

Affecting Factors of Egg Weight

Hüseyin Göger^{1,a,*}

¹Poultry Research Institute, Republic of Turkey Ministry of Agriculture and Forestry, 06170 Ankara, Turkey

*Corresponding author

ARTICLE INFO	ABSTRACT
<p><i>Review Article</i></p> <p>Received : 22/07/2019 Accepted : 11/11/2019</p> <p>Keywords: Body weight Genom Chicken Egg weight Selection</p>	<p>In layer sector, egg weight is always an economically important feature and has a critical impact on consumption due to various preferences. The purpose of this article is to review some researches on the factors affecting egg weight. Laying hens genetically have an average egg weight, but on this trait live weight, feeding and lighting programs also have an important effect. In order to achieve optimal egg weight, non-genetic factors can be controlled by egg producers. Because there is a positive genetic correlation between body weight at first egg and egg weight, one of the important factors that affects egg weight is the hen's body weight at first egg. Hens had low body weight at first egg produce small eggs. Hens are sensitive to light and dark; this phenomenon has a significant effect on number of produced egg and egg weight. Energy, lipid, protein and amino acid levels of feed have effects on egg weight. As a result of the advances in molecular genetics recently, researches have been carried out to elucidate the genetic basis of egg weight. In addition, this review is including information which researches on the relationship between egg weight and genetic structure of chickens.</p>

Tavukçuluk Araştırma Dergisi, 16(2): 39-47, 2019

Yumurta Ağırlığını Etkileyen Faktörler

MAKALE BİLGİSİ	ÖZ
<p><i>Derleme Makale</i></p> <p>Geliş : 22/07/2019 Kabul : 11/11/2019</p> <p>Anahtar Kelimeler: Canlı ağırlık Genom Tavuk Yumurta ağırlığı Seleksiyon</p>	<p>Yumurta tavukçuluğu sektöründe, yumurta ağırlığı her zaman ekonomik olarak önemli bir özelliktir ve çeşitli tercihler nedeniyle tüketim üzerinde önemli bir etkiye sahiptir. Bu makalenin amacı; yumurta ağırlığını etkileyen faktörler üzerinde yapılmış bazı araştırmaları gözden geçirmektir. Yumurtacı tavuklar genetik olarak ortalama bir yumurta ağırlığına sahiptir fakat bu ağırlık üzerinde; canlı ağırlık, besleme ve aydınlatma programlarının da önemli etkisi olmaktadır. Optimum yumurta ağırlığını sağlayabilmek için, genetik olmayan faktörler yumurta üreticileri tarafından kontrol edilebilir. Cinsel olgunluk ağırlığı ile yumurta ağırlığı arasında pozitif genetik korelasyon olduğundan, yumurta ağırlığını etkileyen önemli faktörlerden biri, tavukların cinsel olgunluk ağırlığıdır. Cinsel olgunluk ağırlığı belirli seviyenin altında olan tavukların yumurtaları küçük olmaktadır. Tavuklar aydınlığa ve karanlığa karşı duyarlıdır ve bunun yumurta sayısı ve yumurta ağırlığı üzerinde önemli etkisi vardır. Yumurta ağırlığı üzerinde rasyonun enerji, yağ, protein ve amino asit düzeyleri de etkili olmaktadır. Günümüzde moleküler genetikteki gelişmelere bağlı olarak, yumurta ağırlığının genetik temelini aydınlatmak amacıyla araştırmalar yapılmaktadır. Bu derleme, tavukların yumurta ağırlığı ile genetik yapısı arasındaki ilişkileri araştıran çalışmalarını da içermektedir.</p>

^a  huseyin.goger@tarimorman.gov.tr  <https://orcid.org/0000-0003-3047-9000> |

Giriş

Tavukçuluk sektöründe tüketiciyi doğrudan ilgilendiren özelliklerden biri yumurta ağırlığıdır, tüketiciler farklı ülkelerde ve bölgelerde farklı ağırlıkta yumurtaları tercih etmektedirler (Koelkebeck ve ark., 2001; Mızrak ve ark., 2012). Damızlık işletmelerinde, yumurta ağırlığı; kuluçka randımanı, civciv ağırlığı, kuluçka süresi ve civciv kalitesi üzerinde büyük etkiye sahiptir (Nangsuay ve ark., 2011). Yumurta ağırlığı, kanatlı hayvan yetiştiriciliğinde ekonomik yönden olduğu kadar, ıslah çalışmalarında da göz ardı edilemeyecek temel özelliklerden biridir (Sasaki ve ark., 2004; Flock, 1995; Wolc ve ark., 2012; Yi ve ark., 2014). Ticari yumurta tavuklarının ekonomik verim yaşı 72 haftadan 80 haftaya uzatılmıştır, hatta bazı damızlık firmaları bu süreyi 100 haftaya kadar çıkarmışlar ve “100 haftada 500 yumurta üretme” adlı yetiştirme programı adını vermişlerdir (Schulte-Drüggel ve Thiele, 2013; Bain ve ark., 2016). Yetiştiriciler istedikleri programları gerçekleştirmek ve yumurtlama süresini uzatmak istiyorlarsa yumurta ağırlığını kontrol etmeleri önem arz etmektedir. Optimum yumurta ağırlığını sağlayabilmek için, genetik olmayan faktörler yumurta üreticileri tarafından kontrol edilebilir.

Yumurta ağırlığı, kalıtım derecesi yüksek kantitatif bir özelliktir (Göger ve ark., 2014) ve Flock (1995) bu özelliği etkileyen en önemli faktörleri; genetik yapı, yetiştirme yöntemleri, canlı ağırlık, cinsel olgunluk yaşı ve ağırlığı, yumurta sayısı, günlük yem tüketimi, rasyonun besin değeri, su tüketimi, tüy örtüsünün yapısı ve tavuğun hareketlilik durumu olarak bildirmiştir. Yumurta ağırlığı verim periyodu boyunca tavukların yaşı ile birlikte artmaktadır.

Tavuk yaşı yumurta ağırlığını etkileyen önemli faktörlerden biridir (Göger ve ark., 2016). Çok büyük yumurtalar, kanatlı sektörde (kalitede bozulma, kırılma oranında artma ve otomatik paketlenme işleminde aksama gibi) özellikle yumurtlama döneminin ileri safhalarında bazı sorunlara neden olmaktadır (Koelkebeck ve ark., 2001). Belirtilen bu sebeplerden dolayı, farklı yaşlarda yumurta ağırlıklarının altında yatan genetik yapının araştırılması hem ekonomik hem de biyolojik yönden büyük öneme sahiptir (Yi ve ark., 2015). Moleküler genetikteki gelişmelerle uyumlu olarak, yumurta ağırlığının genetik temelini açıklayabilmek amacıyla çok sayıda araştırma yapılmıştır (Wolc ve ark., 2012; Yi ve ark., 2015; Schreiweis ve ark., Wright ve ark., 2006; Liu ve ark., 2011; Liao ve ark., 2016). Bu araştırmalar sonucunda 19 farklı kromozomda (18 otozom ve 1 cinsiyet kromozomu) toplam 248 kantitatif özellik lokusunun (QTL) yumurta ağırlığı ile ilişkili olduğu bildirilmiş ve Animal QTL data base’de (QTL, 2019) yayınlanmıştır.

Tek nükleotid polimorfizm (SNP-single nucleotide polymorphism) çip ve sıralama teknolojisi ile yeni bir araştırma dönemi başlamıştır ve dizileme teknolojisi ve genom boyu ilişkisi üzerinde yapılan çalışmalar (GWAS), hayvanlarda genetik varyasyonları tespit etmede en etkili yöntemlerden biri haline gelmiştir (Liu ve ark., 2011).

Yumurta Ağırlığını Etkileyen Faktörler

Genetik Faktörler

Ticari yumurtacılar optimum yumurta ağırlığını sağlayabilmek amacıyla, farklı yumurta ağırlığına sahip ebeveyn hatlar kullanılmaktadır. Yumurta ağırlığı, genetik seleksiyona iyi yanıt veren kalıtım derecesi yüksek bir

özelliktir. Göger ve ark. (2016) Barred Rock ve Rhode Island Red hatları üzerinde yapmış oldukları bir araştırmada yumurta ağırlığının kalıtım derecesini sırasıyla 0,62 ve 0,64 olarak tahmin etmişler, tavuk yaşı ve yumurta ağırlığı arttıkça kabuk renginin azaldığını bildirmişlerdir. Bununla birlikte, yumurta ağırlığındaki değişimin yaklaşık %50’si genetik olmayan besleme, sürü yönetimi gibi faktörlerden kaynaklanmaktadır (Christians, 2002). Yumurta sayısı ve kabuk mukavemeti, geç dönem yumurta ağırlığı ile genel olarak negatif korelasyon göstermektedir. Islah çalışmalarında; geç dönemde kabuk mukavemetini artırma çalışmaları devam ettikçe, ileri yaşlarda yumurta ağırlığının azalmasına neden olmaktadır. Islah çalışmalarında yumurta ağırlığı ile kabuk mukavemeti arasındaki dengenin korunması gerekmektedir (Wolc ve ark., 2012).

Yumurta Ağırlığını Etkileyen Genler Üzerinde Yapılan Genomik Çalışmalar

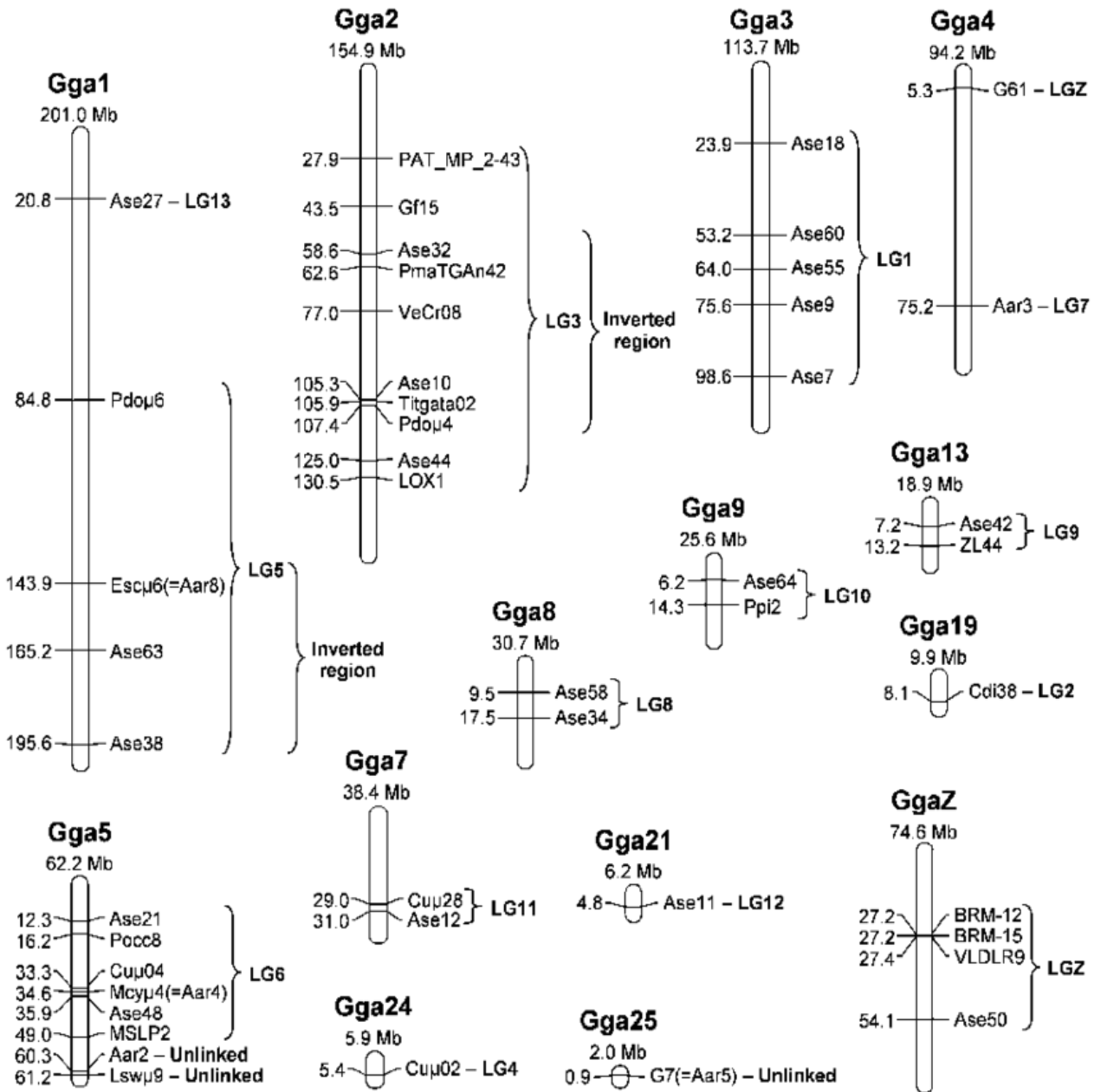
Tavuk genom diziliminin 2004 yılında kamuya açıklanması (International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004), kanatlı hayvan ıslahında genomik çalışmaların yaygın olarak kullanılmasına neden olmuştur. Dünya’da önde gelen damızlık firmaları genomik bilgilerin ıslah çalışmalarında aktif olarak kullanılması amacıyla yoğun araştırmalar yapmaktadır. Çalışmaların bir kısmı tavuklarda yumurta ağırlığının genetik belirleyicilerini ortaya koymaya çalışmış olsa da çoğu bir veya iki zaman noktasına odaklanmıştır. Bu da yumurtlama periyodunun tamamında yumurta ağırlığına ilişkin çok az bilginin mevcut olduğu anlamına gelmektedir (Wright ve ark., 2006; Liu ve ark., 2011). Yi ve ark. (2015) GWAS serisinde Affymetrix 600 K SNP çip kullanarak, F2 popülasyonunda, farklı yaşlarda yumurta ağırlığının genetik yapısını ortaya koymak amacıyla bir çalışma yapmışlardır. Bu çalışmada ilgi çekecek NCAPG barındıran bir bölge tespit etmişlerdir. Tavuk QTL (quantitative trait loci) veri tabanında GGA4’te yumurta ağırlığını etkileyen QTL’lerin araştırılmasından sonra, bu bölgenin Beyaz Leghorn’larda yumurta ağırlığı ile ilişkili olabileceği ileri sürülmüştür (ANIMALGENOME, 2019). Ayrıca, bu araştırmacılar, yumurta veriminin yüksek olduğu 60 haftalık yaştan daha genç tavuklar üzerinde çalışma yaptıkları için yumurta verimi yüksek olmuştur. Liu ve ark. (2018) yedi zaman noktasında (İYA, YA28, YA36, YA56, YA66, YA72, ve YA80) yumurta ağırlığını etkileyen temel genleri belirleyebilmek amacıyla, 600 K yüksek yoğunluklu SNP dizini içeren GWAS (genome-wide association studies) kullanarak bir çalışma yapmışlardır.

Wolc ve ark. (2012) GWAS verilerini kullanarak, tavuklarda yumurta ağırlığı ile genom ilişkisini ortaya koymak amacıyla orta yoğunluklu SNP çipleri kullanmışlardır. Yi ve ark. (2015) yapmış oldukları benzer bir çalışmada 600 K yüksek yoğunluklu SNP çipi kullanarak, yumurta ağırlığı ile ilişkili birkaç genin olduğunu bildirmişlerdir. Liu ve ark. (2018) umut veren genlerden birinin GGA4 üzerinde yer alan NCAPG geni olduğunu ve yumurta ağırlığını pleiotropik bir şekilde etkileyebileceğini ileri sürmüşlerdir. Tuiskula-Haavisto ve ark. (2002), 40. hafta yumurta ağırlığını etkileyen bir genin GGA4 üzerinde bulunduğunu tespit etmişlerdir. Liao ve

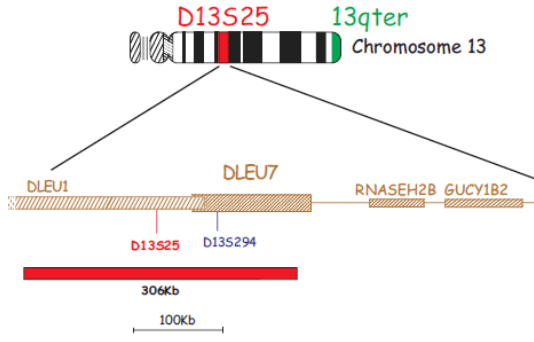
ark. (2016), GGA4 üzerinde bulunan ve yumurta ağırlığı ile anlamlı şekilde ilişkili olan bir SNP olduğunu (ss1985401190) belirlemişlerdir. Fan ve ark. (2017) GGA4 üzerinde bulunan 6 SNP'den ikisinin; ilk, 300 ve 462. gün yumurta ağırlıkları ile önemli derecede ilişkili olduğunu bildirmişlerdir.

Liu ve ark. (2018) GGA1'deki 90 Kb genomik bölgenin genom çapında anlamlı 15 SNP barındırdığını ve 36 haftalık yumurta ağırlığı ile ilişkili olduğunu, bu SNP'lerin ayrıca 28, 56 ve 66 haftalık yumurta ağırlığı ile de ilişkili olduğunu fakat istatistiki olarak önemli olmadığını ifade etmişlerdir. Çok değişkenli testlerle bu önemli SNP'lerin fenotiplerin tümünden sorumlu olduğunu göstermişler, ancak 72 ve 80. hafta yumurta ağırlıkları ile önemli bir ilişkisinin olmadığını vurgulamışlardır. Bu durumun, bazı eksik fenotiplerden veya bazı tavukların 72 ve 80 haftalık yaştan sonra

yumurtlamadığından kaynaklanabileceği ileri sürmüşlerdir (Lee ve ark., 2012; Zhou ve Stephens, 2012). Liu ve ark. (2018) 36 haftalık yumurta ağırlığı için şartlı GWAS ve LD analizleri, bu genomik bölgede birbirine yakından bağlı olan SNP'lerin olduğunu ortaya çıkardığını tespit etmişlerdir. Bu araştırmacılar önemli SNP'lerin ek açıklamalarında aynı bölgede bir aday gen (DLEU7) ve umut verici bir mikroRNA'nın (MIR15A) olduğunu, her ikisinin de 36 haftalık yumurta ağırlığı ile ilişkili olduğunu bildirmişlerdir. GWAS ile ilgili daha önce yapılan araştırmalar, DLEU7 geninin tavuklarda yumurtalık ağırlığı ile ilişkili olduğunu göstermektedir (Sun ve ark., 2015). Liu ve ark. (2018) DLEU7 geninin, yumurta ağırlığı ile ilişkili aday bir gen olarak kabul edilmesi ve tavuklarda daha fazla fonksiyonel doğrulamaya tabi tutulmasının gerekli olduğunu bildirmişlerdir.



Şekil 1. Tavuk gen yapısı
Figure 1. Gene structure of chicken

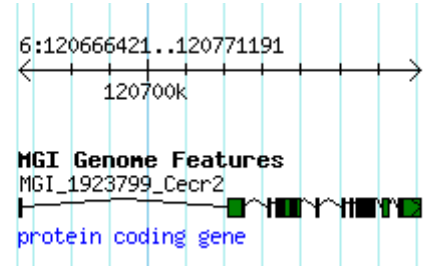


Şekil 2. DLEU7 geni
Figure 2. DLEU7 gene

Ayrıca, bir başka mikroRNA, MIR15A'nın, hücre çoğalması ve ölümü, kardiyovasküler ve bağışıklıkla ilgili hastalıkların kontrolü ve insülinin sentezinde rol oynayan önemli bir bağımsız düzenleyici molekül olduğu da ileri sürülmektedir (Anderson ve ark., 2010; Sun ve ark., 2011; Yuan ve ark., 2012; Spinetti ve ark., 2013). Cıvciv embriyonik gelişimi sırasında MIR15A etkisiz hale getirilerek veya HIF-1 ve Bcl-2'nin aktif hale getirilmesiyle, oksijen yetmezliğinin neden olduğu akciğer hasarı ve embriyonik dönemde cıvciv ölümlerinin azaltılabileceği bildirilmektedir (Hao ve ark., 2014). MIR15A ayrıca, yumurta tavuklarında yem dönüşüm oranını kontrol edebileceği ve insülin sinyal yolunda yer alan (FOXO1) O1'in de dahil olduğu çok sayıda hedef gen üzerinde etkili olabileceği bildirilmektedir (Yuan ve ark., 2017). Kim ve ark. (2002) mTOR sinyal aktivasyonunun protein sentezini ve hücre büyümesini uyarmasına bağlı olarak, MIR15A'nın yumurta akı ve sarısı birikimini etkilediğini ve yumurta ağırlığı üzerine dolaylı bir etkiye sahip olabileceğini ifade etmişlerdir. Liu ve ark. (2018) genom çapında sadece kromozom 6 ve 3'ün sırasıyla ilk yumurta ve 56. hafta yumurta ağırlığı ile dikkat çekici bir ilişkinin olduğunu belirtmişlerdir.

İlk yumurta ağırlığı ile ilişkili olarak, önemli SNP'lerin sadece %50'sinin CECR2 geninin üst kısmında yer aldığını bildirmişlerdir. Bu konuda ilk yapılan araştırmalar, CECR2'nin tavuk embriyonik gelişimi sırasında ortaya çıktığını, somitler (Vücut segmentlerinin her biri) ve nöronlar üzerinde etkili olduğunu ileri sürmüşlerdir (Footz ve ark., 2002; Banting ve ark., 2005; Chen ve ark., 2010). Tavuklarda CECR1 ve CECR5 genleri hakkında çok az bilgi mevcuttur. Daha önce bir F2 popülasyonunda tanımlanmış bir QTL'nin bitişiğinde yer alan kromozom 3 (GGA3) üzerindeki SNP rs14314036'nın 56 haftalık yumurta ağırlığı ile bağlantılı olduğu belirlenmiştir (Yi ve ark., 2015). Üç amino asit döngü uzatma (TALE) süper ailesine bağlı olan MEIS homeobox genleri (MEIS1 ve MEIS2); IRO, MKX, TGF1, PBC ve MEIS olarak alt sınıflara ayrılmıştır (Sanchez-Guardado ve ark., 2011). Bu genler göndermiş oldukları sinyaller ile hücre çoğalmasını teşvik etme, farklılaşmayı bastırma ve hücrenin kendine has özelleşmesini engelleme gibi etkilerde bulunarak hücre çoğalmasını değişik evrelerinde etkili olmaktadır (Bessa ve ark., 2008; Heine ve ark., 2008; Sanchez-Guardado ve ark., 2011).

MEIS1 geni tavuklarda embriyogenez ve organogenezin erken dönemlerinde önemli role sahiptir, diğer bir gen ise SPRED gen ailesinin (SPRED1, SPRED2 ve SPRED3) bir üyesi olan 2 (SPRED2) sperjan ilişkili EVH1 içermektedir (Bundschu ve ark., 2007). SPRED2,



Şekil 3. CECR2 geni
Figure 3. CECR2 gene

karaciğer ve beyin de dahil olduğu yetişkin dokularda yaygın bir şekilde bulunmaktadır ve hücre çoğalması ve göçünü düzenleme görevi olabileceği ifade edilmektedir (Kato ve ark., 2003; Ma ve ark., 2011). Bu nedenle, CECR2, MEIS1 ve SPRED2 genlerinin embriyogenez ve organogenez sırasında tavuklarda yumurta ağırlığını etkileyebileceği düşünülmektedir (Ma ve ark., 2011). Liao ve ark. (2016) GWAS ile yapılan tahminlerde yumurta ağırlığının kalıtım derecesinin klasik yöntemlere göre daha yüksek olduğunu ve farklı haftalık yaşlarda benzer genetik belirleyicilerin etkili olduğunu ifade etmişlerdir. Umut verici olarak değerlendirilen; DLEU7 ve MIR15A genlerinin yumurta ağırlığını pleiotropik olarak etkilediği bildirilmekte ve bunlara ilave olarak üç aday genin (CECR2, MEIS1 ve SPRED2) belirlendiği, bunların önemli dokuz SNP'e ek olarak ilk yumurta ağırlığı ve 56 haftalık yumurta ağırlığı ile ilgili aday genler olabileceği ileri sürülmektedir (Liu ve ark., 2018).

Genetik Olmayan Faktörler

Canlı Ağırlık

Yumurta ağırlığını etkileyen önemli faktörlerden biri cinsel olgunluk ağırlığıdır, bu özellik geç dönem canlı ağırlık ile yüksek pozitif genetik korelasyona sahiptir (Christians, 2002). Yumurtlama döneminde; cinsel olgunluk ağırlığı yüksek olan tavuklar, düşük olanlara göre daha fazla yumurta verme eğilimindedir ve farklı yumurta büyüklüğü için gerekli esnekliğe sahiptir. Canlı ağırlık; gaga kesme, aşılama programı, transfer, hastalık, büyütme dönemi aydınlatma programı, birim alana düşen piliç sayısı ve beslenme gibi birçok faktörden etkilenmektedir (Wolc ve ark., 2012). Yumurta ağırlığının kontrol edilebilmesi için; canlı ağırlığın yumurta ağırlığı üzerindeki doğrudan etkisi nedeniyle, sürünün yumurtlama yaşına hedeflenen canlı ağırlıkta ve homojen olarak girmesi önem arz etmektedir (Dos Santos ve ark., 2017).

Beslenme

Whitehead (1995) tavuklarda 30 haftalık yaşa kadar yumurta ağırlığındaki artışın, yumurtaların hem sarısı hem de albümin içeriğindeki artışlardan kaynaklandığını, yaşlı tavuklarda ise yalnızca yumurtanın albümin içeriğindeki artıştan kaynaklandığını bildirmiştir. Büyütme döneminde uygulanan besleme programı, tavuğun standart canlı ağırlıkta cinsel olgunluğa ulaşmasını sağlayabileceği gibi, bu ağırlığın altında veya üstünde olmasına da yol açabilir. Büyütme döneminde rasyonun piliç yaşına göre değil, canlı ağırlık standartlarına dayalı olarak değiştirilmesi uygun olacaktır (Emmans, 1997).

Rasyon enerjisi düzeyinin, yumurta sayısı üzerindeki etkisi oldukça sınırlıdır, enerjinin etkisi genellikle yumurta ağırlığı ve dolayısıyla yumurta kütlesi üzerine yaklaşık %1 etkiye sahiptir (Loly, 2005). Bouvarel ve Nys (2013) günlük enerji alımında 10 kcal'lik bir değişimin, yumurta ağırlığında ortalama 0,96 g varyasyona neden olduğunu belirlemişlerdir. Perez Bonilla ve ark. (2012) enerji düzeyinin yumurta ağırlığına etkisinin net bir şekilde görülebilmesi için; enerji düzeyinin 2650 kcal/kg'a düşürülmesinin gerekli olduğunu bildirmişler, De Persio ve ark. (2015) ise 2800 kcal/kg'ın altına düşürülmesinin yeterli olabileceğini belirtmişlerdir. Yumurtlama döneminin başında, tavuklar yüksek enerji içeren rasyonlarla beslenerek, başlangıçtaki yumurta ağırlığının uyarılması sağlanmış olur. Buna karşılık, yaşlı tavuklarda yumurta ağırlığını azaltmak için rasyonun yağ ve enerji seviyesi düşürülmelidir. Rasyona %1 oranında Linoleik asit ilave edilmesi, yumurta ağırlığını pozitif yönde etkilemektedir (Whitehead, 1981).

Rasyona yağ ilavesi, rasyonun dokusunu ve tadını artırarak enerji tüketimini uyarmaktadır. Whitehead (1995) rasyon yağının, yumurta kanalı protein sentezinin uyarılmasında etkili olduğunu ifade etmiş ve oviduct protein sentezinin östrojen tarafından düzenlendiğini ve yüksek yağ içeren rasyon ile beslenen tavuklarda plazma östradiol yoğunluğunun daha fazla olduğunu bildirmiştir. Yumurta ağırlığını düzenlemek amacıyla; rasyona yağ veya lifli maddeler ilave edilerek yumurtlama süresince rasyonun enerjisi düzeyi değiştirilebilir (Joly, 2005).

Tavuklara protein ve bazı önemli amino asitlerin rasyona ilave edilerek verilmesi de yumurta ağırlığını ve kütlesini etkilemektedir. Bouvarel ve Nys (2013) günlük bir gram protein ilavesinin yumurta ağırlığını ortalama 1,4 g arttırdığını bildirmişlerdir. Perez-Bonilla ve ark. (2011) kahverengi yumurtacı tavuklar üzerinde yapmış oldukları bir araştırmada, rasyonun protein seviyesini arttırarak, yumurta sayısında bir değişiklik olmadan, yumurta ağırlığını %16,5 ile %18,5 arasında arttırdıklarını ifade etmişlerdir. Amino asitlerdeki eksiklik yumurta sayısını olumsuz etkilediğinden, yumurta ağırlığını azaltmak amacıyla amino asitlerin azaltılması yöntemine başvurulmamalıdır. Rasyonda eksik olduklarında yumurta ağırlığını sınırlayan ilk amino asitler; metiyonin, sistin, lizin, izolösin, triptofan, valin ve treonindir. Rasyonda metionin seviyesi ile yumurta ağırlığı eğrisel bir ilişki içerindedir, metiyonin %0,36-0,38 aralığında ise yumurta ağırlığı maksimum seviyeye ulaşmaktadır (Bouvarel ve Nys, 2013). Yumurta verim döneminde, yumurta ağırlığını düzenlemek amacıyla özel rasyonlar hazırlanabilir. Rasyonun enerji düzeyi, metiyonin/sistin, diğer sindirilebilir amino asitler, linoleik asit ve toplam yağ miktarı yumurta ağırlığını doğrudan etkilemektedir. Bu maddeler yumurtacı tavuk rasyonlarında, yumurta ağırlığının azaltılması veya artırılması amacıyla belirli oranlarda kullanılabilir (Silva ve ark., 2014). Amino asitlerin tavuk tarafından verimli bir şekilde kullanılmasını sağlamak için rasyonun protein içeriği dengelenmelidir. Rasyonda protein oranının ihtiyaca göre belirlenmemesi, amino asitlerin yetersiz kullanımı ve düşük yumurta ağırlığı ile sonuçlanabilir. Maksimum yumurta kütlesinin sağlanabilmesi için (Bregendahl ve ark., 2008) "ideal amino asit profili" metionin: lizin oranının en az 47: 100 olması gerektiğini, yumurta ağırlığının mümkün olduğu

kadar verimli bir şekilde optimize edilmesini sağlayabilmek için diğer amino asitlerin lisine göre dengelenmesinin önemli olduğunu bildirmişlerdir. Çok ağır ve zayıf kabuklu yumurtalardan kaçınmak amacıyla bu besinler, pık yumurta döneminden sonra (30 haftalık) yavaş yavaş azaltılmalıdır. Büyük yumurta için beslenen tavukların mineral gereksinimleri karşılanamaz ise ince kabuklu ve çatlak yumurta sayısında artış olmaktadır.

Yumurta ağırlığı, döneme göre besleme rejimi uygulanarak düzenlenebilir. Yumurta ağırlığı veya yumurta kütlesine göre yemi formüle edip, formülleri bu parametrelere göre sürekli güncelleyerek optimum yumurta ağırlığını elde etmek daha kolay olmaktadır. Bu yöntem yumurtlama döneminin ilk safhasında yumurta ağırlığını arttırmak veya geç dönemde yumurta ağırlığını kontrol etmek amacıyla kullanılabilir (Sakomura ve ark., 2019). Albümin ve kabuk oranı yaşla birlikte azalırken, yumurta sarısı ve dolayısıyla yumurta ağırlığı artmaktadır. Qu ve ark. (2019) albümin kalitesi için genom çapında yapmış oldukları bir araştırmada 7 SNP'in albümin kalitesiyle önemli ($p < 8.43 \times 10^{-7}$), 11 SNP'in ise önemsiz derecede ilişkili olduğunu ($p < 8.43 \times 10^{-7}$) bildirmişlerdir. Sadece besin maddeleri seviyelerinin değil, aynı zamanda besleme ve sürü yönetiminin yumurta ağırlığını etkileyebileceği de göz önünde bulundurulmalıdır.

Isı Stresi

Yumurta ağırlığı üzerinde olumsuz etki oluşturan faktörlerden birisi de ısı stresidir. Yüksek çevre sıcaklığı (33°C'nin üstünde) tavuğun yem tüketimini baskılamaktadır. Yem tüketiminin azalmasına bağlı olarak, tavukların günlük protein ve enerji ihtiyaçlarının karşılanamaması sonucu yumurta ağırlığında azalma olmaktadır (Star ve ark., 2009). Isı stresinden dolayı yumurta büyüklüğünün azalması yaygın olarak ortaya çıkan semptomlardan biridir. Tavukların yem tüketim miktarına uyacak şekilde yem formülasyonundaki uygun ayarlamalar ve sıcaklık stresi koşullarının azaltılması, yumurta ağırlığında oluşabilecek bu azalmayı en aza indirebilir (Ebeid ve ark., 2012). Çevre kontrollü kümeslerde, sıcaklığının düşürülmesi, yem alımını arttıracak ve yumurta ağırlığındaki azalmayı önleyecektir (Lara ve Rostagno, 2013). Star ve ark. (2009) ısı stresine maruz kalan yumurta tavuklarında yemden yararlanma oranında %31,6, yumurta sayısında %36,4 ve yumurta ağırlığında %3,41 oranında bir azalma olduğunu bildirmişlerdir. Ebeid ve ark. (2012) ısı stresinin yumurta ağırlığında (%3,24), yumurta kabuğu kalınlığında (%1,20) ve yumurta kabuğu ağırlığında (%9,93) azalmaya neden olduğu ifade etmişlerdir. Mack ve ark. (2013) ısı stresine maruz kalan tavukların; yumurta sayısında, yumurta ağırlığında ve yumurta kabuk kalınlığında azalma olduğunu gözlemlemişlerdir.

Aydınlatma Programı

Tavuklar gün boyu meydana gelen aydınlık-karanlık değişimine cevap vermektedir ve bunun yumurta üretimi ve yumurta ağırlığı üzerinde önemli bir etkisi olmaktadır (Geurts, 2019). Büyütme döneminde yavaş yavaş azaltılan aydınlatma programları, piliçlere daha fazla aydınlık ve dolayısıyla daha fazla yem yeme ve büyüme sağlar. Aynı zamanda, bu aydınlatma programı cinsel olgunluk yaşını

geciktirir ve yumurta ağırlığını arttırır. Aydınlatma süresinin daha hızlı azaltıldığı programlar; daha az ışık saati ve daha yavaş büyüme sağlar ancak daha erken cinsel olgunluğa ulaşma ve daha küçük yumurta olmasına neden olur (Geurts, 2019). Işık stimülasyon yaşı ve vücut ağırlığı, yumurta üretiminin başlangıcını ve yumurta ağırlığını belirlemeye yardımcı olan etkileşimli faktörlerdir. Işık uyarımı, sürünün canlı ağırlığına ve homojenliğine göre yapılmalıdır (Yuri ve ark., 2016). Düşük canlı ağırlıklarda erken ışık uyarımı cinsel olgunluk yaşını kısaltacak ve yumurta ağırlığını azaltacaktır; geç ışık uyarımı cinsel olgunluk yaşını uzatacak, canlı ağırlığı ve yumurta ağırlığını arttıracaktır. Genel olarak, her tavuk belirli bir yumurta kütlelerini üretme kabiliyetine sahiptir. Yumurta ağırlığı değiştikçe, yumurta sayısı yumurta kütlelerinin sabit kalması için ters olarak değişme eğilimindedir (Wan ve ark., 2019).

Sonuç

Yumurta ağırlığını etkileyen faktörler incelendiğinde ne çevre ne de genotip tek başına belirleyici olmamaktadır. Genotip, canlı ağırlık, besleme ve aydınlatma programı yumurta ağırlığı üzerinde önemli etkiye sahiptir (Flock, 1995). Genetik yapı bir özelliği (örneğin yumurta ağırlığı) etkileyen genlerin meydana getirdiği kombinasyonları ifade etmektedir. Genetik yapının çevre faktörlerini iyileştirme çabalarında sınırlayıcı etkisi kadar, çevre faktörlerinin de genetik yapıyı iyileştirme çabalarını sınırlayıcı etkisi vardır (Düzgüneş ve ark., 2012). Wolc ve ark. (2014) genomun tamamını kapsayan yüz binlerce markörün belirlenmesi sonucunda hayvan ve bitki ıslahında genomik seleksiyonun başarılı ve yaygın olarak kullanılmasına olanak sağladığını bildirmiştir. Araştırmacı, biyoteknolojik yöntemlerin; tahmin edilen damızlık değerlerde isabet derecesinin yüksek olması, genetik varyasyonun daha iyi değerlendirilmesi ve generasyonlar arası sürenin kısaltılması gibi avantajlarından dolayı klasik yöntemlere göre daha avantajlı olduğunu ifade etmişlerdir. Yumurta ağırlığı, yumurtacı tavukların ıslahında hangi yöntem uygulanırsa uygulansın mutlaka göz önünde bulundurulması gereken bir özelliktir (Yi ve ark., 2014). Kalıtım derecesi yüksek olmasına rağmen, yumurta ağırlığına yönelik genomik çalışmalar, ölçüm zorlukları ve diğer karmaşık faktörler nedeniyle yavaş ilerlemektedir (Flock, 1995; Wolc ve ark., 2012).

Yumurta ağırlığı için yapılan ıslah çalışmalarının başarısı için; yumurta ağırlığı ile yüksek korelasyon gösteren, belirlenmesi kolay markörler ile çalışılması ve geniş popülasyonlarda, çok sayıda familyada tekrarlanan sonuçlar elde edilmesi önem arz etmektedir (Wolc ve ark., 2012). Ancak her markörün her hat için benzer etkilere sahip olması beklenmemeli, genetik ilerleme için farklı popülasyonlarda farklı gen markörlerinin etkili olduğu göz önünde bulundurulmalıdır. Yumurta verimi, canlı ağırlık ve yumurta ağırlığı gibi temel özellikler üzerinde yapılan klasik seleksiyon çalışmalarına ara verildiğinde, sağlanan ilerleme kısa sürede geri gitmektedir. Bunun nedeni; bu verimleri etkileyen majör genlerin klasik ıslah yöntemleri ile belirlenememesi ve popülasyona tam olarak fikse edilememesinden kaynaklanmaktadır (Göger ve Erkuş, 2000).

Zhang ve ark. (2017) saf hatlara göre daha fazla genetik varyasyon gösteren hibritlerin yerine, kahverengi yumurtacı saf hat tavukların kullanılmasının yumurta ağırlık QTL'lerini tespit etme gücünü azalttığını vurgulamışlardır. Bununla birlikte, Alipanah ve ark. (2013) bu eksikliğin, çok sayıda bireye ait verinin kullanılması ve verilerin uygun yöntemlerle değerlendirilmesi sonucunda telafi edilebileceğini ifade etmişlerdir. Tanımlayıcı fenotipik istatistikler, yumurta ağırlığının tavuk yaşı ile uyumlu olarak arttığını ve 80 haftalık yaşta en yüksek değere ulaştığını göstermektedir. Bu nedenle, yumurtlama süresinin 100 haftaya uzatılması durumunda yumurta ağırlığının artmaya devam edeceği ve yumurtlama periyodu boyunca sabit tutmanın mümkün olmadığı bildirilmektedir (Yi ve ark., 2014). F2 hibrit materyallerde yumurta ağırlığı için tahmin edilen SNP tabanlı kalıtım derecesinin, klasik yöntemlerle tahmin edilenlerden daha düşük, fakat genetik korelasyon değerlerinin benzer seviyede olduğunu bildirilmiştir (Liu ve ark., 2018). Aynı araştırmacılar yedi farklı zamanda ölçtükleri yumurta ağırlıkları arasında güçlü bir genetik korelasyon olduğunu, bunların hepsinde genetik varyasyonun benzer bileşenlerden oluştuğunu ileri sürmektedirler. Pedigriye dayalı kalıtım derecesi tahminlerinin SNP tabanlı kalıtım derecesi tahminlerine göre daha yüksek olduğu bildirilmektedir (Lu ve ark., 2012; Fu ve ark., 2015). Yi ve ark. (2015) farklı yaşlarda yumurta ağırlığı için SNP bazlı kalıtım derecesini 0,47- 0,60 olarak tahmin etmişler ve bu değerleri benzer bir çalışmada büyük ebeveyn-1 genotipinde Göger ve ark. (2014) klasik yöntemlerle 0,48 olarak tahmin etmişlerdir. Yi ve ark. (2015) yapmış oldukları genom bölümlenme analizi sonucunda, her bir kromozomun açıkladığı varyans ile uzunluğu arasında güçlü bir doğrusal ilişkiden dolayı, yumurta ağırlığında kalıtım derecesinin poligenik bir yapıya sahip olduğunu belirtmişlerdir. Kalıtım derecesinin daha düşük tahmin edilmesinin nedeni olarak; tavuk genomik varyasyonunun tamamını içeren 600 K çipindeki uygun SNP'lerin olabileceği vurgulanmaktadır (Manolio ve ark., 2009).

Yumurtacı damızlık işletmelerin yumurta ağırlığını etkileyen faktörleri göz önünde bulundurmaları, geliştirmiş oldukları genotip için ideal ağırlıkta yumurta üretimi sağlayabilmeleri için; genotipe uygun çevre şartlarını sağlamaları ve uygun seleksiyon metodlarını kullanmaları önem arz etmektedir.

Kaynaklar

- ANIMALGENOME. 2019. (https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/GG/ontrait?trait_ID=2292).
- Bain, M. M., Nys, Y., Dunn, I. C. 2016. Increasing persistency in lay and stabilising egg quality in longer laying cycles. What are the challenges? Br. Poult. Sci. 57: 330-338. doi: 10.1080/00071668.2016.1161727.
- Göger, H., Demirtaş, Ş. E., Yurtoğulları, Ş. 2014. Developments in the performance of brown egg layer parental stocks for superior hybrid. Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences, 38(5): 546-551. doi:10.3906/vet-1405-45.
- Mızrak, C., Durmuş, İ., Kamanlı, S., Demirtaş, Ş. E., Kalebaşı, S., Karademir, E., Doğu, M. 2012. Determination of egg consumption and consumer habits in Turkey. Turkish Journal of Veterinary and Animal Sciences, 36(6): 592-601. doi:10.3906/vet-1102-778.

- Nangsuay, A., Ruangpanit, Y., Meijerhof, R., and Attamangkune, S. 2011. Yolk absorption and embryo development of small and large eggs originating from young and old breeder hens. *Poult. Sci.* 90: 2648–2655. doi: 10.3382/ps.2011-01415.
- Schulte-Drüggelte, R., Thiele, H.H. 2013. Determining the optimum replacement schedule for commercial layers: does molting pay off? Available online at: <http://www.thepoultrysite.com/articles/2831/determining-the-optimum-replacement-schedule-for-commercial-layers-does-moulting-payoff/>.
- Yi, G., Liu, W., Li, J., Zheng, J., Qu, L., Xu, G., Yang, N. 2014. Genetic analysis for dynamic changes of egg weight in 2 chicken lines. *Poult. Sci.* 93: 2963–2969. doi: 10.3382/ps.2014-04178.
- Alipanah, M., Deljo, J., Rokouie, M., Mohammadnia, R. 2013. Heritabilities and genetic and phenotypic correlations of egg quality traits in KHAZAK layers. *Trakia J Sci.* 175–180.
- Andersen, D. C., Jensen, C. H., Schneider, M., Nossent, A. Y., Eskildsen, T., Hansen, J. L., Teisner, B., Sheikh, S.P. 2010. MicroRNA-15a fine-tunes the level of Delta-like 1 homolog (DLK1) in proliferating 3T3-L1 preadipocytes. *Exp. Cell Res.* 316, 1681–1691. doi: 10.1016/j.yexcr.2010.04.002.
- Banting, G. S., Barak, O., Ames, T. M., Burnham, A. C., Kardel, M. D., Cooch, N. S., Davidson, C.E., Godbout, R., McDermid, H. E., Shiekhhattar, R. 2005. CECR2, a protein involved in neurulation, forms a novel chromatin remodeling complex with SNF2L. *Hum. Mol. Genet.* 14, 513–524. doi: 10.1093/hmg/ddi048.
- Bessa, J., Tavares, M. J., Santos, J., Kikuta, H., Laplante, M., Becker, T. S., Gomez-Skarmeta, J. L., Casares F. 2008. Meis1 regulates cyclin D1 and c-myc expression, and controls the proliferation of the multipotent cells in the early developing zebrafish eye. *Development.* 135, 799–803. doi: 10.1242/dev.011932.
- Bouvaerel, I., Nys, Y. 2013. Optimizing egg mass and quality traits in modern laying hens through nutrition. In: *Proceedings 19th European Symposium on Poultry Nutrition*. Presented at 19th European Symposium on Poultry Nutrition (ESPN) Potsdam, DEU.
- Bregendahl, K., Roberts, S. A., Kerr, B., Hoehler, D. 2008. Ideal ratios of isoleucine, methionine, methionine plus cystine, threonine, tryptophan, and valine relative to lysine for white leghorn-type laying hens of twenty-eight to thirty-four weeks of age. *Poult. Sci.* 87: 4, 744–758.
- Bundschu, K., Walter, U., and Schuh, K. 2007. Getting a first clue about SPRED functions. *Bioessays.* 29, 897–907. doi: 10.1002/bies.20632.
- Chen, J., Morosan-Puopolo, G., Dai, F., Wang, J., Brand-Saberi, B., 2010. Molecular cloning of chicken *Cecr2* and its expression during chicken embryo development. *Int J Dev Biol.* 54, 925–929. doi: 10.1387/ijdb.092933jc.
- Christians, J. K. 2002. Avian egg size: variation within species and inflexibility within individuals. *Biological reviews.* 77(1), 1–26.
- De Persio, S., Utterback, P. L., Utterback, C. W., Rochell, S. J., O'sullivan, N., Bregendahl, K., Arango, J., Parsons, C. M., Koelkebeck, K. W. 2015. Effects of feeding diets varying in energy and nutrient density to Hy-Line W-36 laying hens on production performance and economics. *Poult. Sci.* 94: 195–206.
- Dos Santos, A. L., De Faria, D. E., De Oliveira, R. P., Pavesi, M., Rizzo Silva, M. F., Buranelo Toral, F. L., Lima, C.G., Amorim, A. B., Saleh, M. A., Ramos, A. C., Buxade Carbo, C. 2017. Growth and Body Composition of Laying Hens under Different Feeding Programs up to 72 Weeks. *Journal of Animal Science and Research*, 1(1), 1–6.
- Düzgüneş O., Eliçin A., Akman N. 2012. *Hayvan Islahı*. (5. Baskı) A.Ü. Ziraat Fakültesi Yayınları: 1212/349.
- Ebeid, T.A., Suzuki, T., Sugiyama, T. 2012. High temperature influences eggshell quality and calbindin-D28k localization of eggshell gland and all intestinal segments of laying hens. *Poult. Sci.* 91, 2282–2287.
- Emmans, G.C. 1997. A method to predict the food intake of domestic animals from birth to maturity as a function of time. *J. Theor. Biol.* 186:189–200. doi:10.1006/jtbi.1996.0357.
- Fan, Q. C., Wu, P. F., Dai, G. J., Zhang, G. X., Zhang, T., Xue, Q., Shi, H.Q., Wang, J. Y. 2017. Identification of 19 loci for reproductive traits in a local Chinese chicken by genome-wide study. *Genet Mol Res.* 16(1).
- Flock, D.K. 1995. Breeding strategies in egg-type chickens. *Lohmann-Information.* No: 19, 5-7.
- Footz, T. K., Brinkman-Mills, P., Banting, G. S., Maier, S. A., Riazi, M. A., Bridgland, L., Song, Hu, S., Birren, B., Minoshima, S., Shimizu, N., Pan, H., Nguyen, T., Fang, F., Fu, Y., Ray, L., Wu, H., Shaul, S., Phan, S., Yao, Z., Chen, F., Huan, A., Hu, P., Wang, Q., Loh, P., Qi, S., Roe, B. R., McDermid, H. E. 2002. Analysis of the cat eye syndrome critical region in humans and the region of conserved synteny in mice: a search for candidate genes at or near the human chromosome 22 pericentromere. *Genome Res.* 12, 47–56. doi: 10.1101/gr.154901.
- Fu, W., Dekkers, J. C., Lee, W. R., and Abasht, B. 2015. Linkage disequilibrium in crossbred and pure line chickens. *Genet. Sel Evol.* 47:11. doi: 10.1186/s12711-015-0098-4.
- Geurts, K. 2019. The influence of lighting on layer breeder performances. *International Hatchery Practice.* 33 (5), 11-12.
- Göger, H., Demirtaş, Ş. E., Yurtoğulları, Ş. 2016. A selection study for improving eggshell colour in two parent lines of laying hens and their hybrids. *Italian Journal of Animal Science*, 15(3): 390-395. doi.org/10.1080/1828051X.2016.1215232.
- Göger, H., Erkuş, T. 2000. Tavuk ıslahında biyoteknoloji. *Tavukçuluk Araştırma Dergisi*, 2 (2), 55-61.
- Hao, R., Hu, X., Wu, C., Li, N. 2014. Hypoxia-induced miR-15a promotes mesenchymal ablation and adaptation to hypoxia during lung development in chicken. *PLoS ONE* 9:e98868. doi: 10.1371/journal.pone.0098868.
- Heine, P., Dohle, E., Bumsted-O'Brien, K., Engelkamp, D., and Schulte, D. 2008. Evidence for an evolutionary conserved role of homothorax/Meis1/2 during vertebrate retina development. *Development.* 135, 805–811. doi: 10.1242/dev.012088.
- International Chicken Genome Sequencing Consortium, 2004. Sequence and comparative analysis of the chicken genome provide unique perspectives on vertebrate evolution. *Nature* 432: 695–716.
- Joly, P. 2005. Energy levels in feeds for laying hens: effects on performance and intake. XIX. *Congreso Latinoamericano de Avicultura Panama* 5-7th Octubre 2015.
- Kato, R., Nonami, A., Taketomi, T., Wakioka, T., Kuroiwa, A., Matsuda, Y., Yoshimura, A., 2003. Molecular cloning of mammalian Spred-3 which suppresses tyrosine kinase-mediated Erk activation. *Biochem Biophys Res Comm.* 302, 767–772. doi: 10.1016/S0006-291X(03)00259-6.
- Kim, D. H., Sarbassov, D. D., Ali, S. M., King, J. E., Latek, R. R., Erdjument-Bromage, H., Tempst, P., Sabatini, D.M. 2002. mTOR interacts with raptor to form a nutrient sensitive complex that signals to the cell growth machinery. *Cell* 110, 163–175. doi: 10.1016/S0092-8674(02)00808-5.
- Koelkebeck, K.W., Bell, D.D., Carey, J. B., Anderson, K. E., Darre, M. J. 2001. Egg marketing in national supermarkets: products, packaging, and prices—part 3. *Poult. Sci.* 80, 396–400. doi: 10.1093/ps/80.4.396.
- Lara, L., Rostagno, M. 2013. Impact of heat stress on poultry production. *Animals*, 3(2), 356-369.
- Lee, S. H., DeCandia, T. R., Ripke, S., Yang, J. 2012. Estimating the proportion of variation in susceptibility to schizophrenia captured by common SNPs. *Nat. Genet.* 44, 247–250. doi: 10.1038/ng.1108.
- Liao R, Zhang X, Chen Q, Wang Z, Wang Q, Yang C, Pan Y. 2016. Genome-wide association study reveals novel variants for growth and egg traits in Dongxiang blue-shelled and White Leghorn chickens. *Anim. Genet.* 47: 588-596. <http://dx.doi.org/10.1111/age.12456>.

- Liu, W., Li, D., Liu, J., Chen, S., Qu, L., Zheng, J., Xu, G., Yang, N. 2011. A genome-wide SNP scan reveals novel loci for egg production and quality traits in white leghorn and brown-egg dwarf layers. *PLoS ONE* 6:e28600. doi: 10.1371/journal.pone.0028600.
- Liu, Z., Sun, C., Yan, Y., Li, G., Wu, G., Liu, A. Yang, N., 2018. Genome-wide association analysis of age-dependent egg weights in chickens. *Frontiers in Genetics*, 9, 128.
- Lu, D., Sargolzaei, M., Kelly, M., Li, C., Vander Voort, G., Wang, Z., Plastow, G., Moore, S., Miller, S. P. 2012. Linkage disequilibrium in angus, charolais, and crossbred beef cattle. *Front Genet.* 3:152. doi: 10.3389/fgene.2012.00152.
- Ma, X. N., Liu, X. Y., Yang, Y. F., Xiao, F. J., Li, Q. F., Yan, J., Zhang, Q. W., Wang, L. S., Li, X. Y., Wang, H. 2011. Regulation of human hepatocellular carcinoma cells by Spred2 and correlative studies on its mechanism. *Biochem Biophys Res Commun.* 410, 803–808. doi: 10.1016/j.bbrc.2011.06.068.
- Mack, L.A.; Felver-Gant, J.N.; Dennis, R.L.; Cheng, H.W. 2013. Genetic variation alter production and behavioral responses following heat stress in 2 strains of laying hens. *Poult. Sci.* 92, 285–294.
- Manolio, T. A., Collins, F. S., Cox, N. J., Goldstein, D. B., Hindorf, L. A., Hunter, D. J., McCarthy, M. I., Ramos, E. M., Cardon, L. R., Chakravarti, A., Cho, J. H., Guttmacher, A. E., Kong, A., Kruglyak, L., Mardis, E., Rotimi, C. N., Slatkin, M., Valle, D., Whittemore, A. S., Boehnke, M., Clark, A. G., Eichler, E. E., Gibson, G., Haines, J. L., Mackay, T. F., McCarroll, S. A., Visscher, P. M. 2009. Finding the missing heritability of complex diseases. *Nature.* 461, 747–753. doi: 10.1038/nature08494.
- Perez Bonilla, A., Jabbour, C., Frikha, M., Mirzaie, S., Garcia, J., Mateos, G. G., 2012. Effect of crudeprotein andfatcontent of diet on productiveperformanceandeggqualitytraits of brownegg-laying hens with differentinitial bodyweight. *Poult Sci.* 91: 1400-1405.
- Perez-Bonilla, A., Frikha, M., Mirzaie, S., J. Garcia, J., Mateos, G.G. 2011. Effects of the main cereal and type of fat of the diet on productive performance and egg quality of brown egg-laying hens from twenty-two to fifty-four weeks of age. *Poult. Sci.* 90:1801–1810.
- QTL. 2019. <https://www.animalgenome.org/cgi-bin/QTLdb/index>
- Qu, L., Shen, M., Guo, J., Wang, X., Dou, T., Hu, Y., Li, Y., Ma, M., Wang, K., Liu, H. 2019. Identification of potential genomic regions and candidate genes for egg albumen quality by a genome-wide association study, *Arch. Anim. Breed.*, 62, 113-123, <https://doi.org/10.5194/aab-62-113-2019>.
- Sakomura, N. K., Reis, M. D. P., Ferreira, N. T., Gous, R. M. 2019. Modeling egg production as a means of optimizing dietary nutrient contents for laying hens. *Animal Frontiers*, 9(2), 45-51.
- Sanchez-Guardado, L.O, Irimia, M., Sanchez-Arrones, L., Burguera, D., Rodriguez-Gallardo, L., Garcia-Fernandez, J., Puelles, L., Ferran, J. L., Hidalgo-Sanchez, M. 2011. Distinct and redundant expression and transcriptional diversity of MEIS gene paralogs during chicken development. *Dev Dyn.* 240, 1475–1492. doi: 10.1002/dvdy.22621.
- Sanchez-Guardado, L.Ó., Ferran, J. L., Rodríguez-Gallardo, L., Puelles, L., Hidalgo-Sánchez, M. 2011. Meis gene expression patterns in the developing chicken inner ear. *J Comp Neurol.* 519, 125–147. doi: 10.1002/cne.22508.
- Sasaki, O., Odawara, S., Takahashi, H., Nirasawa, K., Oyamada, Y., Yamamoto, R., Ishii, K., Nagamine, Y., Takeda, H., Kobayashi, E., Furukawa, T. 2004. Genetic mapping of quantitative trait loci affecting body weight, egg character and egg production in F2 intercross chickens. *Anim. Genet.* 35, 188–194. doi: 10.1111/j.1365-2052.2004.01133.x.
- Schreiweis, M. A., Hester, P. Y., Settar, P., Moody, D. E. 2006. Identification of quantitative trait loci associated with egg quality, egg production, and body weight in an F2 resource population of chickens. *Anim. Genet.* 37, 106–112. doi: 10.1111/j.1365-2052.2005.01394.x.
- Silva, E.P., N.K.Sakomura, L.Hauschild, and R.M.Gous. 2014. A model to estimate the amino acid requirements for growth and sexual development in laying pullets. In: Sakomura N.K. R.M. Gous, I. Kyriazakis, and L. Hauschild, editors. *Nutritional modelling in pigs and poultry*. Wallingford (UK): CAB International. p.223-233.
- Spinetti, G., Fortunato, O., Caporali, A., Shantikumar, S., Marchetti, M., Meloni, M., Descamps, B., Floris, I., Sangalli, E., Vono, R., Faglia, E., Specchia, C., Pintus, G., Madeddu, P., Emanuelli, C. 2013. MicroRNA-15a and microRNA-16 impair human circulating proangiogenic cell functions and are increased in the proangiogenic cells and serum of patients with critical limb ischemia. *Circ Res.* 112, 335–346. doi: 10.1161/CIRCRESAHA.111.300418.
- Star, L., Juul-Madsen, H.R., Decuyper, E., Nieuwland, M.G., de Vries Reilingh, G., van den Brand, H., Kemp, B., Parmentier, H.K. 2009. Effect of early life thermal conditioning and immune challenge on thermotolerance and humoral immune competence in adult laying hens. *Poult. Sci.* 88, 2253–2261.
- Sun, C., Lu, J., Yi, G., Yuan, J., Duan, Z., Qu, L., Xu, G., Wang, K., Yang, N. 2015. Promising loci and genes for yolk and ovary weight in chickens revealed by a genome-wide association study. *PLoS ONE* 10:e0137145. doi: 10.1371/journal.pone.0137145.
- Sun, L. L., Jiang, B. G., Li, W. T., Zou, J. J., Shi, Y. Q., Liu, Z. M. 2011. MicroRNA-15a positively regulates insulin synthesis by inhibiting uncoupling protein-2 expression. *Diabetes Res. Clin Pract.* 91, 94–100. doi: 10.1016/j.diabres.2010.11.006.
- Tuiskula-Haavisto, M., Honkatukia, M., Vilkki, J., de Koning, D.J., Schulman, N.F., Mäki-Tanila, A. 2002. Mapping of quantitative trait loci affecting quality and production traits in egg layers. *Poult. Sci.* 81: 919-927. <http://dx.doi.org/10.1093/ps/81.7.919>.
- Wan, Y., Jin, S., Ma, C., Wang, Z., Fang, Q., Jiang, R. 2019. Effect of strain and age on the thick-to-thin albumen ratio and egg composition traits in layer hens. *Animal Production Science.* 59(3), 416-419.
- Whitehead, C. C. 1995. Plasma oestrogen and the regulation of egg weight in laying hens by dietary fats. *Animal feed science and technology*, 53(2), 91-98.
- Whitehead, C. C. 1981. The response of egg weight to the inclusion of different amounts of vegetable oil and linoleic acid in the diet of laying hens, *Br Poult Sci.* 22, 525–532.
- Wolc, A., Arango, J., Jankowski, T., Dunn, I., Settar, P., Fulton, J. E., O’Sullivan, N. P., Preisinger, R., Fernando, R. L., Garrick, D. J., Dekkers, J. C. 2014. Genome-wide association study for egg production and quality in layer chickens. *J Anim Breed Genet.* 131, 173–182. doi: 10.1111/jbg.12086.
- Wolc, A., Arango, J., Settar, P., Fulton, J. E., O’Sullivan, N. P., Preisinger, R., Habier, D., Fernando, R., Garrick, D.J., Hill, W.G., Dekkers, J.C. 2012. Genome-wide association analysis and genetic architecture of egg weight and egg uniformity in layer chickens. *Anim. Genet.* 43(Suppl. 1), 87–96. doi: 10.1111/j.1365-2052.2012.02381.x.
- Wright, D., Kerje, S., Lundstrom, K., Babol, J., Schutz, K., Jensen, P., Andersson, L. 2006. Quantitative trait loci analysis of egg and meat production traits in a red junglefowl x White Leghorn cross. *Anim. Genet.* 37, 529–534. doi: 10.1111/j.1365-2052.2006.01515.x.
- Yi, G., Shen, M., Yuan, J., Sun, C., Duan, Z., Qu, L., Wang, K., Yang, N. 2015. Genomewide association study dissects genetic architecture underlying longitudinal egg weights in chickens. *BMC Genomics* 16, 746. doi: 10.1186/s12864-015-1945-y.

- Yuan, J., Chen, S., Shi, F., Wu, G., Liu, A., Yang, N., Sun, C. 2017. Genome-wide association study reveals putative role of gga-miR-15a in controlling feed conversion ratio in layer chickens. *BMC Genomics* 18:699. doi: 10.1186/s12864-017-4092-9.
- Yuan, Y., Kasar, S., Underbayev, C., Vollenweider, D., Salerno, E., Kotenko, S. V., Raveche, E. 2012. Role of microRNA-15a in autoantibody production in interferon-augmented murine model of lupus. *Mol Immunol.* 52, 61–70. doi: 10.1016/j.molimm.2012.04.007.
- Yuri, F. M., Souza, C. D., Schneider, A. F., Gewehr, C. E. 2016. Intermittent lighting programs for layers with different photophases in the beginning of the laying phase. *Ciência Rural.* 46(11), 2012-2017.
- Zhang, S., Meng, L., Wang, J., and Zhang, L. 2017. Background controlled QTL mapping in pure-line genetic populations derived from four-way crosses. *Heredity* 119, 256–264. doi: 10.1038/hdy.2017.42
- Zhou, X., Stephens, M. 2012. Genome-wide efficient mixed-model analysis for association studies. *Nat Genet.* 44, 821–824. doi: 10.1038/ng.2310.