

Derleme/ Review

## Kanatlılarda Maternal Antioksidanların Embriyo Gelişimi İçin Önemi

Elif BABACANOĞLU<sup>1\*</sup>, Hülya ÖZKUL ÖZELÇAM<sup>2</sup>

<sup>1</sup>Yüzüncü Yıl Üniversitesi Ziraat Fakültesi, Zeve Kampüsü 65080, Van

<sup>2</sup>Ege Üniversitesi Ziraat Fakültesi, 35100 Bornova- İzmir

\*Corresponding author: elifbabacanoglu@yyu.edu.tr

**Özet:** Kanatlılarda maternal (dişi ebeveyn) etkilerin kaynağı yumurta sarısı olup, sarı gelişimi boyunca antioksidanlar yumurtlayan dişi ebeveynin plazmasından sarıya aktarılır. Bu nedenle, dişi ebeveynin antioksidan sistemi, yumurta sarısının antioksidan düzeyini etkiler. Kanatlılarda antioksidanlar organizmada sentezlenmediğinden yem aracılığı ile vücuda alınırlar. Nitekim, dişi ebeveynin tükettiği yem ve yem komponentleri, sarı antioksidan düzeyini ve embriyo dokularındaki antioksidan/pro-oksitan dengeyi etkilemektedir. Sarıdaki maternal kökenli antioksidanlar yağda çözünen (vit-A, vit-E ve karotenoidler) ile sarının protein granüllerinde oluşan fosvitindir. Maternal antioksidanlar, oksidatif stresin önlenmesi ve embriyo gelişimi üzerinde temel role sahiptirler. Yumurta sarısı, embriyonun normal gelişimini sağlamak ve enerji ihtiyacını karşılamak için yüksek düzeyde yağ ve doymamış yağ asitleri (PUFA) içerir. Sarıdaki yüksek yağ ve PUFA düzeyleri lipid peroksidasyona (LPO) yol açarak embriyo dokularına zarar verebilir. Dolayısıyla, embriyoyu LPO'dan korumak için, embriyo dokularında etkili antioksidanların bulunması gerekir. Embriyo gelişiminin 19. gününde embriyo dokularında PUFA, LPO ve oksijen kullanımı arttığından, dokularda doğal antioksidan depoları embriyoyu korumak için yeterli düzeyde olmayıp, bu dönem embriyo için risklidir. Çıkışta civcivin immun sistemi fonksiyonel olmadığından, maternal antioksidanlar immun sistem etkinliği üzerindeki serbest radikallerin zararlı etkilerini azaltma açısından da oldukça önemlidir. Ayrıca, maternal antioksidanlar çıkıştan sonra civcivi reaktif oksijen türlerine (ROS) karşı korur. Bu derlemenin amacı, kanatlılarda yumurta sarısındaki maternal antioksidanlar ile bunların embriyo gelişimi açısından önemini irdelemektir.

**Anahtar kelimeler:** Embriyo gelişimi, Maternal etki, Sarıdaki antioksidanlar

### The Importance of Maternal Antioxidants for Embryo Development in Birds

**Abstract:** Egg yolk is source of maternal effect in birds, and antioxidants are transferred to egg yolk from maternal plasma during yolk development. In fact, maternal antioxidant system affects antioxidant level of the egg yolk. Antioxidants, are not synthesized in the organism in birds, are taken into the body through feed. Therefore, maternal's consumed feed and feed components influence the yolk antioxidant level and antioxidant/pro-oxidant balance in the embryo tissue. Maternal antioxidants in yolk are lipid-soluble antioxidants (vit-A, vit-E and carotenoids) and phosvitin which is in the protein granules of yolk. Maternal antioxidants have the main role on embryo development and prevention of oxidative stress. Egg yolk contains high level of fat and polyunsaturated fatty acids (PUFA) to provide energy and normal development of the embryo. Lipid peroxidation (LPO) via this high level of fat and PUFA can lead to damage in embryo tissues. For that reason, embryo tissues need to contain effective antioxidants which protect to embryo against LPO. Natural antioxidant resources in embryo tissues are not sufficient to protect the embryo which is under risk due to the increase LPO and PUFA and use of oxygen in embryo tissues on the day 19<sup>th</sup> of embryo development. Maternal antioxidants are also important in reducing the harmful effects of free radicals on the efficiency of the immune system, because newly hatched chick's immune system is not functional. In addition, maternal antioxidants protect newly hatched chick against reactive oxygen species (ROS). The purpose of this review was to evaluate the importance of maternal antioxidants in egg yolk during embryo development.

**Key words:** Embryo development, Maternal effect, Yolk antioxidants

## Giriş

Genetik etkilerin yanı sıra, ebeveynin fenotipi ve içinde bulunduğu çevre koşulları yavrunun fenotipini etkiler (Schwabl 1993; Blount ve ark. 2002; Grindstaff ve ark. 2003; Müller 2004; Rubolini ve ark. 2011). Genetik olmayan bu etkiler, her iki ebeveynden de kaynaklanmasına rağmen, “maternal etkiler” olarak tanımlanır (Nager ve ark. 2006). Kanatlılarda maternal etkilerin kaynağı yumurta sarısı olup, yumurta sarısı gelişirken dişinin (maternal) plazması ile ilişki içindedir (Schwabl 1993; Adkins-Regan ve ark. 1995; Hayward ve Wingfield 2004). Kanatlılarda ovulasyon öncesi dönemde, antioksidanlar yumurtlayan dişi ebeveynin plazmasından yumurta sarısına aktarılır (Müller 2004; Rubolini ve ark. 2006) ve yumurta sarısı yağda çözünen antioksidanların tamamını içerir (Surai 2000). Yumurtlayan dişi ebeveynin içinde bulunduğu çevre koşulları (Verboven ve ark. 2005) ve vücut şartları yumurta sarısı içerisinde antioksidan birikimini etkiler (Grootuis ve ark. 2006, Navara ve ark. 2006; Willimson ve ark. 2006). Bu nedenle, dişi damızlığın antioksidan sistemi yumurta sarısının antioksidan düzeyini belirler (McGraw ve ark. 2005; Remes ve ark. 2007; Tanvez ve ark. 2009).

Kanatlılarda antioksidanlar organizmada sentezlenmediğinden yem aracılığı ile vücuda alınırlar (Brush 1990). Nitekim, yumurtlayan dişi ebeveynin tükettiği yem ve yem bileşenleri, sarı antioksidan düzeyini (Surai ve Speake 1998; Blount ve ark. 2002; Biard ve ark. 2007) ve embriyo dokularındaki antioksidan/pro-oksidan dengesini etkilemektedir (Surai 2002). Antioksidanlarca zengin yem kaynakları serbest radikallere karşı hücreleri korumada, antioksidan savunma mekanizmasını dengede tutmada ve oksidatif zararları engellemede etkili olmaktadır (Percival 1998; Surai 2002). Kanatlılarda yeme ilave edilen doğal antioksidanlar vitamin C, vitamin E,  $\beta$ -karoten, likopen, lutein, diğer karotenoidler, polifenoller, flavonoidler, flavonlar ve flavonoller olup (Fang ve ark. 2002; Surai 2002; Surai ve ark. 2003), maternal antioksidanlara ait etkiyi saptamak için yem aracılığı ile yapılan uygulamalar sonucunda, sarıdaki antioksidan düzeylerinin arttığı bildirilmektedir (Surai ve Speake 1998; Surai 1999; Surai 2000; Blount ve ark. 2002; Royle ve ark. 2003; McGraw ve ark. 2005; Rubolini ve ark. 2006; Biard ve ark. 2007; Remes ve ark. 2007; Tanvez ve ark. 2009). Bu çalışmanın amacı, yumurta sarısındaki maternal antioksidanların embriyo gelişimi açısından önemini ortaya koymaktır.

## Antioksidanlar ve oksidatif stres

Oksidatif stres biyolojik sistemde serbest radikallerin oksijen tarafından aktif hale gelmesi sonucunda nükleik asit, amino asit, protein ve lipidler üzerinde oluşan hasarlardır (Surai 2002; Surai 2010). Serbest radikaller organizmada sağlıklı hücrelerin yapı ve fonksiyonlarını etkisiz hale getiren moleküllerdir. Canlı organizma hücrelerinde devamlı üretilen serbest radikallere karşı antioksidanların savunması ‘antioksidan sistem’ olarak tanımlanır. Antioksidan sistem, vücuttaki antioksidan korumanın maksimum etkinliğini sağlamak için hücrenin çeşitli kısımlarına yerleşmiş ve bu sistemde her birinin özel görevi olan farklı bileşiklerden oluşur (Surai 2002).

Antioksidanlar, serbest radikallerin hücrelere saldırısını engelleyen ve onları stabil hale getiren, optimum ve sağlıklı hücrelerin devamlılığı için gerekli bileşiklerdir (Percival 1998; Surai 2010). Bunların hayvan vücudunda sentezlenemeyen ve doğal antioksidanlar olarak bilinenleri; yağda çözünen (vitamin A, vitamin E, karotenoidler, v.d.), suda çözünen (vitamin C-askorbik asit, glutatyon, taurin, ürik asit, v.d.) ve vücudun ilk savunmasını yapan enzim kökenli antioksidanlar glutatyon peroksidaz (GSH-Px), katalaz (CAT) ve superoksid dismutaz (SOD) v.b.’dir (Surai 2002). Antioksidanların savunma mekanizmaları besin maddelerinin düzeyi ile ilişkilidir. Örneğin; yemde protein ve selenyum eksikliği, demir ve vitamin C fazlalığı biyolojik moleküllerin oksidasyonunu ve hücre hasarlarını artırır (Fang ve ark. 2002).

Kanatlılarda yumurta toplama sıklığı, yumurtlama ve depolama arasında geçen süre, depolama koşulları, kuluçkada sıcaklık, nem ve karbondioksit düzeyi, embriyonun kabuk zarını deldiği embriyonik yaş, çıkış zamanı ve kuluçkadan çıkan civcivlerin makinada bekleme süresi gibi faktörler oksidatif stres faktörleridir (Surai 2002; Surai ve ark. 2006). Bu faktörlerin etkisinin azaltılması ve çıkış sonrası ilk gelişme döneminde antioksidan/pro-oksidan dengenin sağlanması için sarıdaki antioksidanlar büyük önem taşımaktadır (Surai 1999).

### **Yumurta sarısındaki antioksidanlar**

Sarıdaki antioksidanlar yağda çözünen (vitamin A, vitamin E ve karotenoidler) (Hörak ve ark. 2002; Biard ve ark. 2009) ve sarının protein granüllerinde oluşan fosvitindir (Fronning 1998; Anton ve ark. 2007; Samaraweera ve ark. 2011). Maternal kökenli antioksidanlar içerisinde karotenoidler, vitamin A ve vitamin E' ye göre embriyo gelişimi üzerinde daha etkilidir (Biard ve ark. 2009). Örneğin, yumurtlayan dişi ebeveynin vücut yağ düzeyi sarı karotenoidleri üzerinde önemli bir etkiye sahipken,  $\alpha$ -tokoferol üzerinde böyle bir etkiye sahip değildir. Bunun nedeni,  $\alpha$ -tokoferolün tamamı yumurtlayan dişi ebeveynin karaciğerinde depolanırken, karotenoidler yumurtlayan dişi ebeveynin vücut yağı ve derisi gibi farklı dokularda depolanmaktadır (Williamson ve ark. 2006).

### **Karotenoidler**

Lipofilik antioksidanların bir sınıfı olan karotenoidler (Blount ve ark. 2000) doğada en fazla pigmente (600 den fazla) sahip (Surai 2010), aktif biyolojik pigmentlerdir. Karotenoidler yapılarına göre ksantofiller ve karotenler olmak üzere iki sınıfa ayrılır. Ksantofiller lütein, zeaksantin,  $\beta$ -kriptoksantin, kantaksantin ve astaksantinden; karotenler  $\beta$ -karoten,  $\alpha$ -karoten ve likopenen oluşur. Yumurta sarısında lütein 57.56, zeaksantin 1.76 ve  $\beta$ -karoten 1.40  $\mu$ g düzeyindedir (Remes ve ark. 2011). Yumurtlama boyunca dişinin plazma karotenoid düzeyinin azalması ve yumurta sarısı içindeki karotenoid düzeyin artması (Blount ve ark. 2002), sarıda depolanmak için diğer maternal antioksidanlara göre karotenoidlerin seçildiğini göstermektedir. Bu nedenle, sarıdaki karotenoidler embriyonun gelişimi ve fenotipi üzerinde önemli etkilere sahiptirler (Surai ve Speake 1998; Blount ve ark. 2002; Biard ve ark. 2007). Nitekim, karotenoidler tüy rengi ve eşeysele farklılıkların belirlenmesi, hücre sinyal ajanları, immün uyarıcı ve vitamin A'nın öncü maddesi gibi fonksiyonlara sahiptirler (Blount ve ark. 2004).

Yumurtlayan dişi ebeveyn karotenoid düzeyi yüksek yem tükettiğinde, civcivlerde oksidatif stresin baskılandığı, antioksidan ve immün sistem etkinliğinin (Berthouly ve ark. 2007) ve gelişme hızının (Berthouly ve ark. 2008) arttığı, civcivin karaciğer ve sarı kese zarında lipid peroksidasyonuna (LPO) hassasiyetin azaldığı (Surai ve ark. 1999) bildirilmektedir. Karotenoidler yüksek oksijen basıncı koşullarında antioksidan özelliklerini kaybedebilirler. Bu durumda biyolojik sistemde pro-oksidant olarak görev yaparlar (Young ve Lowe 2001).

### **Vitamin E**

Vitamin E yapısında 4 tokoferol ve 4 tokotrienol olmak üzere 8 bileşik bulundurulur (Surai 2010). Yumurta sarısında bulunan diğer maternal antioksidanlara göre  $\alpha$ -tokoferol daha fazla antioksidan özellik taşır (Surai ve ark. 1998a; Halliwell ve Gutteridge 1999). Yumurtlayan dişi ebeveynin yemine vitamin E ilavesinin sarı ve embriyo dokularında vitamin E düzeyindeki artışa bağlı olarak karaciğerde LPO ya direnci (Surai ve ark. 1996; 1999) ve yeni çıkış yapmış civcivin karaciğerindeki glutatyon düzeyini arttırdığı bildirilmektedir (Surai 2000). Yumurtlayan dişi ebeveynin yemine 120-160 mg gibi yüksek düzeylerde vitamin E ilavesinin civcivlerin antioksidan kapasitesini geliştirdiği ve oksidatif stresi baskıladığı (Lin ve ark. 2005) ve yüksek sıcaklıktan dolayı yumurta üretimindeki kayıpları engellediği bildirilmektedir (Bollengier- Lee ve ark. 1998; 1999). Surai (2001) farklı kanatlı türleri için yumurta sarısındaki vitamin E düzeyini 90.2 ile 302.3  $\mu$ g, Remes ve ark. (2011) ise yumurta sarısının ortalama vitamin E düzeyini 216.4  $\mu$ g olarak bildirmişlerdir. Tavuk embriyosunun 14. 19 ve 20 günlük yaşlarında sarı keseye ait vitamin E içeriği sırasıyla 162.1, 211.5 ve 223.4  $\mu$ g ve çıkış yapan civcivin beyin dokusuna karşılık karaciğer dokusundaki vitamin E düzeyinin 58 kat daha yüksek olduğu bildirilmektedir (Gaal ve ark. 1995).

### **Vitamin A**

Tavuk embriyosunun 21 günlük gelişimi boyunca ihtiyaç duyduğu vitamin A 68 nmol, çıkıştan sonra 7 günlük civcivin gelişmesi için ihtiyaç duyduğu vitamin A miktarı ise 108 nmol olup, yumurta sarısı toplam 253 nmol vitamin A içerir (Joshi ve ark. 1973). Bu düzey, embriyonun talep ettiği vitamin A'nın tamamının sarıdan karşılandığını göstermektedir (Joshi ve ark. 1973). Yumurtlayan dişi ebeveynin yemine yüksek düzeyde vitamin A ilavesinin, embriyo ve civciv karaciğerinde vitamin A düzeyini arttırdığı, vitamin E, karotenoid ve askorbik asit düzeylerini geriletmediği bildirilmektedir (Surai ve ark.

1998b). Kanatlılarda yeme vitamin A ve E ilavesinin embriyoyu stresten koruduğu, hücresele olmayan bağışıklık ve genel bağışıklık sistemini etkilediği bildirilmektedir (Akbari ve ark. 2008).

### **Fosvitin**

Yumurta sarısında yer alan maternal kökenli olmayan fosvitin demir ve bakır iyonlarının neden olduğu fosfolipid oksidasyonunu engellediği için antioksidan aktiviteye sahiptir (Lu ve Baker 1986; Samaraweera ve ark. 2011). Ancak, sarı proteinlerinin granül kısmının % 16 sını oluşturan fosvitin (Burley ve Cook 1961; Chalghoumi ve ark. 2009), vitellojeninden oluşan yüksek yoğunluklu bir lipoprotein olduğu için maternal kökenli bir antioksidan değildir (Moran 2007).

### **Yumurta sarısındaki antioksidanların embriyo gelişimi için önemi**

Yumurta sarısındaki antioksidanlar kanatlı embriyosu gibi hızlı gelişen organizmalarda oksidatif stresin önlenmesi ve embriyo gelişimi üzerinde temel role sahiptirler (Blount ve ark. 2000). Yumurta sarısı embriyonun normal gelişimini sağlamak ve enerji ihtiyacını karşılamak için yüksek düzeyde yağ ve doymamış yağ asitlerini (PUFA, polyunsaturated fatty acids) içerir (Noble ve Speake 1997). Sarıda yağ ve PUFA'nın bu yüksek düzeyleri LPO'ya neden olarak embriyoya zarar verebilir. Ayrıca, oksijen radikalleri yumurta sarısında PUFA'yı etkileyerek LPO'ya neden olmaktadır (Surai ve ark. 1999). LPO'dan embriyoyu korumak, sarıdaki antioksidanların görevidir (Cherian ve Sim 1997) ve embriyo dokularında yeterli düzeyde antioksidanların bulunması da sarıdaki antioksidanların düzeyine bağlıdır (Surai ve Speake 1998; Surai 1999; Von Schantz ve ark. 1999, Saino ve ark. 2003). Embriyo gelişiminin 19. gününde dokularda PUFA, LPO ve oksijen kullanımı arttığından dokulardaki doğal antioksidan depoları embriyoyu korumak için yeterli düzeyde olmayıp, bu dönem embriyo için oldukça risklidir (Surai 2001). Ayrıca, çıkıştan sonraki ilk haftalık dönemde civciv gelişimi boyunca antioksidanlar endokrin ve sindirim sisteminin talep ettiği yağların kullanımını sağlamaktadırlar (Surai 2001).

Sarıdaki yağlar aynı zamanda steroid hormonların öncü maddeleridir. Steroid hormonlar oksidatif stresi uyarır ve enzimlerin antioksidan savunmalarını baskılar (Von Schantz ve ark. 1999). Örneğin, androjen düzeyi yüksek olan yumurtada gelişen embriyo oksidatif strese daha hassastır (Royle ve ark. 1999). Androjenler içersinde yer alan testosteron, dokularda oksidatif stresi (Von Schantz ve ark. 1999) ve sarı antioksidan düzeyini etkilemektedir (Von Schantz ve ark. 1999; Royle ve ark. 2001).

Embriyo gelişimi reaktif oksijen türlerinin (ROS) miktarı ile ilişkili olarak şekillenir ve çıkıştan sonra civcivler yüksek oksijen basıncına maruz kaldıkları için ROS'un etkisi artar (Vleck ve Butcher 1998). Civcivin sarı kesesindeki antioksidanlar, çıkıştan sonra civcivi ROS'a karşı korur.

Embriyonun sarı kesesindeki antioksidanlar immun sistem etkinliği üzerindeki serbest radikallerin zararlı etkilerini azaltır (Burton ve Ingold 1984; Von Schantz ve ark. 1999). Çıkışta, civcivin immun sistemi fonksiyonel olmadığından, karotenoidler ve vitamin E immun sistemin savunmasını oluştururlar (Haq ve ark. 1996; Blount ve ark. 2002; Surai 2002). Bu nedenle, çıkıştan sonra ilk haftalık yaştaki civciv için maternal antioksidanlar immun sistem etkinliği açısından önemlidir (Surai ve Speake 1998; von Schantz ve ark. 1999; Surai 2002; Saino ve ark. 2003).

Sonuç olarak, kanatlılarda yumurtlayan dişi ebeveynin tükettiği yem ve yem komponentleri sarı antioksidan düzeyini, embriyo gelişimini ve embriyo dokularındaki antioksidan/pro-oksidan dengeyi etkilemektedir. Bu nedenle, kanatlı embriyosu gibi hızlı gelişen organizmalarda yumurta sarısındaki maternal antioksidanların etki mekanizmalarının saptanması ve bu amaca yönelik çalışmaların artırılması gerekmektedir.

### **Kaynaklar**

- Adkins-Regan E, Ottinger MA, Park J (1995). Maternal transfer of estradiol to egg yolks alters sexual differentiation of avian offspring. *J. Exp. Zool.* 271: 466-470.
- Akbari MR, Kermanshahi H, Nassiri Moghaddam H, Heravi Moussavi AR, Tavakkol Afshari J (2008). Effects of wheat-soybean meal based diet supplementation with vitamin A, vitamin E and zinc on blood cells, organ weights and humoral immune response in broiler chickens. *Journal of Animal and Veterinary Advances* 7(3): 297-304.

- Anton M, Castellani O, Gue'Rin-Dubiard C (2007). Bioactive egg compounds. Springer-Verlag Berlin Heidelberg, pp. 17-24.
- Berthouly A, Helfenstein F, Richner H (2007). Cellular immune-response, stress resistance and competitiveness in nestling great tits in relation to maternally transmitted carotenoids. *Functional Ecology* 21: 335-343.
- Berthouly A, Helfenstein F, Tanner M, Richner H (2008). Sex-related effects of maternal egg investment on offspring in relation to carotenoid availability in the great tit. *Journal of Animal Ecology* 77: 74-82.
- Biard C, Surai PF, Møller, AP (2007). An analysis of pre- and post-hatching maternal effects mediated by carotenoids in the blue tit. *Journal of Evolutionary Biology* 20: 326-339.
- Biard C, Gil D, Karadaş F, Saino N, Spottiswoode CN, Surai PF, Møller AP (2009). Maternal effects mediated by antioxidants and the evolution of carotenoid-based signals in birds. *Am. Nat.* 174: 696-708.
- Blount JD, Houston DC, Møller AP (2000). Why egg yolk is yellow. *Trends Ecol. Evol.* 15: 47-49.
- Blount JD, Surai PF, Nager RG, Houston DC, Møller AP, Trewby ML, Kennedy MW (2002). Carotenoids and egg quality in the lesser black-backed gull *Larus fuscus*: A supplemental feeding study of maternal effects. *Proceedings of the Royal Society of London B* 269: 26-36.
- Blount JD, Houston DC, Surai PF, Møller AP (2004). Egg-laying capacity is limited by carotenoid pigment availability in wild gulls *Larus fuscus*. *Proceedings of the Royal Society of London Series B* 271: 71-81.
- Bollengier-Lee S, Mitchell MA, Utomo DB, Williams PE, Whitehead CC (1998). Influence of high dietary vitamin E supplementation on egg production and plasma characteristics in hens subjected to heat stress. *British Poultry Science* 39: 106-112.
- Bollengier-Lee S, Williams PE, Whitehead CC (1999). Optimal dietary concentration of vitamin E for alleviating the effect of heat stress on egg production in laying hens. *British Poultry Science* 40: 102-107.
- Brush AH (1990). Metabolism of carotenoid pigments in birds. *FASEB J.* 4: 2969-2977.
- Burley RW, Cook WH, (1961). Isolation and composition of avian egg yolk granules and their constituent alpha- and beta-lipovitellins. *Can. J. Biochem. Physiol.* 39: 1295-1307.
- Burton GW, Ingold KU (1984). Beta-carotene an unusual type of lipid antioxidant. *Science* 224: 569-573.
- Chalghoumi R, Beckers Y, Portetelle D, Théwis A (2009). Hen egg yolk antibodies (IgY), production and use for passive immunization against bacterial enteric infections in chicken: A review. *Biotechnol. Agron. Soc. Environ.* 13: 295-308.
- Cherian G, Sim ES (1997). Egg yolk polyunsaturated fatty acids and vitamin E content alters the tocopherol status of hatched chicks. *Poultry Science* 76: 1753-1759.
- Fang YZ, Yang S, Wu G (2002). Free radicals, antioxidants, and nutrition. *Nutrition* 18: 872-879.
- Fronning GV (1998). Recent advances in egg products research and development. *Egg Processing Workshop Riverside and Modesto, June 2-3, University of California, America.*
- Gaal T, Miklos M, Raymond CN, Dixon J, Speake BK (1995). Development of antioxidant capacity in tissues of the chick embryo. *Comp. Biochem. Physiol.* 112B :711-716.
- Grindstaff JL, Brodie ED, Ketterson ED (2003). Immune function across generations: Integrating mechanism and evolutionary process in maternal antibody transmission. *Proceedings of the Royal Society of London Series B-Biological Sciences* 270: 2309-2319.
- Groothuis TGG, Eising CM, Blount JD, Surai PF, Apanius V, Dijkstra C, Müller W (2006). Multiple pathways of maternal effects in black-headed gull eggs: constraint and adaptive compensatory adjustment. *Journal of Evolutionary Biology* 19: 1304-1313.
- Halliwell B, Gutteridge JMC (1999). *Free Radicals in Biology and Medicine.* Oxford University Press, Oxford, UK.
- Haq A, Bailey CA, Chinnah A (1996). Effect of  $\beta$ -carotene, canthaxanthin, lutein, and vitamin E on neonatal immunity of chicks when supplemented in the broiler breeder diets. *Poultry Science* 75: 1092- 1097.
- Hayward LS, Wingfield JC (2004). Maternal corticosterone is transferred to avian yolk and may alter offspring growth and adult phenotype. *General and Comparative Endocrinology* 135: 365-371.
- Hörak P, Surai PF, Møller AP (2002). Fat-soluble antioxidants in the eggs of great tits *Parus major* in relation to breeding habitat and laying sequence. *Avian Science*, 2: 1-8.
- Joshi PS, Mathur SN, Murthy SK, Ganguly J (1973). Vitamin A economy of the developing chick embryo and of the freshly hatched chick. *Biochem. J.* 136: 757-761.

- Lin YF, Tsai HL, Lee YC, Chang SJ (2005). Maternal vitamin E supplementation affects the antioxidant capability and oxidative status of hatching chicks. *The Journal of Nutrition* 135(10): 2457-2461.
- Lu CL, Baker RC (1986). Characteristics of egg yolk phospholipids as an antioxidant for inhibiting metal-catalyzed phospholipid oxidations. *Poultry Science* 65: 2065–70.
- McGraw KJ, Adkins-Regan E, Parker RS (2005). Maternally derived carotenoid pigments affect offspring survival, sex ratio, and sexual attractiveness in a colorful songbird. *Naturwissenschaften* 92: 375-380.
- Moran ET (2007). Nutrition of the developing embryo and hatchling. *Poultry Science* 86: 1043–1049.
- Müller W (2004). General introduction, pp. 1-36. Maternal phenotypic engineering adaptation and constraint in prenatal maternal effects, The University of Groningen, The Netherlands.
- Nager RG, Monaghan P, Houston DC, Arnold KE, Blount JD, Verboven N (2006). Maternal effects through the avian egg. *Acta Zoologica Sinica*, 52: 658–661.
- Navara JK, Badyaev VA, Mendonça MT, Hill GE (2006). Yolk antioxidants vary with male attractiveness and female condition in the house finch (*Carpodacus mexicanus*). *Physiological and Biochemical Zoology*, 79(6): 1098–1105.
- Noble RC, Spake BK (1997). Prenatal and neonatal medicine. 2:92-100.
- Percival M (1998). Antioxidants. *Clinical Nutrition Insights*, NUT031 1/96 Rev. 10-98.
- Remes V, Krist M, Bertacche V, Stradi R (2007). Maternal carotenoid supplementation does not affect breeding performance in the Great Tit (*Parus major*). *Functional Ecology* 21: 776-783.
- Remes V, Matysiokova B, Klejdus B (2011). Egg yolk antioxidant deposition as a function of parental ornamentation, age, and environment in Great Tits (*Parus major*). *J. Avian Biol.* 42: 387-396.
- Royle NJ, Surai PF, McCartney RJ, Speake BK (1999). Parental investment and egg yolk lipid composition in gulls. *Functional Ecology* 13: 298-306.
- Royle NJ, Surai PF, Hartley IR (2001). Maternally derived androgens and antioxidants in bird eggs: complementary but opposing effects? *Behavioral Ecology* 12: 381-385.
- Royle NJ, Surai PF, Hartley IR (2003). The effect of variation in dietary intake on maternal deposition of antioxidants in zebra finch eggs. *Functional Ecology* 17: 472-481.
- Rubolini D, Romano M, Bonisoli Alquati A, Saino N (2006). Early maternal, genetic and environmental components of antioxidant protection, morphology and immunity of Yellow-legged Gull (*Larus michahellis*) chicks. *Journal Compilation European Society For Evolutionary Biology* 19: 1571-1584.
- Rubolini D, Romano M, Navara KJ, Karadas F, Ambrosini R, Caprioli M, Saino N (2011). Maternal effects mediated by egg quality in the Yellow-legged Gull *Larus michahellis* in relation to laying order and embryo sex. *Frontiers in Zoology* 8: 1-15. DOI:10.1186/1742-9994-8-24
- Saino N, Ferrari RP, Romano M, Martinelli R, Møller AP (2003). Experimental manipulation of egg carotenoids affects immunity of barn swallow nestlings. *Proc. R Soc. Lond. B Biol. Sci.* 270: 2485–2489.
- Samaraweera H, Zhang W, Lee EJ, Ahn DU (2011). Egg yolk phospholipids and functional phosphopeptides—Review. *Journal of Food Science* 76: 143-150.
- Schwabl H (1993). Yolk is a source of maternal testosterone for developing birds. *Proc. Natl. Acad. Sci.* 90: 11446-11450.
- Surai PF, Noble RC, Speake BK (1996). Tissue-specific differences in antioxidant distribution and susceptibility to lipid peroxidation during development of the chick embryo. *Biochim. Biophys. Acta* 1304: 1–10.
- Surai PF, Speake BK (1998). Distribution of carotenoids from the yolk to the tissues of the chick embryo. *J. Nutr. Biochem.* 9: 645– 651.
- Surai PF, Ionov IA, Kuchmistova E, Noble RC, Speake B (1998a). The relationship between the levels of  $\alpha$ -tocopherol and carotenoids in the maternal feed, yolk and neonatal tissues: Comparison between the chicken, turkey, duck and goose. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, 76: 593-598.
- Surai PF, Ionov IA, Kuklenko TV, Kostjuk IA, Macpherson A, Speake BK, Noble RC, Sparks NHC (1998b). Effect of supplementing the hen's diet with vitamin A on the accumulation of vitamins A and E, ascorbic acid and carotenoids in the egg yolk and in the embryonic liver. *British Poultry Science* 39: 257–263.
- Surai PF (1999). Tissue-specific changes in the activities of antioxidant enzymes during the development of the chicken embryo. *British Poultry Science* 40: 397– 405.
- Surai PF, Noble RC, Speake BK (1999). Relationship between vitamin E content and susceptibility to lipid peroxidation in tissues of the newly hatched chick. *British Poultry Science* 40: 406-410.

- Surai PF (2000). Effect of the selenium and vitamin E content of the maternal diet on the antioxidant system of the yolk and the developing chick. *British Poultry Science* 41: 235-243.
- Surai PF (2001). The relevance of the antioxidant system to the health and growth of the developing chick. *Aust. Poult. Sci. Sym. 2001*. Sydney, Australia. pp.126-134.
- Surai PF (2002). *Natural Antioxidants in Avian Nutrition and Reproduction*. Nottingham University, Nottingham.
- Surai PF, Steinberg W, Wakeman WG, Speake BK, Sparks NHC (2003). Effect of canthaxanthin content of the maternal diet on the antioxidant system of the developing chick. *British Poultry Science* 44: 612–619.
- Surai PF, Sparks NHC, Speake BK (2006). The role of antioxidants in reproduction and fertility of poultry. XII. European Poultry Conference, September 10-14, Verona, Italy, pp. 354-358.
- Surai PF (2010). Natural antioxidants in poultry nutrition: New developments. 16<sup>th</sup> European Symposium on Poultry Nutrition, August 26-30, Strasbourg, France, pp. 669-676.
- Tanvez A, Amy M, Chastel O, Leboucher G (2009). Maternal effects and  $\beta$ -carotene assimilation in Canary chicks. *Physiology & Behavior* 96: 389–393.
- Verboven N, Evans NP, D'Alba L (2005). Intra-specific interactions influence egg composition in the lesser black backed gull (*Larus fuscus*). *Behavioral Ecology and Sociobiology* 57: 357–365.
- Vleck CM, Bucher TL (1998). Energy metabolism, gas exchange, and ventilation. In: JM Starck and RE Ricklefs, Editors, *Avian Growth and Development: Evolution within the Altricial-precocial Spectrum*. Oxford University Press, Oxford.
- Von Schantz T, Bensch S, Grahn M, Hasselquist D, Wittzell H (1999). Good genes, oxidative stress and condition-dependent sexual signals. *Proc. R. Soc. Lond. B* 266: 1-12.
- Willimson KA, Surai PF, Graves JA (2006). Yolk antioxidants and mate attractiveness in the Zebra Finch. *Functional Ecology* 20: 354–359.
- Young AJ, Lowe GM (2001). Antioxidant and pro-oxidant properties of carotenoids. *Archives of Biochemistry and Biophysics* 385(1): 20-27.