

DOI: 10.5846/stxb201409061759

程志斌, 白加德, 钟震宇. 麋鹿鹿角生长周期及影响因子. 生态学报, 2016, 36(1): - .

Cheng Z B, Bai J D, Zhong Z Y. Antler cycle and its influencing factors in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*). Acta Ecologica Sinica, 2016, 36(1):

麋鹿鹿角生长周期及影响因子

程志斌, 白加德*, 钟震宇

北京麋鹿生态实验中心, 北京 100076

摘要:2013 年 8 月至 2014 年 8 月, 使用望远镜(SWAROVSKI 8 * 42 WB)和照相机(Canon 550D 70 * 300)观察北京南海子 59 只雄性麋鹿茸的生长和角脱落周期, 发现麋鹿角总体趋势呈随着年龄的减少, 脱角日期越迟, 且等级序位高或者鹿王较年老个体先脱落。收集 2012 年 12 月至 2014 年 2 月两年度麋鹿自然脱落的角, 研究表明, 个体而言, 左右角脱角顺序差异明显, 同一天脱落两角者占 17.0%, 左角先脱落者占 34.1%, 右角先脱落者占 48.8%, 重量重和重量轻的角先脱落的个体各占 41.5%, 个体成对的左右角脱落时间间隔短, 平均为 1.98 天; 群体而言, 角重量与脱角时间呈显著负相关, 总体呈现角重的个体角先脱落, 但不是角最重的个体角第一个脱落。2013 年 6 月至 2014 年 5 月, 对北京南海子、湖北石首、江苏大丰、天津七里海、浙江慈溪、浙江临安、海南海口、河北滦河上游、辽阳千山等 9 个地区麋鹿种群鹿角脱落起止时间进行调查, 研究表明野生种群脱角时间比圈养种群早; 迁入热带地区海南的麋鹿仍有规律的角周期; 同一栖息地不同年份角周期存在差异, 不同栖息地间麋鹿角周期存在差异; 脱角起始时间与海拔、经度、纬度、年平均气温、圈养情况和气候类型等影响因子不存在统计学上显著的相关性, 但光周期和激素直接主导和调节着角周期, 年龄大小、角重量、营养以及与营养相关的能量、种群密度、物候等环境因子均影响角周期。

关键词:角周期; 麋鹿; 鹿; 栖息地; 影响因子

Antler cycle and its influencing factors in Père David's deer (*Elaphurus davidianus*)

CHENG Zhibin, BAI Jiade*, ZHONG Zhenyu

Beijing Milu Ecological Research Center, Beijing 100076, China

Abstract: We observed velvet antler growth and antler casting in 59 male Père David's deer (*Elaphurus davidianus*) in Beijing Nanhaizi during August 2013 and 2014, using a telescope (Swarovski 8×42 WB) and camera (Canon 550D 70×300). The antler casting time of the population tended to be delayed with decreased age, and some dominant and high-ranking bucks cast their antlers earlier than the oldest bucks. We gathered 89 antlers from December 2012 to February 2014 and found that more individuals cast the right antler earlier than the left (48.8% versus 34.1%); the remaining deer (17%) cast both antlers on the same day, and that the same individuals cast the heavier antler earlier than the lighter one (41.5% versus 41.5%). The average time interval between left and right antler casting was 1.98 days. There was a significant negative correlation between antler weight and casting time in 2013 ($R^2 = -0.898$, $P = 0.000$, $n = 32$) and 2014 ($R^2 = -0.842$, $P = 0.000$, $n = 57$). The antler casting time of the population showed a delayed tendency as antler weight was decreased, but the first antler cast was not the heaviest one. During June 2013 and May 2014, we investigated the start and end date of the antler cycle in nine populations of Père David's deer using field, literature, and telephone surveys. The nine populations were from Beijing Nanhaizi Milu Park (BNMP), Jiangsu Dafeng Milu National Nature Reserve (JDMNR),

基金项目:北京市财政项目(PXM2014_178218_000005);北京市科学技术研究院青年骨干计划项目(201423)

收稿日期:2014-09-06; 修订日期:2015-06-17

* 通讯作者 Corresponding author. E-mail: baijiade234@aliyun.com

Hubei Shishou Milu National Nature Reserve (HSMNR), Liaoning Liaoyang Qianshan (LLQ), Zhejiang Linan Milu Conservation Center (ZLMCC), Zhengjiang Cixi National Wetland Park (ZCNWP), Tianjin Qilhai National Wetland Park (TQNWP), Hainan Tropical Wildlife Zoo (HTWZ), and Hebei Luan River National Nature Reserve (HLRNR). We found that wild populations cast earlier than captive and semi-free populations. A tropical population that immigrated into Hainan Province also had a regular annual antler cycle. The start and end dates of the antler cycle differed between years and habitats. The start date of antler casting was not related to altitude, longitude, latitude, annual average temperature, captivity, or climate; rather, photoperiod and hormone status regulated the antler cycle. Other factors affecting the cycle included age, antler weight, nutrition and energy status, population density, and phenological characteristics.

Key Words: antler cycle; *Elaphurus davidianus*; deer; habitat; impact factor

在生物进化过程中,有角结构的哺乳动物只存在真反刍动物的 4 个科中:长颈鹿科、鹿科、叉角羚科和牛科^[1-2],而鹿角是哺乳动物唯一可再生的器官^[3-4],也是鹿科动物典型的性二型特征^[5]。鹿角可用于繁殖期间雄性争夺繁殖权利和雌性选择雄性的装饰象征^[6-8]、它更是防御天敌的武器^[9-10]。鹿角的生长周期主要分为四个阶段:茸生长期、茸骨化和茸皮脱落期、硬角期、脱角期^[11]。在鹿角生长周期过程中,主要受激素的影响,睾酮、促黄体素等激素的规律性变化调节着角的生长和脱落^[5,12-16],光周期作为促发这些激素发生季节规律性变化的引子,在角周期中起着主导作用^[17]。鹿角生长与脱落还与个体大小、年龄、营养、遗传、种群及环境等因素^[18]息息相关,而且它对于鹿科动物社会等级序位^[19]、系统进化^[20-21]、行为学^[22]、发育生物学^[23]、形态学^[23-25]的研究具有重要意义。因此,鹿角周期对鹿科动物的生活史和生态学有重要贡献^[26],它也是鹿类动物生存状态的重要指示物^[27-28]。

鹿角周期的研究目前主要集中于马鹿(*Cervus elaphus*)^[29-30]、梅花鹿(*Cervus nippon*)^[4]、黇鹿(*Dama dama*)^[31]、白尾鹿(*Odocoileus virginianus*)^[32]、驯鹿(*Rangifer tarandus*)^[9,33]、驼鹿(*Alces alces*)^[20]、狍(*Capreolus Capreolus*)^[17]等分布较广的物种,关于珍稀濒危的鹿科动物研究较少,麋鹿角周期的研究仅 Beck 和 Wemmer^[34]对角生长和脱换时间进行基本描述,缺乏深入探讨。麋鹿(*Elaphurus davidianus*),雄性具角,每年脱换一次,它是少有的几种在冬季脱角的鹿科动物,角的形态特征与其他鹿科动物不同^[35]。麋鹿属典型的一雄多雌的后宫制^[36-37],麋鹿发情交配计策与雄鹿年龄有关,2 岁龄以下的雄鹿为单身汉,5 岁龄以上的雄鹿才可能成为群主^[38],雄性麋鹿通过顶角争斗获得群主的地位和交配权^[39-40]。从 1985 年自英国重新引入麋鹿起,我国分别建立了北京和大丰两个麋鹿保护种群^[41]。经过多年的努力,目前全国已建立 40 多个麋鹿迁地保护种群,最北至辽宁省辽阳千山,最南至海南省枫木鹿场,而且在长江中下游地区建立了稳定的野生种群^[42]。然而,不同栖息环境下,中国麋鹿鹿角的生长脱换规律及其生态影响因子目前尚不清楚。

1 材料与方法

1.1 麋鹿数据

1.1.1 角周期的观察

使用双筒望远镜 SWAROVSKI 8 * 42 WB 观察,用 Canon550D 相机拍照记录各个个体角脱落和鹿茸的生长情况,并做笔记进行补充,依据鹿角和茸的分枝情况、形状和角质光亮度来判断和识别雄鹿年龄及个体。角周期的观察选 2013 年 8 月至 2014 年 8 月,以北京南海子麋鹿苑 59 只雄性半散放麋鹿为研究对象,在脱角期和长茸初期(2013 年 12 月 1 日至 2014 年 2 月 14 日),每周选 5 个观察日,骨质角期至脱角期(2013 年 8 月至 2013 年 11 月)、长茸中后期至茸骨化和茸皮脱落期结束(2014 年 2 月 15 日至 8 月 20 日)每周选 2 个观察日;每个观察日观察时间为 1 小时,观察和拍照记录不同年龄段麋鹿鹿角脱落和鹿茸的生长过程,记录各个体脱角时间、长茸分叉情况。

北京南海子地区麋鹿的角周期简缩图是参考 Fennessy 和 Suttie^[43]关于马鹿的角周期的研究图,结合观察

绘制。

1.1.2 角的收集、角重量的测定及角的配对

2012年12月至2014年2月连续收集2年度麋鹿自然脱落的角,在角上标记脱落时间。使用精度为1克的电子台称,称量角的重量。因1—3周岁龄鹿角,在打斗过程中易断,所收集的均有残缺,因此只选择4周岁龄以上的成对鹿角,根据角的色泽、形状、大小,并结合照片,将鹿角配对。

由于角脱落时间存在随机性,无法观察到角脱落的一瞬间,因此将左角先于右角脱落1天以上的视为左角先脱落,右角先于左角脱落1天以上的视为右角先脱落。

1.1.3 不同栖息地麋鹿角周期的调查

2013年6月至2014年5月,采取实地考察和电话咨询,结合文献资料的方式,对分布于北京南海子、湖北石首、江苏大丰、天津七里海、浙江慈溪、浙江临安、海南海口、河北围场、辽阳千山等9个地区麋鹿种群麋鹿角脱落起止时间进行调查。麋鹿种群鹿脱角开始时间指脱角季节种群中出现第一支自然脱落的角的日期,脱角结束时间指脱角季节种群中最后一支角自然脱落的日期。脱角数量根据麋鹿种群中具有角的雄性个体数量估计得出。除江苏大丰来自文献外^[44],其他8个地区年平均温度来源于 Weather Underground 网站(<http://www.wunderground.com/>),其中湖北石首来自江陵机场,浙江慈溪来自宁波栎社国际机场。

1.2 数据统计与分析

应用 Spss18.0 软件处理,针对 2012—2013 年度、2013—2014 年度鹿角重量与脱角时间的相关关系分析,因 1 周岁龄鹿角(称笔杆角,无分叉)在脱落后掉于草丛中难以收集,故选择 2 周岁龄以上的角分析。先用 Kolmogorov-Smirnov 检验角重量、脱角日期是否正态分布,经检验数据均符合正态分布($P>0.05$),然后使用 Pearson 相关分析,显著性检验为双侧检验。

为了分析不同地域、年份的角周期与海拔、经度、纬度、年平均气温、圈养情况、气候类型等 6 个生态因子的相关性,因脱角开始时间最能够说明一个地区的角周期,固选择脱角开始时间作为角周期的分析因子;为了便于处理分析,将不同年度的脱角开始时间统一为同一年度,脱角时间的上、中、下旬分别按每月 1 日、10 日、20 日脱角换算处理。利用单个样本的 Kolmogorov-Smirnov Test 检验数据是否呈正态分布,因数据不符合进行参数分析的条件,使用 Spearman 秩相关分析。

2 结果与分析

2.1 麋鹿角周期过程

观察麋鹿的茸生长期、茸骨化和茸皮脱落期、硬角期和脱角期,麋鹿角脱落后即进入茸的生长期,表明麋鹿角周期为连续型。北京南海子地区麋鹿的角周期简缩图如图 1。

图 1 表明,在北京南海子麋鹿苑,一年生小鹿在第二年 3 月上旬角基开始萌发(图 2-a),4 月中旬角基长成,并开始长出小茸(图 2-b);7 月中旬长茸结束,开始骨化脱茸皮(图 2-c);8 月中旬进入硬角期(图 2-d),于第三年 2 月上旬开始脱角。脱角之后,麋鹿立即进入长茸期。

成年麋鹿通常从 12 月下旬即全年中光照时间较短期间进入脱角期(图 4),2 月上旬结束;麋鹿脱角之后即进入长茸期,4 月中旬结束长茸;长茸结束后开始骨化,并陆续开始脱茸皮,期间在 5 月上旬有一个约 10 天

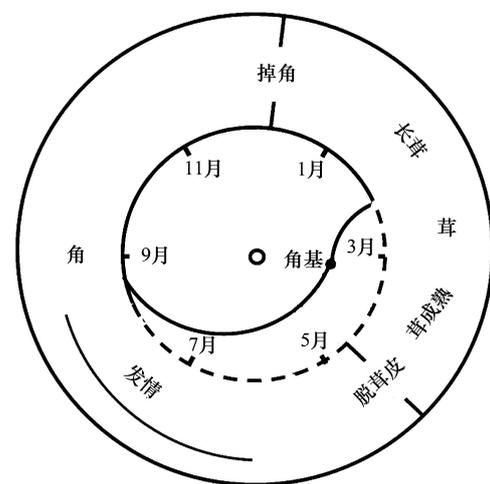


图 1 北京麋鹿苑麋鹿角周期缩略图

Fig.1 Outline of the antler growth cycle of Père David's deer in Beijing Milu Park

左右的脱茸皮高峰期,麋鹿亚成体鹿茸集中在这期间开始脱茸皮;5月下旬结束脱茸皮进入硬质角期,此后麋鹿从6月开始进入发情期。

麋鹿年龄大的个体先开始脱角、长茸、骨化脱茸皮,先进入硬质角期,成年个体角先脱落,青年个体后脱落,笔杆状角最后脱落,表明麋鹿角周期与年龄大小有关;成年个体中,第一个脱角的不是年龄最老的个体,而是等级序位高或者鹿王,表明麋鹿角周期与等级序位有关。麋鹿角总体趋势呈随着年龄的减少,脱角日期越迟,且等级序位高或者鹿王较年老个体先脱落。



图2 一年生麋鹿鹿茸生长过程(a.角基发生;b.长出茸芽;c.骨化脱茸皮;d.硬质角)

Fig.2 Growth of first antler of Père David's deer (a. pedicle sprouted; b. velvet antler outgrowing; c. mineralization of the antler; d. hard antler)

麋鹿角周期存在一个特殊的“独角”现象。一只成年麋鹿因打架于11月19日脱落右角,左角于12月20日左右才脱落,此期间右角没有生长出茸,而是直到1个月之后的左角脱落后才开始茸的生长。这一维持“独角”的现象在湖北石首麋鹿种群也被观察到,保护区工作人员观察到偶尔有麋鹿夏季脱落了一只角后,保持“独角”直到冬季另一只角脱落后茸才长出。同时,石首麋鹿种群偶见有一年脱换两次角的现象,冬季和夏季各脱换一次,表现为一年两次角周期。

图3中的点A为4周岁龄体质瘦弱的雄鹿,2月2日脱角,观察表明其角脱落时间较2周岁龄及其以上健康雄鹿的迟,仅早于具有“笔杆角”的1周岁龄雄鹿。

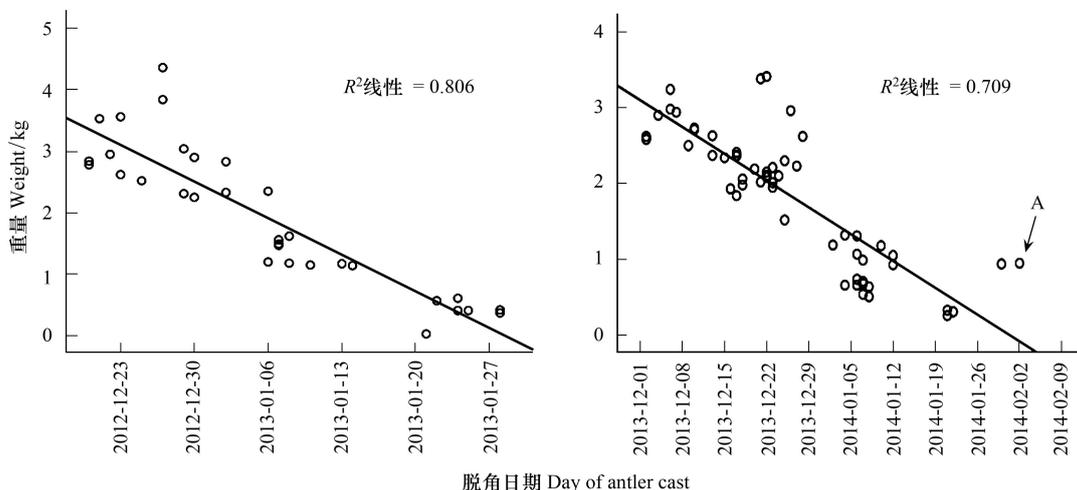


图3 2012—2013年度、2013—2014年度麋鹿角重量与脱角时间的线性关系

Fig.3 Linear relation between antler weight and antler cast time in Père David's deer of 2012—2013 and 2013—2014

2.2 个体成对角的观察

2012年12月至2014年2月两年度中,共收集41对4周岁龄以上的成对鹿角,根据角的形状、分支情况及角上疣突情况,观察表明麋鹿左角和右角呈完全非对称性。统计表明,个体成对的角中,右角重于左角的占43.9%,左角重于右角的占48.8%,重量相同的仅占4.9%,这也说明麋鹿角具有不对称性;左角先脱落者占34.

1%, 右角先脱落者占 48.8%, 同一天脱落两角者占 17.0%, 个体成对的左右角脱落时间间隔平均为 1.98 天, 表明左右角脱角顺序差异明显, 大部分麋鹿先脱落右角, 左右角脱落时间间隔短; 重量重和重量轻的角先脱落的个体各占 41.5%, 表明就个体而言, 重量重的角与重量轻的角脱落顺序不存在显著差异。

2.3 群体中角重量与脱角时间的相关关系

皮尔森(Pearson)相关分析表明, 2012—2013 年度角重量与脱角时间在 0.01 水平(双侧)上显著负相关($R = -0.898, P = 0.000 < 0.05, n = 32$), 负线性相关 R^2 值为 0.806(图 3); 2013—2014 年度角重量与脱角时间在 0.01 水平(双侧)上显著负相关($R = -0.842, P = 0.000 < 0.05, n = 57$) 负线性相关 R^2 值为 0.709。表明就群体而言总体呈现角重的个体角先脱落, 且由图 3 表明不是角最重的个体角第一个脱落。

2.4 不同栖息地麋鹿种群脱角起止时间比较

麋鹿分布 9 个不同地区脱角时间及气候环境因子情况见表 1。从表 1 中可知, 麋鹿脱角时间跨度为 10 月下旬至 2 月中旬。北京南海子 2013 年冬季南海子麋鹿苑开始脱角时间为 12 月 2 日, 而往年为 12 月 20 日左右, 提前了半个多月; 河北滦河上游保护区, 2014 年 2 月才开始脱角, 而往年为 12 月下旬开始; 江苏大丰和浙江临安 2 个分布地区, 麋鹿开始和结束脱角的时间也不固定, 说明同一栖息地不同年份角周期存在差异。野生种群脱角时间比圈养种群早; 热带地区的海南种群也表现出明显的角周期, 鹿角每年定期脱落, 但脱角时间并没有比北方的种群早。

Spearman 秩相关分析表明, 脱角开始时间与海拔、经度、纬度、年平均气温、圈养情况和气候类型的相关性分别为($R = 0.160, P = 0.139 > 0.05, n = 19$)、($R = -0.431, P = 0.066 > 0.05, n = 19$)、($R = 0.301, P = 0.211 > 0.05, n = 19$)、($R = -0.353, P = 0.139 > 0.05, n = 19$)、($R = -0.171, P = 0.484 > 0.05, n = 19$)、($R = 0.412, P = 0.079 > 0.05, n = 19$), 均不相关, 这说明角周期与海拔、经度、纬度、年平均气温、圈养情况和气候类型等影响因子均不存在显著的统计学关系。

3 讨论

3.1 麋鹿角的生长周期

最近研究表明, 鹿角再生是由角基骨膜处的干细胞发生形成^[4, 46-47], 直到脱落前的一刻, 鹿角仍有活的组织^[48]。脱角长茸是角周期的关键过程, 我们将麋鹿的脱角长茸分为四个阶段(图 4): 1) 基盘处肿胀: 由角基末端的破坏骨骼的活动开始^[46], 角基的生茸骨膜处开始活动长茸, 将硬质角往外顶, 此时基盘的黑色区域扩大(图 4-a)。2) 断裂: 随着基盘的黑色区域扩大, 硬质角与角基边缘皮肤分离, 出现角基与硬质角间出现间隙(图 4-b)。3) 脱角: 在碰撞、风力、头的摇摆等外力作用下, 左、右角分别脱落(图 4-c、图 4-d)。4) 愈合并长出茸芽: 随着角的脱落和茸的继续生长, 新生茸在角基与硬质角之间断裂时产生的伤口逐渐愈合, 长出新生茸芽(图 4-e), 最后茸长成(图 4-f)。根据鹿角脱落后茸的生长情况, 可将鹿类动物分为连续型和间歇型两大类群^[49-50], 研究表明, 麋鹿角周期属于角脱落后立即生长连续型。

3.2 麋鹿角周期的影响因子分析

3.2.1 光周期

光周期是调整生物内部生物活动节律的的触发器^[51], 它与动物生命活动的季节性节律有直接的联系^[52], 光周期受纬度和季节所决定。在温带地区, 光周期是产生鹿角周期的主要影响因子^[53-54]。麋鹿属典型的北方物种^[39], 其角周期是一种动物生命活动的季节性节律。1986 年自英国重新回到我国南方的大丰半野生放养种群, 角周期的季节分布情况与 19 世纪 90 年代生活在伦敦乌邦寺的情况有着惊人的一致, 在回归短短 3 年即完成角周期对江苏大丰光周期的适应性调整^[55]。本研究表明北京南海子、江苏大丰、湖北石首、浙江临安、浙江慈溪、辽阳千山、天津七里海、河北滦河上游等 8 个北方地区麋鹿种群具有明显的随着光周期变化的角周期。

分布于热带地区同一属的赤短角鹿(*Mazama americana*)、褐墨西哥鹿(*Mazama gouazoubira*), 角生长脱落

表 1 9 个研究地区脱角起止时间及其生态影响因素
 Table 1 Start and end date of the antler casting and its ecological factors in 9 Père David's deer populations in China

地点 Site	现有种群 数量/头 Population (March, 2014)	年度 Year	脱角数/支 Antler number	脱角开始时间 Start date of the antler casting	脱角结束时间 End date of the antler casting	海拔/m Altitude	经纬度 Longitude and latitude	年平均气温/°C Annual average temperature	圈养情况 Captive status (Captive, semi- free or wild)	气候类型 Climate type
北京南海子麋鹿苑 BNMP	157	2010—2011	≈100	2010-12-23	2 月上旬	19	E 116°27'28.42"	11.25	半散放	温带季风
		2011-2012	≈110	2011-12-20	2 月上旬			12.33		
		2012—2013	≈120	2012-12-19	2 月上旬		N 39°46'44.03"	11.67		
		2013-2014	124	2013-12-2	2 月上旬			12.17		
江苏大丰麋鹿国家级 自然保护区 JDMNR	2027	2003—2004 ^[45]	300—400	2003-12-15	2004-2-8	3	E 120°48'57.93"		半散放	亚热带季风
		2010—2011	658	11 月中旬	1 月下旬		N 32°59'30.23"	14.10 ^[45]	半散放	
		2010—2011	66	10 月下旬	1 月上旬				野生	
湖北石首麋鹿国家级 自然保护区 HSMNR	1000-1100	2009-2014	2000-2500	12 月中旬	2 月上旬	31	E 112°33'11.44"	17.32	半散放、野生	亚热带季风
							N 29°48'10.84"			
浙江临安渐危野生动植物 种质基因保护中心 ZLMCC	100	2010—2011	≈20	2011-1-2	2011-2-15	230	E 119°46'44.8"	17.33	圈养	亚热带季风
		2012—2013	≈50	2012-12-30	2 月上旬		N 30°08'07.40"	17.08		
		2013-2014	≈66	2013-12-24	2014-2-15			18.00		
辽阳千山呈龙 有限公司 LLQ	32	2012—2013	12	12 月中旬	1 月下旬	126	E 123°09'17.12"	7.58	圈养	温带季风
		2013-2014	18	2013-11-15	2014-1-15		N 41°06'52.31"	8.00		
天津七里海湿地 公园 TQNWP	18	2011-2014	30	12 月下旬	1 月中旬	3	E 117°31'02.00"	12.55	圈养	温带季风
							N 39°16'46.41"			
浙江慈溪国家湿地 公园 ZCNWP	26	2010—2014	64	12 月上旬	1 月下旬	6	E 121°10'06.37"	17.52	圈养	亚热带季风
							N 30°18'31.91"			
海南热带野生动植物 园 HTWZ	23	2009-2014	76	12 月中旬	1 月上旬	53	E 110°15'16.38"	24.28	圈养	热带季风
							N 19°46'17.72"			
河北滦河上游国家级 自然保护区 HLRNR	19	2009-2013	62	12 月下旬	1 月下旬	1011	E 117°09'44.77"	5.15	半散放	温带季风
		2013-2014	10	2 月上旬	2 月中旬		N 41°50'31.58"	5.33		

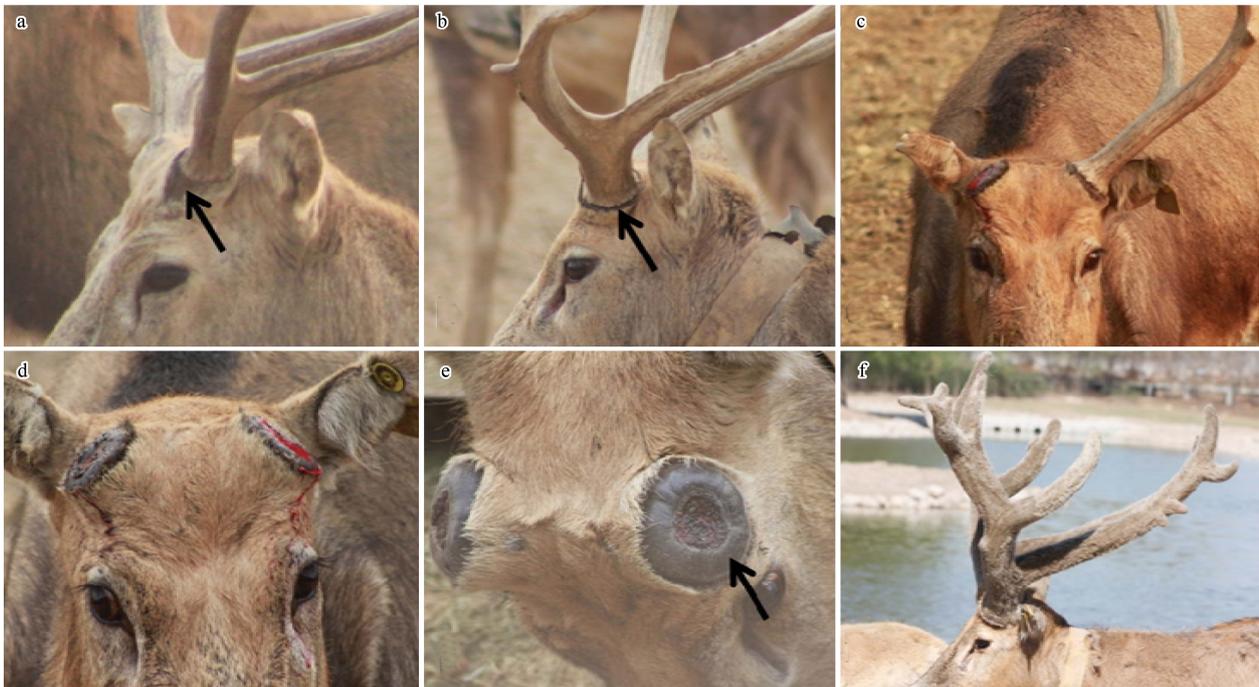


图4 麋鹿脱角长茸过程(a.基盘处肿胀且黑色区域扩大;b.基盘与周围皮肤断裂;c.脱角;d.长茸处皮肤愈合并长出茸芽;e.茸长成)

Fig.4 Processes of velvet antler growing and antler casting of Père David's deer (a. pedicle puffed and the black area enlarged; b. the skin that surrounded the base of antler broken; c and d. antler dropped; e. wound healing and velvet antler outgrown; f. full velvet antler)

却没有周期性规律,硬质角能够在头上维持一年多^[56],但同为热带地区的巴岛花鹿(*Axis kuhlii*)则存在与繁殖有关的角周期^[57]。在热带鹿类中(爪哇鹿(*Cervus rusa timorensis*)、斑轴鹿(*Axis axis*)、赤麋(*Muntiacus muntjak*),它们在原生境中,角周期不存在季节性变化,但将它们的种群迁移至温带地区,角周期则存在非季节性和季节性变化^[58]。研究表明,1996年迁移至海南热带野生动植物的麋鹿,仍存在每年规律性的季节性角周期现象。

3.2.2 激素

光周期信息通过松果体促发动物体内分泌物季节性改变,进而控制角周期^[14,59-60],内分泌调节中的激素调节则起着主要作用^[16],睾酮、雌二醇、胰岛素、肾上腺皮质激素等均影响着角周期^[18,56,61],其中雄性激素睾酮起着主导作用^[58]。麋鹿角周期的“独角”现象属于非正常脱角情况,可能和体内睾酮等激素浓度有关。被引进至美国德克萨斯州的热带鹿类斑轴鹿出现规律性的角周期,研究表明其12月份脱角期间血液中睾酮浓度达到最低,之后逐渐上升,接近6—7月份发情期的5月份达到最高^[58]。小麋(*Muntiacus reevesi*)也是如此,且随着睾酮浓度的增加,鹿茸皮脱落角开始骨化^[13]。李春旺^[39]在研究雄性麋鹿的粪样睾酮浓度时,发现在6月份发情期粪样中睾酮浓度显著地高于其它月份,其主要繁殖行为(包括饰角)频次与粪样睾酮水平显著正相关,而有研究表明较高浓度的睾酮正是维持鹿角不脱落的原因^[62]。除湖北石首和北京南海子之外,在英国乌邦寺麋鹿种群也发现有角在8月和9月脱落后直到11月份正常掉角期才长出茸的现象^[34]。由于睾酮对维持硬质角起着关键作用,当鹿脱角时体内睾酮浓度处于最低水平^[43]。麋鹿非正常规律的单独角脱落现象均发生于非脱角期,此时体内的睾酮水平仍维持在一个较高的水平,可能并未降到脱角期的最低值,不足以促发茸的生长。

在雄性激素的作用下,角周期与鹿的性选择、社会等级及繁殖成功率息息相关^[35,63-64]。研究表明,麋鹿等级序位高的个体角先于序位低的个体,且先于它们脱茸皮。同为连续型角周期的马鹿与麋鹿相同,Foromd^[62]与Bartoš和Bubenik^[22]研究认为马鹿群主和等级序位高的鹿角先与等级序位低的脱角。这可能由于连续型角周期的鹿类,角脱落后立即进入茸的生长期,它们需要争取时间大量进食,保证鹿茸的快速生长进入硬质角

期,来迎接短暂的发情季节。而间歇型鹿类,脱角之后,群主和等级序位低的鹿同样会进入到间隙期。

3.2.3 年龄大小和角重量

研究表明就群体而言总体呈现角重的个体角先脱落,且不是角最重的个体角第一个脱落。鹿角大小、重量与年龄存在显著相关,通常年龄大的个体角越大、越重,随着年龄的增大,角重量增加,到达一个临界值后趋于平缓^[19,63]。说明麋鹿角脱落时间与年龄和角重量密切相关,总体趋势呈年龄大、角较重的个体先脱落,年轻个体和角较轻的个体后脱落,笔杆状角最后脱落,这与张智等^[65]研究结果相一致。鹿角大能够吸引更多的异性^[66],成年麋鹿需要更多的时间来采食以生长足够大的角,在发情季节中发挥其吸引异性和争夺繁殖权的功能,因此它们选择提早脱角,进入角的生长期。

3.2.4 营养、能量和栖息环境

Goss^[67]认为角基的萌发时间与营养有关,鹿角的生长需要足够的体重来维持,只有体重符合才有足够的营养水平保障鹿角的生长^[43],而麋鹿新生幼仔在间隔近一年的时间,体重达到90kg左右,才开始长茸,这是鹿类动物中时间需要最长的物种之一。可归咎于能量因素,角的生长需要能量已维持其正常功能,尤其需要大量的矿物质^[20,63]。驼鹿角生长的能量达到鹿夏季需要脂肪、蛋白质能量的一半^[20]。因此,对于麋鹿而言新生小鹿的首要任务是增加体重,加快身体的生长。但生活在北极圈附近的驯鹿则完全不同,驯鹿幼仔不仅要考虑到体重,更要考虑到生活环境,新生小鹿仅在数周之后即开始长茸^[9,50,61]。是由于驯鹿生活在极度恶劣环境下的驯鹿幼仔刚出生后即要面对天敌追赶的春季迁徙,同时加快身体和鹿茸的生长。

本研究及往年研究发现北京南海子麋鹿种群中瘦弱的雄性麋鹿脱角时间较同年龄以上雄鹿晚,这说明营养状况好的麋鹿脱角时间较早。马鹿也存在类似的情况^[43],相反,当营养不足时,白尾鹿^[68]和黑尾鹿^[69]脱角时间提前。Suttie^[70]发现营养能够影响睾酮分泌的季节性变化水平,Bubenik等^[71]认为这能够很好地解释营养状况不同造成鹿类动物脱角时间差异的现象。另外,湖北石首发现个别麋鹿存在一年出现脱换两次角的现象,这一非正常角周期现象在温带地区的英国乌邦寺麋鹿种群也同样存在^[47],Zukowsky认为良好的营养状况是解释这一现象的唯一原因^[34]。

能量对于动物而言十分重要。成对角中,右角显著先于左角脱落,这一原因尚不清楚,但是就个体而言重量大的与小的脱落顺序差异不显著,这也许和左右角脱落时间间隔较短,消耗能量较小有关。

鹿角的生长周期还与种群密度和物候等环境因子存在紧密的关系^[19,35]。本研究的9个麋鹿分布区中,虽然麋鹿角周期与海拔、纬度、经度、年平均气温、圈养情况和气候等栖息环境因子均不存在显著的统计学关系,种群脱角没有先后顺序,但栖息环境直接影响其营养状况。野生种群早于半散放和圈养种群;江苏大丰的野生种群鹿角最早脱落,早于同一地区的半散放种群近20天;野生种群较半散放和圈养种群密度小、营养要好可能是原因之一。每年的气候变化、营养状况差异也可造成同一地区如北京南海子、河北滦河上游、江苏大丰、浙江临安角周期的年份差异。

参考文献(References):

- [1] Kawtikwar P S, Bhagwat D A, Sakarkar D M. Deer antlers-Traditional use and future perspectives. *Indian Journal of Traditional Knowledge*, 2010, 9(2): 245-251.
- [2] 张伟,景松岩,徐艳春.毛皮学(第二版).哈尔滨:东北林业大学出版社,2002.
- [3] Li C Y, Suttie J M. Light microscopic studies of pedicle and early first antler development in red deer (*Cervus elaphus*). *The Anatomical Record*, 1994, 239(2): 198-215.
- [4] Li C Y, Yang F H, Xing X M, Gao X, Deng X, Mackintosh C, Suttie J M. Role of heterotypic tissue interactions in deer pedicle and first antler formation—revealed via a membrane insertion approach. *Journal of Experimental Zoology Part B: Molecular and Developmental Evolution*, 2008, 310(3): 267-277.
- [5] Li C Y, Suttie J M, Clark D E. Morphological observation of antler regeneration in red deer (*Cervus elaphus*). *Journal of Morphology*, 2004, 262(3): 731-740.
- [6] Clutton-Brock T H. The functions of antlers. *Behaviour*, 1982, 79(2/4): 108-125.
- [7] Vanpé C, Gaillard J M, Kjellander P, Mysterud A, Magnien P, Delorme D, Van Laere G, Klein F, Liberg O, Hewison A J. Antler size provides

- an honest signal of male phenotypic quality in roe deer. *The American Naturalist*, 2007, 169(4): 481-493.
- [8] Smith B L. Antler size and winter mortality of elk: effects of environment, birth year, and parasites. *Journal of Mammalogy*, 1998, 79(3): 1038-1044.
- [9] Weladji R B, Holand Ø, Steinheim G, Colman J E, Gjøstein H, Kosmo A. Sexual dimorphism and intercohort variation in reindeer calf antler length is associated with density and weather. *Oecologia*, 2005, 145(4): 549-555.
- [10] Currey J D, Landete-Castillejos T, Estevez J, Ceacero F, Olguin A, Garcia A, Gallego L. The mechanical properties of red deer antler bone when used in fighting. *The Journal of Experimental Biology*, 2009, 212(24): 3985-3993.
- [11] Sempéré A J, Boissin J. Relationship between antler development and plasma androgen concentrations in adult roe deer (*Capreolus capreolus*). *Journal of Reproduction and Fertility*, 1981, 62(1): 49-53.
- [12] Suttie J M, Lincoln G A, Kay R N B. Endocrine control of antler growth in red deer stags. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1984, 71(1): 7-15.
- [13] Chapman N G, Harris S. Evidence that the seasonal antler cycle of adult Reeves' muntjac (*Muntiacus reevesi*) is not associated with reproductive quiescence. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1991, 92(2): 361-369.
- [14] Gaspar-López E, Landete-Castillejos T, Estevez J A, Ceacero F, Gallego L, García A. Biometrics, testosterone, cortisol and antler growth cycle in Iberian red deer stags (*Cervus elaphus hispanicus*). *Reproduction in Domestic Animals*, 2010, 45(2): 243-249.
- [15] Rao Veeramachaneni D N, Amann R P, Jacobson J P. Testis and antler dysgenesis in sitka black-tailed deer on Kodiak Island, Alaska: Sequela of environmental endocrine disruption?. *Environmental Health Perspectives*, 2006, 114(S1): 51-59.
- [16] Bartos L, Bubenik G A, Kuzmova E. Endocrine relationships between rank-related behavior and antler growth in deer. *Frontiers in Bioscience-Landmark (Elite Ed)*, 2012, E4: 1111-1126.
- [17] Freedman L J, Garcia M C, Ginther O J. Influence of photoperiod and ovaries on seasonal reproductive activity in mares. *Biology of Reproduction*, 1979, 20(3): 567-574.
- [18] Piotr T. Abnormal Antler Cycles in Deer as a Result of Stress Inducing Factors. *Acta Theriologica*, 1975, 20(21): 267-279.
- [19] Schmidt J I, Ver Hoef J M, Terry B R. Antler size of Alaskan moose *Alces alces gigas*: effects of population density, hunter harvest and use of guides. *Wildlife Biology*, 2007, 13(1): 53-65.
- [20] Moen R A, Pastor J, Cohen Y. Antler growth and extinction of Irish elk. *Evolutionary Ecology Research*, 1999, 1(2): 235-249.
- [21] Goss R J. Future directions in antler research. *The Anatomical Record*, 1995, 241(3): 291-302.
- [22] Bartoš L, Bubenik G A. Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspects. *Animal Production Science*, 2011, 51(4): 303-310.
- [23] Mills K J, Peterson R O. Moose antler morphology and asymmetry on Isle Royal National Park. *Alces: A Journal Devoted to the Biology and Management of Moose*, 2013, 49: 17-28.
- [24] Høymork A, Reimers E. Antler development in reindeer in relation to age and sex. *Rangifer*, 2010, 22(1): 75-82.
- [25] Goss R J. Experimental investigations of morphogenesis in the growing antler. *Journal of Embryology and Experimental Morphology*, 1961, 9(2): 342-354.
- [26] Karns G R, Ditchkoff S S. Antler breakage patterns in white-tailed deer // *Proceedings of the Annual Conference of Southeastern Association of Fish and Wildlife Agencies*. 2012, 66: 114-119.
- [27] Brown R D. Nutrition and antler development // Bubenik GA, Bubenik AB, eds. *Horns, pronghorns and Antlers: Evolution, Morphology, Physiology and Social Significance*. New York; Springer-Verlag, 1990: 426-441.
- [28] Bowyer R T, Stewart K M, Kie J G, Gasaway W C. Fluctuating asymmetry in antlers of Alaskan moose: size matters. *Journal of Mammalogy*, 2001, 82(3): 814-824.
- [29] Baxter B J, Andrews R N, Barrell G K. Bone turnover associated with antler growth in red deer (*Cervus elaphus*). *The Anatomical Record*, 1999, 256(1): 14-19.
- [30] Clements M N, Clutton-Brock T H, Albon S D, Pemberton J M, Kruuk L E B. Getting the timing right: antler growth phenology and sexual selection in a wild red deer population. *Oecologia*, 2010, 164(2): 357-368.
- [31] Gosch B, Fischer K. Seasonal changes of testis volume and sperm quality in adult fallow deer (*Dama dama*) and their relationship to the antler cycle. *Journal of Reproduction and Fertility*, 1989, 85(1): 7-17.
- [32] Bubenik G A, Miller K V, Lister A L, Osborn D A, Bartos L, Van Der Kraak G J. Testosterone and estradiol concentrations in serum, velvet skin, and growing antler bone of male white-tailed deer. *Journal of Experimental Zoology Part A: Comparative Experimental Biology*, 2005, 303(3): 186-192.
- [33] Reimers E, Nieminen M, Tsegaye D. Antler casting in relation to parturition in semi-domesticated female reindeer. *Rangifer*, 2013, 33(1): 17-24.
- [34] Beck B B Wemmer C. *The biology and management of an extinct species: Père David's deer*. New Jersey: Noyes Publications, 1983: 126-128.
- [35] 李坤, 张林源, 夏经世. 麋鹿角与年龄的关系研究 // 夏经世主编. 麋鹿还家二十周年国际学术交流研讨会论文集. 北京: 北京出版社, 2006: 43-46.
- [36] Schaller G B, Hamer A. Rutting behavior of Père David's deer, *Elaphurus davidianus*. *Der Zoologische Garten*, 1978, 48: 1-15.
- [37] 李春旺, 蒋志刚, 曾岩, 游章强. 不同密度下和不同发情期时段中雄性麋鹿的繁殖计策. *生物多样性*, 2005, 13(5): 424-431.
- [38] Jiang Z G. Age-dependent rut strategy in Milu. *Ethology*, 1999, 34 (SI): 168-168.
- [39] 李春旺, 蒋志刚, 房继明, 姜国华, 丁玉华, 沈华, 徐安红. 麋鹿繁殖行为和粪样激素水平变化的关系. *兽类学报*, 2000, 20(2): 88-100.

- [40] 蒋志刚, 李春旺, 曾岩. 麋鹿的配偶制度、交配计策与有效种群. 生态学报, 2006, 26(7): 2255-2260.
- [41] Jiang Z G, Feng Z J, Yu C Q, Zhang LY, Xia J S, Ding Y H, Lindsay N. Reintroduction and recovery of Père David's deer in China. Wildlife Society Bulletin, 2000, 28: 681-687.
- [42] 杨道德, 蒋志刚, 马建章, 胡慧建, 李鹏飞. 洞庭湖流域麋鹿等哺乳动物濒危灭绝原因的分析及其对麋鹿重引入的启示. 生物多样性, 2005, 13(5): 451-461.
- [43] Fennessy P F, Suttie J M. Antler growth: nutritional and endocrine factors// Fennessy PF, Drew K, eds. Biology of Deer Production. New Zealand: The Royal Society of New Zealand Bulletin, 1985; 239-250.
- [44] 刘睿, 段金焱, 钱大玮, 彭蕴茹, 丁玉华, 尚尔鑫, 李锋涛, 唐于平. 我国麋鹿资源及其可持续发展的思考. 世界科学技术: 中医药现代化, 2011, 13(2): 213-220.
- [45] 丁玉华, 任义军, 徐安宏, 解生彬. 半散养麋鹿角的特征及其脱落生境选择. 南京师大学报: 自然科学版, 2005, 28(2): 79-82.
- [46] Kierdorf U, Li C, Price J S. Improbable appendages: deer antler renewal as a unique case of mammalian regeneration. Seminars in Cell & Developmental Biology, 2009, 20(5): 535-542.
- [47] Berg D K, Li C, Asher G, Wells D N, Oback B. Red deer cloned from antler stem cells and their differentiated progeny. Biology of Reproduction, 2007, 77(3): 384-394.
- [48] Rolf H J, Enderle A. Hard fallow deer antler: a living bone till antler casting?. The Anatomical Record, 1999, 255(1): 69-77.
- [49] Bubenik A B. The significance of antlers in the social life of the Cervidae. Deer, 1968(1): 208-214.
- [50] Goss R J. Deer Antlers: Regeneration, Function and Evolution. San Diego: Academic Press.
- [51] Lincoln G A, Johnston J D, Andersson H, Wagner G, Hazlerigg D G. Photorefractoriness in Mammals: Dissociating a Seasonal Timer from the Circadian-Based Photoperiod Response. Endocrinology, 2005, 146(9): 3782-3790.
- [52] 孙儒泳. 动物生态学原理(第三版). 北京: 北京师范大学出版社, 2001: 91-95.
- [53] Lincoln G A. Biology of antlers. Journal of Zoology, 1992, 226(3): 517-528.
- [54] Chaplin R E, White R W G. The influence of age and season on the activity of the tests and epididymides of the fallow deer *Dama dama*. The Journal of the Society for Reproduction and Fertility, 1972, 30: 361-369.
- [55] 梁崇崎, 陆军, 孙大明, 丁玉华, 徐安红. 大丰麋鹿群对光周期适应的研究. 林业科学研究. 1993, 6(6): 650-653.
- [56] Versiani N F, Pereira R J G, Duarte J M B. Annual variations in fecal androgen metabolites and antler cycle of captive red brocket bucks (*Mazama americana*) in southeast Brazil. European Journal of Wildlife Research, 2009, 55(5): 535-538.
- [57] Dradjat A S. Relation of antler stages and reproductive activity of Bawean deer (*Axis kuhlii*) Stags. Buletin Peternakan, 2001, 25(4): 152-161.
- [58] Bubenik G A, Brown R D, Schams D. Antler cycle and endocrine parameters in male axis deer (*Axis axis*): Seasonal levels of LH, FSH, testosterone, and prolactin and results of GnRH and ACTH challenge tests. Comparative Biochemistry and Physiology Part A: Physiology, 1991, 99(4): 645-650.
- [59] García A, Landete-Castillejos T, Zarazaga L, Garde J, Gallego L. Seasonal changes in melatonin concentrations in female Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). Journal of Pineal Research, 2003, 34(3): 161-166.
- [60] Suttie J M, Fennessy P F, Crosbie S F, Corson D, Lass F J, Elgar H J, Lapwood K R. Temporal changes in LH and testosterone and their relationship with the first antler in red deer (*Cervus elaphus*) stags from 3 to 15 months of age. Journal of Endocrinology, 1991, 131: 467-474.
- [61] Fauchoux C, Nicholls B M, Allen S, Danks J A, Horton M A, Price J S. Recapitulation of the parathyroid hormone-related peptide-Indian hedgehog pathway in the regenerating deer antler. Developmental Dynamics, 2004, 231(1): 88-97.
- [62] Forand K J, Marchinton R L, Miller K V. Influence of dominance rank on the antler cycle of white-tailed deer. Journal of Mammalogy, 1985, 66(1): 58-62.
- [63] Stewart K M, Bowyer R T, Kie J G, Gasaway W C. Antler size relative to body mass in moose: tradeoffs associated with reproduction. Alces, 2000, 36: 77-83.
- [64] Bartoš L. The date of antler casting, age and social hierarchy relationships in the red deer stag. Behavioural Processes, 1980, 5(4): 293-301.
- [65] 张智, 李坤, 张林源, 陈颀, 杨萌, 陈星, 钟震宇. 不同年龄麋鹿角的脱落时间与形态特征比较. 四川动物, 2010, 29(6): 868-873.
- [66] Bartoš L, Bahbouh R, Vach M. Repeatability of size and fluctuating asymmetry of antler characteristics in red deer (*Cervus elaphus*) during ontogeny. Biological Journal of the Linnean Society, 2007, 91(2): 215-226.
- [67] Goss R J. Photoperiodic control of antler cycles in deer. V. Reversed seasons. Journal of Experimental Zoology, 1980, 211(1): 101-105.
- [68] Long T A, Cowan R L, Volte C W, Radert T, Swift R H. Effect of seasonal feed restriction on antler development of white-tailed deer. USA: The Pennsylvania State University Agriculture Experiment Station, 1959, 209.
- [69] Lincoln G A, Bubenik G A. Antler physiology // Fennessy P P, Drew K R, eds. Biology of Deer Production. The Royal Society of New Zealand Bulletin, 1985, 22: 474-475.
- [70] Suttie J M. Influence of nutrition on growth and sexual maturation of captive red deer stags// E Reimers, E Gaare, S Skjenneberg, eds. Proceedings of the 2nd International Reindeer/Caribou Symposium. Roros: Trondheim, 1980: 341-349.
- [71] Bubenik G A, Bubenik A B. Horns, Pronghorns, and Antlers. Evolution, Morphology, Physiology and Social Significance. New York: Springer-Verlag, 1990.