande embryot (McDonald et al., 1995). Däggdjuren har däremot ett större behov av en livmoder som kan skydda embryot och bistå med en god miljö och därmed är däggdjurens kalciumbehov inte jämförbart med fåglarnas även om både fostrens skelettutveckling och mjölkproduktionen innebär behov av kalcium.

Hos fåglar är det bara den vänstra äggläddaren och äggstocken som utvecklas vilket är en skillnad jämfört med däggdjuren där båda utvecklas. Om hönans vänstra äggstock opereras bort eller upphör att fungera kan detta antingen leda till att den högra gonaden utvecklas till

en ovotestis eller till en ny äggstock (Greenwood & Blyth, 1938). Vilket av dessa resultat det blir beror säkert på flera orsaker, till exempel hönans ålder, vilken fågelart samt miljö som fågeln vistas i. Hos vilda fåglar, som inte styrs av ett ljusprogram, tillbakabildas dessutom både äggstock och äggledare när de börjar ruva (Walsberg, 1983). Den troligaste förklaringen till detta är att det blir för tungt att flyga med två äggledare och äggstockar. Då skulle flygförmågan påverkas negativt eftersom den äggstock och äggledare som är utvecklad redan utgör upp till 15 procent av fågelns totala kroppsvikt.

En höna som inte vistas i en miljö med ljusprogram har en lägre total äggproduktion. Detta beror på att ljuset påverkar fågelns ålder då könsmognad infaller (Sharp, 1993), och att ljuset även stimulerar LH-utsöndringen som därmed stimulerar hönan till att lägga ägg (Rose, 1997). En annan faktor som visat sig vara avgörande för den totala äggproduktionen är melatoninutsöndringen (Wineland, 2002). Ett tydligt samband mellan hur melatoninutsöndringen påverkar äggläggningen har däremot varit svårt att finna information om och fler studier behöver göras för att utreda detta samband.

Andra unika skillnader mellan fåglar och däggdjur är relativt lång spermielagring hos honor i UVJ (Fuji & Tamura, 1963) och att endast kortvarig spermielagringen sker i tuppens sädesledare (Tingari, 1971). Dessa lagringsfunktioner borde ha flera betydande fördelar. Till exempel behöver inte hönan ha träffat en tupp samma dag som hennes ägg blir befruktat, utan hon kan spara spermier och lägga befruktade ägg i upp till 2 veckor efter att hon blivit betäckt. Detta är inte möjligt hos däggdjur i någon större utsträckning. Antagligen kommer spermernas kvalitet att påverkas av tiden de lagrats i hönan vilket tidigare studier tyder på.

Till däggdjurens sekundära könskörtlar räknas ampullan, sädesblåsan, bulbourethralkörtlarna och prostatan. Hos däggdjuren har dessa könskörtlar flera viktiga funktioner, bl.a. ser de till att miljön spermier vistas i är optimal exempelvis genom att förse spermier med näring och metabola substanser och de har även en viktig roll vid befruktningen (Fujihara, 1992). Dessa accessoriska könskörtlar hos däggdjur har ingen motsvarighet hos fåglarna (Etches, 1996a). Det är förmodligen därför tuppen inte kan producera lika stor volym per ejakulat som många däggdjur. Vad det gäller tuppens reproduktion har även andra skillnader jämfört med däggdjuren påtalats i litteraturstudien. Till exempel sker spermatogenesisen i en betydligt högre temperatur hos fåglar (Etches, 1996a) samt att tuppens bitestiklar har andra funktioner och är betydligt mindre i relation till hela testikeln än hos däggdjur. Däremot verkar inte själva spermatogenesisen skilja sig nämnvärt mellan fåglar och däggdjur.

Slutsats

Slutsatsen av denna litteraturstudie är att fåglarnas reproduktionsorgan utvecklas annorlunda jämfört med däggdjuren framförallt vad det gäller fåglarnas äggstockar och äggledare där endast det vänstra paret utvecklas helt. Reproduktionsorganen ser även annorlunda ut i jämförelse med däggdjurens, till exempel är tuppens bitestikel mycket mindre i förhållande till hela testikeln. Hos honor är det framförallt äggledarens form med de distinkta regionerna samt äggstocken med de stora äggulorna som skiljer sig från däggdjurens könsorgan och att äggledaren måste förse ägget med både näring och skal för att en kyckling ska kunna

utvecklas utanför hönans kropp. Reproduktionsorganen hos tupp har inte heller samma funktioner som hos hanliga däggdjur i alla avseenden, till exempel har tuppens bitestiklar inte samma lagringsfunktioner som däggdjurens bitestiklar har. En annan viktig slutsats är att dagslängden samt ljusstyrkan som värphönsen utsätts för påverkar hönans äggläggningsmönster och mängden ägg hon kan producera.

Referenser

- Bhatti, B.M. & Morris, T.R. (1978). Relative importance of sunrise and sunset for entrainment of oviposition in fowl. *British Poultry Science*, 19(3), 365-371.
- Brasch, A. & Nilsson, C. (2008). Sveriges omställning till alternativa inhysningssystem för värphöns – en tillbakablick. *SJV Rapport*, 2008:33.
- Cain, J.R. & Wilson, W.O. (1974). Influence of specific environmental parameters on circadian rhythms of chicken. *Poultry Science*, 53(4), 1438-1447.
- Clulow, J. & Jones, R.C. (1982). Production, transport, maturation, storage and survival of spermatozoa in the male Japanese quail, coturnix- coturnix. *Journal of Reproduction and Fertility*, 64(2), 259-266.
- Davis, A.J., Brooks, C.F. & Johnson, P.A. (2001). Activin A and gonadotropin regulation of follicle-stimulating hormone and luteinizing hormone receptor messenger RNA in avian granulosa cells. *Biology of Reproduction*, 65(5), 1352-1358.
- Dunn, I.C., Bain, M.M., Crossan, C.L. & Waddington, D. (2007). Generation of novel hypothesis on the control of shell gland function from micro-array experiments; implications for shell quality. *World Poultry Science Association, 18th European Symposium on the quality of poultry meat and 12th European Symposium on the quality of eggs and egg products of WPSA, Prague, Czech Republic, 2-5 September, 2007*, unpaginated.
- Etches, R.J. (1996a). *Reproduction in poultry*. Cambridge: CAB International, ss. 208- 223.
- Etches, R.J. (1996b). *Reproduction in poultry*. Cambridge: CAB International, ss. 170- 176.
- Follett, B.K. & Pearcekelly, A.S. (1991). Photoperiodic induction in quail as a function of the period of the light dark cycle - Implications for models of time measurement. *Journal of Biological Rhythms*, 6(4), 331-341.
- Fujihara, N. (1992). Accessory reproductive fluids and organs in male domestic birds. *Worlds Poultry Science Journal*, 48(1), 39-56.
- Fuji, S. & Tamura, T. (1963). Location of sperms in the oviduct of the domestic fowl with special reference to storage of sperms in the vaginal gland. *Journal of the Faculty of Fisheries and Animal Husbandry Hiroshima University*, 5, 145-163.
- Greenwood, A.W. & Blyth, J.S.S. (1938). Sex dimorphism in the plumage of the domestic fowl. *Journal of Genetics*, 36, 53-72.
- Griswold, M.D. (1998). The central role of Sertoli cells in spermatogenesis. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 9(4), 411-416.
- Gumulka, M. & Kapkowska, E. (1996). Oviposition rhythm in broiler breeders. *Roczniki Naukowe Zootechniki*. 24, 99–110.
- Heiblum R., Avital-Cohen N., Argov-Argamana N., Rosenstrauchb A., Chaisehac Y., Mobarkeya N. & Rozenboima I. (2013). Age-related changes in gonadal and serotonergic axes of broiler breeder roosters. *Domestic Animal Endocrinology*, 44, 145–150.
- Hermansson, A. (2012). *Välbesökt på Svenska Äggs fortbildningsdag i Norsholm*. Fjäderfä, 4, 8-10.
- Hess, R.A. & Thurston, R.J. (1977). Ultrastructure of epithelial- cells in epididymal region of turkey (meleagris-gallopavo). *Journal of Anatomy*, 124, 765-778.

- Johnson, P.A. (2012). Follicle selection in the avian ovary. *Reproduction in Domestic Animals*, 47, 283-287.
- Kirby, J.D., Froman, D.P. & Whittow, G.C. (2000). Reproduction in male birds. In: Whittow, G.C. (Ed.), *Sturkie's avian physiology*. San Diego: Academic Press, ss 597-615.
- McDonald, P., Edwards, R.A., Greenhalgh, J.F.D. & Morgan, C.A. (1995). *Animal nutrition*, 7th ed. Harlow: Pearson Education Limited, ss 394.
- Mohammadpour, A.A. & Keshtmandi, M. (2008). Histomorphometrical study of infundibulum and magnum in turkey and pigeon. *World Journal of Zoology*, 3(2), 47-50.
- Okamura, F. & Nishiyama, H. (1978). Passage of spermatozoa through vitelline membrane in the domestic fowl, *Gallus gallus*. *Cell and Tissue Research*, 188(3), 497-508.
- Rodriguez-Navarro, A., Kalin, O., Nys, Y. & Garcia-Ruiz, J.M. (2002). Influence of the microstructure on the shell strength of eggs laid by hens of different ages. *British Poultry Science*, 43(3), 395-403.
- Rose, S.P. (1997). Principles of poultry science. *Wallingford: CAB International*.
- Sauveur, B. & Mongin, P. (1978). Studies on avian shell gland during egg formation- effect of acetazolamide on transfer of ions to albumin. *British Poultry Science*, 19(4), 511-520.
- Scanes, C. G. (2000). Introduction to endocrinology: Pituitary gland. In: Whittow, G.C. (Ed.), *Sturkie's avian physiology*. New York & London; Academic Press, ss. 437-452.
- Sharp, P.J. (1993). Photoperiodic control of reproduction in the domestic hen. *Poultry Science*, 72(5), 897-905.
- Sjaastad, O.V., Sand, O. & Hove, K. (2010). *Physiology of domestic animals*, 2nd ed. Oslo: Scandinavian Veterinary Press, s. 733.
- SJV (2012) Jordbruksstatistisk årsbok 2012 med data om livsmedel. Tillgängligt: <http://www.jordbruksverket.se/omjordbruksverket/statistik/jordbruksstatistiskarsbok/jordbruksstatistiskarsbok2012>. ss 105, 261.
- SJV (2005) Äggproduktion i ekologiskt lantbruk, ISSN 1102-8025 JO05:21, Jordbruksinformation, 21, ss 23.
- SVA (2014) Tamhöns. <http://www.sva.se/sv/Djurhalsa1/Fjaderfa/Artfakta-om-fjaderfa/Tamhons/> [2014-03-15].
- Strandberg L., Jansson D. S. & Nilsson J. (2005) *Naturbrukets husdjur*. Sundbyberg: Alfa print, s.223
- Stormy Hudelson, K. & Hudelson, P. (1996). A brief review of the female avian reproductive cycle with special emphasis on the role of prostaglandins and clinical applications. *Journal of Avian Medicine and Surgery*, 10(2), 67-74.
- Surface, F.M. (1912). The histology of the oviduct of the domestic hen. *Bulletin - Maine Agricultural Experiment Station*, ss. 395- 430.
- Svenska ägg (2014) Ägg och näring. <http://www.svenskaagg.se/?p=19807&m=3518> [2014-03-10].
- Tamarkin, L., Baird, C.J. & Almeida, O.F.X. (1985). Melatonin - A coordinating signal for mammalian reproduction. *Science*, 227(4688), 714-720.
- Taylor, T.G. (1970). How an eggshell is made. *Scientific American*, 222(3), 88-95.
- Tingari, M.D. (1971). Structure of epididymal region and ductus deferens of domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Journal of Anatomy* 109, 423-435.
- Tingari, M.D. & Lake, P.E. (1972). Ultrastructural evidence for resorption of spermatozoa and testicular fluid in the excurrent ducts of the testis of the domestic fowl, *Gallus domesticus*. *Journal of Reproduction and Fertility*, 31(3), 373-381.
- Walsberg, G.E. (1983). Avian ecological energetics (Vol 7). In: Farner D.S, King J.R, Parkes K.C. (Eds.), *Avian biology*. New York & London: Academic Press.
- Wang, X., Ford, B.C., Praul, C.A. & Leach, R.M. (2002). Collagen X expression in oviduct tissue during the different stages of the egg laying cycle. *Poultry Science*, 81(6), 805-808.

- Weil, S., Rozenboim, I., Degen, A.A., Dawson, A., Friedlander, M. & Rosenstrauch, A. (1999). Fertility decline in aging roosters is related to increased testicular and plasma levels of estradiol. *General and Comparative Endocrinology*, 115(1), 23-28.
- Wilson, S.C. & Cunningham, F.J. (1984). Endocrine control of the ovulation cycle. *Reproductive biology. Proceedings of the 17th Poultry Science Symposium, 1982*, ss. 29-49.
- Wineland, M.J. (2002). Fundamentals of managing light for poultry. *Commercial chicken meat and egg production* (Ed.5) Department of Poultry Science, North Carolina State University, USA: Kluwer Academic Publishers, ss. 129-148..
- Yu, J.Y.L. & Marquard. R.R. (1973). Development, cellular growth, and function of avian oviduct - studies on magnum during a reproductive cycle of domestic fowl (*Gallus domesticus*). *Biology of Reproduction*, 8(3), 283-298.