

# Endokrynologiczne uwarunkowania wzrostu poroża

PAWEŁ JANISZEWSKI<sup>1</sup>, MAREK BOGDASZEWSKI<sup>2</sup>, KATARZYNA TAJCHMAN<sup>3</sup>

<sup>1</sup>Katedra Hodowli Zwierząt Futerkowych i Łowiectwa, Wydział Bioinżynierii Zwierząt, Uniwersytet Warmińsko-Mazurski w Olsztynie, ul. Oczapowskiego 5, 10-719 Olsztyn

<sup>2</sup>Instytut Parazytologii im. W. Stefańskiego Polskiej Akademii Nauk – Stacja Badawcza w Kosewie Górnym, 11-700 Mrągowo

<sup>3</sup>Katedra Etologii Zwierząt i Łowiectwa, Wydział Nauk o Zwierzętach i Biogospodarki, Uniwersytet Przyrodniczy w Lublinie, ul. Akademicka 13, 20-950 Lublin

Otrzymano 02.08.2024

Zaakceptowano 07.10.2024

Janiszewski P., Bogdaszewski M., Tajchman K.

## Endocrine determinants of antler growth

### Summary

The process of cyclical antler development is regulated by a number of interacting hormonal factors. Despite differences in this process between various species of the *Cervidae* family, research conducted to date makes it possible to formulate numerous conclusions. Therefore, antlers have great potential to serve as a model for studying bone regeneration and regulation of growth via multiple hormonal processes, as well as in other areas of biomedical research. It is, however, necessary to continue research on this phenomenal object, which are antlers, and the possibilities of their practical application.

**Keywords:** antler development, endocrine hormones, cervids

Wiele hormonów układowo i indywidualnie wpływa na wzrost i przebudowę kości, chociażby hormony regulujące stężenie wapnia – podstawowego budulca, regulatory wzrostu czy też osobniczy poziom czynnika wzrostu. Wielu badaczy klasyfikuje poroża jako kość, tylko o odmiennej budowie (32). Organy te, z wyjątkiem reniferów, występują u samców jeleniowatych, a ich okazałość decyduje o atrakcyjności byków i sukcesie w przekazywaniu swoich genów jak najliczniejszemu potomstwu. Poroża wykazują duże międzygatunkowe różnicowanie kształtu i wielkości. Wśród jeleniowatych wahają się od małego poroża z bocznymi odnogami (o długości od 5 do 9 cm) – występujące u rodzaju Pudu, do ogromnych (do 140 cm długości), z wieloma odnogami bocznymi poroży dorosłego wapiti (*Cervus canadensis*) (9). Te imponujących rozmiarów organy cechują się najszybciej rosnącą kością w królestwie zwierząt (u wapiti szczytowe tempo wzrostu to nawet 2,75 cm dziennie), czyniąc z nich dobry model do badania procesów wzrostu i mineralizacji kości (40). Szczególną ich zaletą jest: łatwa dostępność i okresowa wymiana, która umożliwia seryjne studia na tym samym osobniku przez kolejne lata. Ponadto okresowy odrost poroża jest jedynym przykładem pełnej regeneracji dużej struktury kostnej ssaka (58). Prace nad wyjaśnieniem uwarunkowań fenomenu ich wzrostu były podejmowane już od połowy ubiegłego stulecia i nadal są one tematem

wielu badań (24, 27, 28, 44, 57, 60-63, 65). Nie ulega wątpliwości, że zjawisko wzrostu poroża podlega kontroli całego zespołu czynników o charakterze środowiskowym (strefa klimatyczna, pokarm, długość dnia, itp.), jak i powiązanych z nimi procesów funkcji gruczołów wydzielania wewnętrznego (wydzielania hormonów) (13, 26, 32, 42, 60, 64). Niektóre z nich człowiek może modyfikować, zwłaszcza w hodowli fermowej jeleniowatych, jednak na czynniki wydzielania wewnętrznego organizmu ma znikomy wpływ. W związku z tym warto przybliżyć dotychczasową wiedzę dotyczącą wybranych endokrynologicznych uwarunkowań wzrostu poroża.

### Cykl wzrostu poroża

Poroże jest wyjątkowe wśród regenerujących się struktur, ponieważ jego podstawową funkcją jest służeńie jako drugorzędne cechy płciowe, a więc jego sezonowy wzór rozwoju jest ściśle skoordynowany z cyklem rozrodczym zwierzęcia (9, 24). W strefach umiarkowanych sezon godowy musi być tak dopasowany, aby młode rodziły się wiosną, a zmieniająca się długość dnia reguluje zarówno wzrost poroża, jak i cykl rozrodczy. Poroże jest zrzucane wczesną wiosną (poza sarną), w czasie, gdy poziom testosteronu (T) jest niski, a długość dnia wzrasta (37), następnie wiosną i latem obserwuje się jego szybki wzrost. Gdy pod koniec lata dni stają się krótsze, elongacja spowalnia,

poziom T wzrasta, a poroże staje się silnie zmineralizowane, zaś scypuł jest usuwany (41). W tym stanie poroże jest wykorzystywane do walki, zastraszania i prezentacji, niezbędnych do zgromadzenia i ochrony haremu samic. Pierwszy eksperyment mający na celu wykazanie związku między fotoperiodem, rozwojem poroża i sezonem rozrodczym przeprowadzono 50 lat temu (28) i został on potwierdzony przez kilka późniejszych badań (24). Mechanizm, za pomocą którego fotoperiod jest powiązany ze wzrostem poroża i aktywnością rozrodczą, nie jest jasny, ale prawdopodobnie wiąże się ze zmianami w wydzielaniu melatoniny przez szyszynkę, która następnie działa na oś podwzgórzowo-przysadkową (12).

Opisany proces ma miejsce u tzw. jeleni właściwych – np. jeleni szlachetnych, danieli zwyczajnych i jeleni sika. Zupełnie inaczej przebiega on u tzw. jeleni rzekomych, do których zalicza się sarnę i łosia. U samców sarny zrzucanie starego poroża następuje wczesną jesienią (październik), a wzrost nowego poroża trwa przez całą zimę. Wycieranie scypułu przypada najczęściej na kwiecień (13). Z kolei łoś rozpoczyna proces nakładania poroża wiosną i wyciera scypuł latem (tak jak jelenie właściwe), lecz zrzuca tyki jesienią (październik-listopad). Oznacza to, że w okresie zimowym samce łosi pozbawione są poroży przez kilka miesięcy, podczas których proces rozwoju nowego poroża jest wstrzymany (31).

Proces regeneracji poroża jest związany z blastemą. Ostatnio przypuszcza się, że regeneracja poroża jest procesem opartym na mezenchymalnych komórkach macierzystych (48). Po 7-9 dniach epitelializacja blastemy jest zakończona, przyszłe odgałęzienia poroża są widoczne jako uniesione obrzęki i można rozróżnić szereg stref histologicznych. Poniżej nabłonka znajduje się obszar przypominający przyszłą ochręstną, pod nim strefa proliferujących komórek mezenchymalnych, a bardziej proksymalnie zachodzi chondrogeneza. Poroże wydłuża się następnie, tworząc typową krzywą wzrostu w kształcie litery S; w ciągu pierwszego miesiąca do sześciu tygodni wzrost wzdłużny na dystalnym końcu każdej gałęzi jest stosunkowo powolny. Przez następne 60-80 dni następuje okres bardzo szybkiego wzrostu wykładniczego, który zwalnia wraz ze zbliżaniem się jesieni. Jest to najszybsze tempo wzrostu tkanek w królestwie zwierząt, obejmujące skoordynowaną regenerację wielu typów tkanek, w tym skóry, nerwów, naczyń krwionośnych, chrząstki i kości (43).

Badacze podzielili całą fazę wzrostu poroża na pięć etapów, zwanych okresami, których każdy obejmuje czas, w którym rozwinęła się charakterystyczna dla każdego gatunku jeleniowatych część poroża. Wyróżnili ostatni, piąty etap – okres wydłużania poroża, która trwa około 70% całego okresu poroża w scypule. Ponadto udowodnili, że wzrost długości i masy opisywanych organów u jelenia szlachetnego

jest najszybszy właśnie pomiędzy 17-68% okresu, kiedy jest ono pokryte scypułem. Ponadto dokonali podziału jeleniowatych na dwie podstawowe grupy o określonych cyklach wzrostu poroża: grupę A – u których zakładanie nowych poroży następuje zaraz po zrzuceniu starych (jeleń europejski, daniel zwyczajny, sarna, jelen sika, jelen kanadyjski, milu chiński, huemal chilijski, pudu, wapiti), wielkość poroża tych gatunków jest prawdopodobnie bardziej uzależnione od stężenia T; grupę B – u których występuje przerwa pomiędzy zrzucaniem starego poroża a zakładaniem nowego (łoś, mulak białoogonowy, renifer, karibu), a na wielkość poroża ma duże oddziaływanie poprzedzający jego wzrost zajmowana przez zwierzę pozycja społeczna (2).

### Hormony płciowe

Jak już wcześniej wspomniano, najważniejszym hormonem regulującym wzrost poroża jest T, jednak na poziomie komórkowym estrogen (E) może być bardziej znaczącym regulatorem. Wyniki uzyskane przez Price i Allen (43) sugerują, że egzogenny E działa jak „hamulec”, spowalniając proliferację komórek progenitorowych na wierzchołku poroża, jednocześnie stymulując ich różnicowanie, a tym samym kończąc dalszy wzrost. Zrozumienie mechanizmu(ów), za pomocą którego sterydy płciowe regulują przebieg cyklu komórkowego i różnicowanie komórek w porożu, może pomóc w wyjaśnieniu, dlaczego regeneracja jest ograniczona w innych tkankach ssaków.

Brown i wsp. (8) poświęcili wiele uwagi inicjacji wzrostu pierwszego poroża u młodych byków. U jeleni wirginijskich (*Odocoileus virginianus*) w pierwszym roku życia wyrastają małe „guziki”, a nie poroże, podczas gdy u jeleni sika (*Cervus nippon*) wyrastają małe, ale kompletne poroża. W związku z tym gatunki tych młodych zwierząt mogą mieć nieco inne modele zjawiska wzrostu poroża. Powszechnie wiadomo, że w rocznych cyklach hormonalnych dorosłych jeleniowatych, wysokie poziomy stężenia T są na ogół związane z rykowiskiem, wycieraniem i mineralizacją poroży (8). U młodych samców jeleni wirginijskich wyższe miana T wystąpiły w listopadzie, zanim wytarły guzki, jednocześnie nie zaobserwowano zachowań rykowiskowych. Ponadto, szczyt T w marcu był skorelowany z dalszym rozwojem róży, przed inicjacją wzrostu pierwszego zestawu poroży. Podobne obserwacje odnotował Lincoln (36) u jeleni szlachetnych (*Cervus elaphus*). Poziomy T nie był jednak podwyższony w fazie wzrostu poroża u roczniaków. U jeleni sika T było również podwyższone tuż przed wzrostem szpicaków (pierwszego poroża) pokrytych scypułem i również nie zaobserwowano zachowań rykowiskowych, chociaż poziomy T spadł na końcu czerwca, kostnienie poroża odbywało się w późniejszym terminie. Warto zauważyć, że u jeleni wirginijskich miana androstendionu (A) osiągnęły

szczyt podobnie jak T w listopadzie i marcu, podążały za trendem T przez resztę roku. Nie wiadomo, czy A miał addytywny wpływ na T u jeleniowatych, ale jest to z pewnością możliwe. U jeleni sika A osiągnął jednak szczyt na krótko w październiku, na długo przed wzrostem pierwszego poroża, następnie uległ obniżeniu i wzrósł wiosną i latem. Ten przedłużony okres podwyższonych mian A w okresie skostniałych poroży może wyjaśniać, dlaczego poroża nie zostały zrzucone, gdy miana T były niskie. Sugeruje to również, że A może być ważniejszy niż T w cyklu wzrostu poroża u młodych jeleniowatych. Poziomy tyroksyny (TJ) u jeleni wirginijskich były przeważnie istotnie wyższe z miesiąca na miesiąc w porównaniu z jeleniami sika, co sugeruje wyższą aktywność metaboliczną jeleni wirginijskich niż jeleni sika. Zarówno jelenie wirginijskie, jak i jelenie sika miały wyższe poziomy TJ zimą i niższe poziomy T latem. Wyższe miana TJ w zimie są zgodne z wynikami uzyskanymi u saren (82) i potwierdzają koncepcję synergistycznej roli T w inicjacji i wzroście poroża u jeleniowatych. Spodziewano się względnie stałych poziomów (wapnia) Ca i (fosforu) P w obu grupach jeleni, co stanowi kompensacyjną funkcję układu przytarczyc-kalcytoniny, jednak stale wyższe poziomy P u jeleni sika i stosunkowo wysokie poziomy Ca u jeleni wirginijskich mogły być zależne od gatunku (8).

U jeleni wirginijskich (mulaków białogonowych) istotna korelacja między poziomami T i TJ sugeruje związek między układami gonadowymi i tarczycowymi, zależność ta jednak nie była obserwowana u jeleni sika. Różne cykle wzrostu poroża u dwóch gatunków odzwierciedlały różne cykle T, co wskazuje na możliwe różne związki między TJ i T. Tyroksyna może być zaangażowana w homeostazę Ca i P poprzez wpływ na aktywność fosfatazy alkalicznej u jeleni wirginijskich, ale niekoniecznie u jeleni sika.

Bezspornie, wpływ hormonów na cykl wzrostu poroży różni się u poszczególnych gatunków jeleniowatych. Fakt, że jelenie wirginijskie przechodzą przez stadium guzika jako młode, podczas gdy u jeleni sika wyrastają szpice bardziej podobne do poroża, wskazuje, że ten ostatni gatunek może mieć bardziej dojrzały układ hormonalny we wczesnym wieku. Z drugiej strony, jelenie sika mogą w rzeczywistości wykorzystywać inne hormony do kontrolowania cykli poroża w sposób inny niż u jeleni wirginijskich (8).

Spośród czynników wewnętrznych, które kontrolują rozwój pierwszego poroża i czas kolejnych cykli regeneracji, sterydy płciowe są najważniejsze. Rozwój róz jest indukowany przez rosnące i podwyższone stężenia T w osoczu, podczas gdy pierwsze poroże rozwija się, gdy poziom T ulega obniżeniu (53, 54). Zrzucanie jest wyzwalane przez niskie poziomy krążącego T, a większość dowodów sugeruje, że formowanie się blastemy i szybka faza wzrostu poroża nie wymagają obecności sterydów płciowych *in vivo*, przynajmniej

nie u jeleni szlachetnych. Potwierdzają to badania *in vitro*, które nie były w stanie wykazać bezpośredniego wpływu T na proliferację komórek mezenchymalnych lub chrzęstnych, pomimo obecności miejsc wiązania T. Ponadto wykazano, że T nie uwrażliwia komórek poroża na działanie IGF-I (34, 50), który został zaproponowany jako nieuchwytny stymulator wzrostu poroża (55). Jednak coraz więcej dowodów z innych gatunków wskazuje, że zarówno u samców, jak i samic wpływ T na szkielet jest pośredni, występujący po jego lokalnej konwersji do estrogenów przez aromatazę (A) (46). Doniesienia informowały też o dwóch samcach z niedoborem A, które charakteryzowały się niepołączonymi kośćmi nasadki, co oznaczało ciągły wzrost kości. Podobnie jak u samców myszy pozbawionych genu A, miały one również niską masę kostną (14, 38). Aby dokładniej zbadać komórkowe efekty egzogenego estrogenu na wzrost poroża, zaaplikowano jeleniom szlachetnym podskórnie jednorazowo 17-estradiol podczas wczesnej fazy wzrostu poroża. Efekt był ogromny – wzrost wzdłużny zatrzymał się, a 14 dni po wstrzyknięciu rosnący wierzchołek poroża przekształcił się w prawie litą kość (44). Ta reakcja była podobna do opisanej przez Goss (24) u jeleni sika ponad 30 lat temu. Podawanie E wiązało się z zahamowaniem proliferacji komórek w strefie mezenchymalnej, zmniejszeniem normalnie rozległego obszaru chondroprogenitorów i niezmineralizowanej chrząstki oraz znacznym wzrostem mineralizacji. Wydaje się, że E indukuje różnicowanie komórek progenitorowych w ochrzęstnej do osteoblastów, zamiast wzdłuż ich normalnej „domyślnej” ścieżki do chondrocytów. Estrogen zatem działa poprzez hamowanie wzrostu wielopotencjalnych komórek progenitorowych w wierzchołku poroża (i w ten sposób hamuje ciągły wzrost wzdłużny poroża), ale stymuluje ich różnicowanie. Obserwacje dotyczące poroża kastrowanych jeleniowatych potwierdzają te wyniki (43). Podawanie T lub E prowadzi do kostnienia poroży, zrzucania scypułu, kolejno wraz ze spadkiem poziomu hormonów zostają zrzucone o nieodpowiedniej porze (22, 35). Z drugiej strony jednak, jelenie, którym podano wysokie poziomy T lub E, nie zrzuciły poroża, podczas gdy kastracja spowodowała jego zrzucenie w ciągu 2-3 tygodni (21, 23). Poroża są zwykle zrzucane w odstępie jednego lub dwóch dni, chociaż nie jest to poprzedzone stopniowym „luzowaniem” na styku poroża i kości mózdzienia. Zaobserwowano, że poroże było mocno przytwierdzone do trzonu o 08:00, zaś 30 minut później zostało zrzucone. Należy zatem przypuszczać, że wpływ androgenów na rozwój poroża u jeleniowatych może być również pośredni, po ich lokalnej konwersji do estrogenu przez aromatazę.

### Hormon wzrostu

Tak jak wspomniano w rozdziale wcześniejszym, sam T nie wykazuje żadnych efektów mitogennych.

W tkankach poroża zidentyfikowano kilka innych cząsteczek, w tym czynniki wzrostu, cytokiny i onkogeny. Insulinopodobne czynniki wzrostu (IGF) odgrywają szczególnie ważną rolę w regulacji wzrostu komórek poroża, jednak względne znaczenie krążącego w porównaniu z lokalnie wytwarzanym IGF-I pozostaje niejasne. IGF-I i IGF-II zostały wyekstrahowane z tkanek poroża, i wykazują bliską homologię do innych form u ssaków (39). Badania wiązania ligandów wykazały, obecność receptorów IGF-I i IGF-II w wierzchołkowej części poroża (16) i *in vitro* oba stymulują proliferację komórek poroża (45, 49). Mundy i wsp. (39) zbadali ekstrakty z poroża pod kątem potencjalnych czynników stymulujących osteoblasty. Ujawniło to obecność innych znanych czynników, w tym białka morfogenetycznego kości (BMP-4) (18), BMP-2 (19), fibroblastów (FGF) oraz IGF-I i IGF-II. Nowe zidentyfikowane peptydy obejmowały oksytocynę (OT-2), która ma 70% homologii do IGF-I i w przekrojach tkankowych była zlokalizowana w osteoklastach (25).

Wiele badań wskazuje na współdziałanie T i IGF, przy czym formułowany jest pogląd, że ma to miejsce głównie u osobników młodych. Czynniki IGF-I może wpływać w większym stopniu na przyrost masy ciała (MC), a w mniejszym na wzrost poroża (4). Poziom produkowanego w wątrobie IGF-1 zależy natomiast od wytwarzanego w przednim płacie przysadki mózgowej hormonu wzrostu (GH), którego produkcja z kolei regulowana jest przez wydzielaną w podwzgórzu somatoliberynę (GHRH) (52). Przyrost MC u jeleniowatych strefy umiarkowanej i arktycznej ma charakter sezonowy, z wyższymi przyrostami wiosną i latem, podczas gdy są one niskie lub wręcz dochodzi do spadku MC jesienią i zimą. Badano stężenie IGF-I w osoczu cieląt reniferów (*Rangifer tarandus*) poddanych manipulacjom długości dnia, utrzymywanych w specjalistycznym budynku, w reżimie 16 godzin światła i 8 godzin ciemności (16L:8D) lub 8 godzin światła i 16 ciemności (8L:16D) w okresie od jesiennej do wiosennej równonocy. Badania te miały na celu ustalenie, czy sezonowy skok przyrostów MC normalnie obserwowany wiosną jest skorelowany ze zmianami poziomu IGF-I. Zwierzęta były ważone i pobierano od nich krew co 2 tygodnie. Stwierdzono, że 6-8 tygodni po rozpoczęciu doświadczenia cielęta, które były wystawione na 16L:8D wykazywały istotny wzrost poziomu IGF-I w osoczu, który utrzymywał się do końca eksperymentu, czyli przez 24 tygodnie. W drugiej grupie (8L:16D) poziom IGF-I nie zmienił się istotnie podczas trwania doświadczenia. Podniesiony poziom IGF-I w grupie 16L:8D był skorelowany z szybkim przyrostem MC w porównaniu do drugiej grupy cieląt jelenia. Wykazano, że sezonowy skok przyrostów MC jest poprzedzony przez podniesienie poziomu IGF-1 w osoczu. Ponadto wzrost poziomu IGF-I jest zależny od długości dnia. Porównując dane dotyczące poziomu IGF-I w surowicy i przyrostów sezonowych obser-

wowanych u gatunków jeleniowatych pochodzących ze strefy umiarkowanej i tropikalnej okazuje się, że sezonowy wzrost poziomu IGF-I ma miejsce tylko u zwierząt wykazujących sezonowy skok przyrostów. Stąd podniesienie poziomu IGF-I wydaje się bardzo skorelowane z sezonowym wznowieniem szybkiego wzrostu wiosną następującego po zimowym zastoju (56).

Badano także wpływ T na wiązanie czynników IGF-I oraz IGF-II w rosnącym porożu dorosłych danieli zwyczajnych (*Dama dama*). W grupie zwierząt, którym podawano T, zaobserwowano odmienny przebieg wiązania IGF-I w poszczególnych partiach rosnącego poroża w stosunku do grupy kontrolnej. Natomiast podawanie T nie miało wpływu na tempo wiązania IGF-II. Wnioskować stąd można, że regulacja procesu wzrostu i kostnienia poroża przez T może być powiązana z działaniem czynnika IGF-I (16).

### Antyandrogeny

Analizowano wpływ podawania antyandrogeny, jakim jest octan cyproteronu (CA), na rozwój poroża (5). W doświadczeniu przeprowadzonym na 3 bykach jelenia szlachetnego podawano CA w odstępach tygodniowych, lecz początek podawania przypadł w różnych terminach. Pierwszy byk otrzymywał dawki CA od połowy października, drugi od końca listopada, a trzeci od końca stycznia. Wszystkie byki zrzuciły swoje poroża w terminach od 17 do 22 dni od podania pierwszej dawki CA. U wszystkich samców wystąpił potem okres intensywnego wzrostu nowego poroża. W wyniku przeprowadzenia tego eksperymentu stwierdzono, że tylko u byka, któremu podawano CA najszybciej, czyli już od połowy października, wystąpiły 2 cykle poroża w jednym roku. Wnioskować więc można, że kiedy CA jest podawane w terminie przypadającym na połowę okresu skostniałego poroża, powoduje to wystąpienie dodatkowego cyklu. CA podane w późniejszym terminie może powodować jedynie wydłużenie cyklu (29). Natomiast doświadczenie przeprowadzone na 6 wykastrowanych danielach wykazało hamujący wpływ podawania octanu cyproteronu na rozwój następnego poroża. Podawanie CA (1000 mg w dawce) rozpoczęto na 2 dni przed kastracją, a następnie powtarzano co dwa dni do 22. dnia doświadczenia. Po tym okresie zmniejszono częstotliwość podawania CA do jednej dawki tygodniowo i kontynuowano tę procedurę do 270. dnia trwania doświadczenia. W tym samym cyklu pobierano próbki krwi do oznaczania stężenia T, androstendionu, IGF-1, kortyzolu (CORT), hormonu folikulotropowego (FSH) oraz hormonu luteinizującego (LH). Wszystkie byki (zarówno poddawane procedurze doświadczałnej, jak i te z grupy kontrolnej) zrzuciły poroże. Nowe poroże zaczęły nakładać tylko 4 z 6 byków doświadczalnych i wszystkie 6 z grupy kontrolnej. Poziom T był u wszystkich zwierząt niski (od 0,01 do 0,2 ng/ml),

ale istotnie wyższy w grupie kontrolnej. W obu grupach chwilowy wzrost poziomu T nastąpił w momencie zrzucania poroża i jednoczesnego inicjowania wzrostu nowego, przy czym wzrost ten był istotnie wyższy w grupie kontrolnej. Poziom IGF-I gwałtownie wzrastał w momencie wzrostu nowego poroża, ale nie zanotowano istotnych różnic między grupami. W wyniku przeprowadzonego doświadczenia okazało się, że poroża nałożone przez byki w grupie kontrolnej były istotnie większe niż w grupie doświadczalnej. Analiza statystyczna wykazała istnienie istotnej, dodatniej korelacji między wielkością poroża a stężeniem T. Nie było natomiast takiej zależności pomiędzy wielkością poroża a IGF-1. Biorąc pod uwagę fakt, że tylko 4 z 6 byków doświadczalnych nałożyły nowe poroże, wnioskować można, że istnieje pewien minimalny poziom progowy androgenów niezbędny do zainicjowania ponownego wzrostu poroża oraz że w tym mechanizmie nie pośredniczy IGF-I. Biologiczna rola niskiego poziomu androgenów może polegać na uwrażliwieniu komórek poroża na stymulujący efekt IGF-I (5).

Badano wpływ CA na rozwój poroża także u innych gatunków jeleniowatych. Żyjące w Ameryce Południowej pudu południowe (*Pudu puda*) różnią się od jeleni właściwych występowaniem nie jednego, ale dwóch sezonowych szczytów poziomu LH i T w ciągu roku, czym są podobne do sarny europejskiej. W celu zbadania reakcji pudu na zmiany poziomu androgenów 5 dorosłym samcom posiadającym twarde poroże podawano CA ( $2 \times$  w tygodniu po 50 mg/osobnika) domięśniowo przez 3 tygodnie począwszy od 19 lutego (późne lato na półkuli południowej). Ponadto 4 inne dorosłe osobniki stanowiły grupę kontrolną. U byków, którym aplikowano CA, poroże zostało zrzucone średnio już w 3 tygodnie po rozpoczęciu podawania CA i nowe poroże rozpoczęło wzrost prawie natychmiast. Poroże osiągnęło około 5 cm długości zanim skończyło wzrost pod koniec kwietnia, kiedy uległo mineralizacji i zostało wytarte. CA nie miało natomiast wpływu na już spadający poziom LH. Poziom T w grupie kontrolnej wzrastał od 15 lutego, podczas gdy u byków doświadczalnych pozostawał obniżony aż do 21 marca. Wynika z tego, że cykl poroża u pudu południowego jest bardzo wrażliwy na manipulacje poziomem androgenów (11).

W innym doświadczeniu wykazano, że wstrzyknięcie 10 mg kwasu retinowego (RA) do bocznej partii rosnącego pierwszego poroża u samców danieli może powodować przyspieszenie tempa podziału komórek ochrzęstnej (30).

### Hormony i enzymy wątrobowe

Eiben i wsp. (15) zwrócili uwagę na zmiany poziomu hormonów i enzymów wątrobowych w trakcie trwania procesu tworzenia poroża u danieli zwyczajnych. Zaobserwowano, iż poziom kalcytriolu oraz fosfatazy zasadowej (ALP) wzrastał i osiągał poziom maksymal-

ny w lipcu, kiedy to zachodziła mineralizacja poroża. Natomiast poziom Ca oraz kalcydiolu w surowicy nie podlegał wahaniom sezonowym (15). Dalsze badania wskazały na istotną rolę ALP jako czynnika powodującego wzrost zawartości P nieorganicznego oraz zniesienia działania inhibitorów mineralizacji, takich jak pirofosforany (57). Podkreślenia wymaga fakt występowania bardzo dużego zapotrzebowania na składniki mineralne w trakcie rozwoju poroża, które przekracza bieżące pobieranie tych składników z dostępnego pokarmu. Prowadzi to do występowania zjawiska odwracalnej sezonowej osteoporozy (6).

### Hormony stresu

Powszechnie wiadomo, że nadmiar glikokortykoidów indukuje apoptozę osteoblastów i osteocytów w kości beleczkowej u zwierząt i ludzi, co może doprowadzić do niemal całkowitego ich usunięcia i braku tworzenia się nowej kości. Dodatkowo glikokortykoidy powodują niedobór hormonów płciowych i zmieniają metabolizm witaminy D, która jest coraz powszechniej uznawana za niezwykle ważny hormon regulujący gospodarkę wapniową (1), co prowadzi do szkodliwego wpływu na wzrost i integralność szkieletu. Podwyższone stężenie glikokortykoidów modyfikuje szlak GH/IGF-I na różnych poziomach, hamując wzrost. Charakterystyczny behavior jeleniowatych wykazywany przed i podczas okresu godowego, kiedy to samce ustanawiają hierarchię poprzez okazywanie uległości i dominacji wiąże się często z zachowaniami agonistycznymi. Czescy badacze (2, 3) wykazali, że im wyższy poziom agresji, tym wyraźniejsza relacja między pozycją społeczną osobnika a terminami wycierania i zrzucania poroża. Częstotliwość reakcji agonistycznych wzrasta wraz z liczebnością osobników w ugrupowaniu. Co ciekawe, jelenie o wyższym statusie w grupie były zaangażowane w większości interakcji, o pośredniej pozycji w mniej niż połowie, zaś podrzędne w pięć razy mniej niż te o najwyższej randze. Skład grupy zatem ma istotne znaczenie na zachowania agresywne zwierząt tworzących stado.

W eksperymencie polegającym na zwiększeniu ugrupowania jeleni udowodniono zwiększenie agonistycznej aktywności osobników o najwyższym statusie. Ich agresja była skierowana najczęściej w stronę zwierząt o niższej pozycji. Jelenie o pośrednim statusie wykazywały obniżoną liczbę agonistycznych zachowań nawet, gdy zwiększył się rozmiar grupy. Relacje tego typu mogą mieć wpływ na wzrost poroża, które jest konsekwencją poprzedniej pozycji społecznej a nie odwrotnie. W innych badaniach potwierdzono, że czas kostnienia poroża jest związany z wygranymi w spotkaniach agonistycznych, a także z MC zwierząt. Wpływ pozycji społecznej i momentu wycierania poroża jest mniej skomplikowany, ponieważ pozbywanie się scypułu występuje w czasie sezonowo podwyższonych stężeń T. Efekty stymulujące interakcje spo-

łeczne wśród dominujących samców prawdopodobnie podnoszą poziom T. W rezultacie czyszczenie poroża może nastąpić wcześniej u dominantów, a później u zdominowanych (2).

Postanowiono również udowodnić relację między statusem społecznym a stężeniem T we krwi jeleni. W eksperymencie dodano kilka osobników młodych do stabilnej grupy jeleni dojrzałych. Nie zmieniło to hierarchii w stadzie, jednak duża część agonistycznych zachowań dorosłych osobników ukierunkowana została w stronę młodszych samców, a nie do potencjalnych rywali charakteryzujących się podobnymi wymiarami ciała. W konsekwencji ogólna liczba interakcji, mimo że nie zmieniła się, to między osobnikami dorosłymi spadła, ponieważ część agresywnych zachowań była wobec młodszych byków. Spowodowało to obniżenie CORT, a co idzie za tym – stresu. Ponadto, kiedy dorosłe osobniki były w grupie bez młodzieży, stosunek dominacji do stężenia T był ujemny, zaś po dodaniu młodszych osobników uległ wzrostowi. Stres społeczny u dorosłych samców był kosztem dominacji, a nie konsekwencją podporządkowania. Obecność słabszych jednostek stworzyła sytuacje, w której dominujące samce atakowały inne z niskim ryzykiem porażki (2).

Ponadto niektórzy badacze twierdzą też, że w wyniku interakcji agonistycznych podczas wzrostu poroża byki nabierają doświadczenia, co może skutkować w przyszłości unikaniem osobników o większym porożu podczas okresu godowego (2).

Okazuje się jednak, że na przedwczesne wytarcie poroża mogą mieć wpływ także inne niż poziom T czynniki – np. stres. Byki daniela zwyczajnego utrzymywane w warunkach fermowych, które zostały poddane czynnikowi stresowemu polegającemu na przepędzeniu na inną kwaterę wytarły poroże na drugi dzień po zadziałaniu tego stresora (7). Także w tym przypadku wytarte przedwcześnie poroże wykazywało oznaki niedojrzałości.

Czynniki stresowe mogą mieć różny charakter, np. połączenie z inną grupą byków (wszystkie zwierzęta miały obcięte poroża). Stresorem w tym wypadku był brak możliwości manifestowania swej pozycji społecznej w ugrupowaniu. W doświadczeniu tym nastąpiło zahamowanie zrzucenia pozostałości poroża u byka dominującego i ustępującego, przy równoczesnym braku zmian cykliczności poroża u osobników zajmujących pośrednie pozycje hierarchiczne (66).

Analizie poddano też wpływ cyklu fotoperiodycznego na zawartość androgenów w surowicy krwi byków daniela zwyczajnych. Cykl był sztucznie przyspieszany z początkowych sześciu miesięcy (3 cykle) do czterech (kolejne 3 cykle), a następnie do 3 miesięcy. Badano zawartość T oraz 5-alfa-dihydrotestosteronu (DHT). Ustalono, że progi wartości dla wpływu T i DHT na cykl wzrostu poroża były podobne jak oznaczone wcześniej dla byków bytujących w warunkach natu-

ralnych. Poroże było zrzucane, kiedy poziom T opadał poniżej 3 ng/ml, a scypuł był wycierany przy wzroście poziomu T i DHT od 5 do 7 ng/ml. We wszystkich przypadkach amplituda wahań poziomu androgenów była jednak niższa niż obserwowana w warunkach naturalnych (47). Z kolei u reniferów (*Rangifer tarandus*) czas trwania spermatogenezy i cyklu testosteronowego jest krótki i odwrotnie proporcjonalny do długiego okresu spędzanego bez poroża (33). Dorosłe samce zrzucają poroże zaraz po rui (październik/listopad), kiedy to zaczyna się okres zatrzymania albo bardzo powolnego wzrostu nowego poroża. Proces ten przyspiesza w kwietniu i osiąga swoją kulminację w sierpniu. Wycieranie poroża następuje w sierpniu, kiedy obserwowana jest maksymalna zawartość testosteronu (30-60 ng/ml) w surowicy (27).

Interesującym zagadnieniem byłoby także szczegółowe wyjaśnienie sposobu regulacji cyklu poroża u samic reniferów, gdyż jest to jedyny przypadek wśród jeleniowatych, gdzie także samice je tworzą. Zaobserwowano, że samice również charakteryzują się cyklicznością tego procesu – cielne łanie zrzucają poroże kilka dni po urodzeniu cieląt (tj. w czerwcu), a samice jałowe znacznie wcześniej (20). Istnieją sugestie, że zróżnicowanie to stanowi specyficzne przystosowanie, które ma zapewnić cielnym łaniom wyższą pozycję w hierarchii stada, co ma zasadnicze znaczenie w warunkach trudnego dostępu do pokarmu, jakie panują na terenach bytowania tego gatunku (17). Przypuszcza się, że wycieranie poroża u samic może być wywoływane przez obecność dużych ilości E wydzielanego w czasie rui, natomiast jego zrzucanie może być hamowane przez progesteron wydzielany w czasie ciąży. Badania wykonane w Popielnie potwierdziły działanie tych hormonów także na kastrowane samce jelenia szlachetnego (27).

Przedstawione badania potwierdzają, że proces tworzenia specyficznej tkanki, jaką jest poroże, jest regulowany przez cały szereg synergistycznie oddziałujących na siebie czynników hormonalnych. Dotychczasowe badania pozwalają na wyciągnięcie pewnych ogólnych wniosków, choć istnieją różnice w przebiegu tego procesu pomiędzy poszczególnymi gatunkami rodziny jeleniowatych. Przyjmuje się, że wysoki poziom hormonu luteinizującego towarzyszy okresowi szybkiego wzrostu poroża. Hormon ten jest wydzielany przez przedni płat przysadki mózgowej, a na jego wydzielanie ma wpływ gonadoliberyna wytwarzana przez podwzgórze, które pod wpływem zmieniającego się fotoperiodu wykazuje funkcję regulacyjną. Działający antagonistycznie do hormonu luteinizującego testosteron, wydzielany przez jądra oraz korę nadnerczy, odgrywa natomiast główną rolę w wycieraniu poroża. Jego wysoki poziom rejestrowany jest właśnie w tym okresie oraz w trakcie samego sezonu godowego. Jednakże to nie tylko męski hormon płciowy oddziałuje na wzrost poroża, ale również, co

ciekawe, estradiol i z pewnością wiele innych, do tej pory niepoznanych czynników. Poroża zatem mają ogromny potencjał, aby służyć jako model do regeneracji i regulacji wzrostu kości poprzez wiele procesów hormonalnych, jak również w innych dziedzinach badań biomedycznych.

## Piśmiennictwo

- Bandeira F., Lazaretti-Castro M., Bilezikian J.: Hormones and bone. *Arq. Bras. Endocrinol. Metab.* 2010, 54 (2).
- Bartoš L., Bubenik G. A.: Relationships between rank-related behaviour, antler cycle timing and antler growth in deer: behavioural aspect. *Anim. Prod. Sci.* 2011, 51, 303-310.
- Bartoš L., Bubenik G. A., Kuzmova E.: Endocrine relationships between rank-related behavior and antler growth in deer. *Front Biosci.* 2012, E4, 1111-1126.
- Bartoš L., Schams D., Bubenik G. A.: Testosterone, but not IGF-1, LH, prolactin or cortisol, may serve as antler-stimulating hormone in red deer stags (*Cervus elaphus*). *Bone* 2009, 44 (4), 691-698.
- Bartoš L., Schams D., Kierdorf U., Fischer K., Bubenik G. A., Siler J., Losos S., Tomanek M., Lastovkova G. A.: Cyproterone acetate reduced antler growth in surgically castrated fallow deer. *J. Endocrinol.* 2000, 164, 87-95.
- Baxter B. J., Andrews R. N., Barrell G. K.: Bone turnover associated with antler growth in red deer (*Cervus elaphus*). *Anat. Rec.* 1999, 256, 14-19.
- Bogdaszewski P., Janiszewski P., Steiner Z., Bogdaszewski M.: Stress as a factor stimulating premature velvet shedding of farmed fallow deer. 10<sup>th</sup> International Conference on Behaviour, Physiology and Genetics of Wildlife, Book of abstract, Berlin 2015, 34.
- Brown R. D., Chao C. C., Faulkner L. W.: Hormone levels and antler development in white-tailed and sika fawns. *Comp. Biochem. Physiol.* 1983, 75a, 3, 385-390.
- Bubenik G. A.: Deer antler – a wonder of nature: structure and function of antlers, regulation of their development, and their potential in medicine. [w:] *Antler science and product technology* (Sim J. S., Sunwoo H. H., Hudson R. J., Jeon B. T. (red.): *Antler Science and Production Technology Research Centre*. Edmonton, Canada 2001, s. 3-13.
- Bubenik G. A., Bubenik A. B. (red.): *Horns, pronghorns, and antlers*. Springer, New York 1990.
- Bubenik G. A., Reyes E., Schams D., Lobos A., Bartos L., Koerner F.: Effect of antiandrogen cyproterone acetate on the development of the antler cycle in Southern pudu (*Pudu pudu*). *J. Exp. Zool.* 2002, 292 (4), 393-401.
- Bubenik G. A., Smith P. S., Schams D.: The effect of orally administered melatonin on the seasonality of deer pelage exchange, antler development, LH, FSH, prolactin, testosterone, T3, T4, cortisol and alkaline phosphatase. *J. Pineal Res.* 1986, 3, 331-349.
- Cappelli J., Ceacero F., Landete-Castillejos T., Gallego L., Garcia A.: Smaller does not mean worse: variation of roe deer antlers from two distant populations in their mechanical and structural properties and mineral profile. *J. Zool.* 2020, 311, 66-75.
- Carani C., Qin K., Simoni M., Faustini-Fustini M., Serpente S., Boyd J., Korach K. S., Simpson E. R.: Effect of testosterone and estradiol in a man with aromatase deficiency. *New Engl. J. Med.* 1997, 337, 91-95.
- Eiben B., Scharla S., Fischer K., Schmidt-Gayk H.: Seasonal variations of serum 1,25-dihydroxyvitamin D3 and alkaline phosphatase in relation to the antler formation in the fallow deer (*Dama dama*). *Acta Endocrinol.* 1984, 107 (1), 141-144.
- Elliot J. L., Oldham J. M., Asher G. W., Molan P. C., Bass J. J.: Effect of testosterone on binding of insulin-like growth factor I (IGF-I) and IGF-II in growing antlers of fallow deer (*Dama dama*). *Growth regulation* 1996, 6 (4), 214-221.
- Espmark Y.: Antler shedding in relation to parturition in female reindeer. *J. Wildl. Manag.* 1971, 35 (1), 175-177.
- Feng J. Q., Chen D., Esparza J., Harris M. A., Mundy G. R., Harris S. E.: Deer antler tissue contains two types of bone morphogenetic protein 4 mRNA transcripts. *Biochim. Biophys. Acta* 1995, 1263, 163-168.
- Feng J. Q., Chen D., Ghosh-Choudhury N., Esparza J., Mundy G. R., Harris S. E.: Bone morphogenetic protein 2 transcripts in rapidly developing deer antler tissue contain an extended 5 non-coding region arising from a distal promoter. *Biochim. Biophys. Acta* 1997, 1350, 47-52.
- Flerow K. K.: *Fauna SSSR. Mlekopitajuszczije I. Kabargi i olieni*. 1952.
- Fletcher T. J.: The induction of male sexual behavior in red deer (*Cervus elaphus*) by the administration of testosterone to hinds and estradiol-17 to stags. *Horm. Behav.* 1978, 11, 74-88.
- Fletcher T. J., Short R. V.: Restoration of libido in castrated red deer stag (*Cervus elaphus*) with oestradiol 17beta. *Nature* 1974, 248, 616-618.
- Goss R. J.: Inhibition of growth and shedding of antlers by sex hormones. *Nature* 1968, 220, 83-85.
- Goss R. J. (ed.): *In Deer antlers. Regeneration, function, and evolution*. Academic Press: New York 1983.
- Gutierrez G.: Identification of a novel bone derived growth regulatory factor which is expressed in osteoclasts. *J. Bone Miner. Res.* 1993, 8, S117.
- Hanzal V., Janiszewski P., Tajchman K., Kosinova K.: The correlation between mandibular length versus body mass and age in the European roe deer (*Capreolus capreolus* L.). *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2017, 15 (4), 1623-1632.
- Jaczewski Z.: Poroże jeleniowatych. PWRiL, Warszawa 1981.
- Jaczewski Z.: The effects of changes in length of daylight on the growth of antlers in the deer (*Cervus elaphus* L.). *Folia Biol. (Krakow)* 1954, 2, 133-143.
- Jaczewski Z., Giżejewski Z., Bartecki R.: The effect of cyproterone acetate on the antler cycle in red deer (*Cervus elaphus* L.). *Repr. Biol.* 2004, 4 (2), 165-176.
- Kierdorf U., Bartos L.: Treatment of the growing pedicle with retinoid acid increased the size of the first antlers in fallow deer (*Dama dama*). *Comp. Biochem. Physiol. C Pharmacol. Toxicol. Endocrinol.* 1999, 124 (1), 7-9.
- Kolesnikov V. V., Kozlovski I. S.: Geographical variation of antler morphology of moose (*Alces alces*) in Russia. *Acta Theriol.* 2014, 59, 443-448.
- Landete-Castillejos T., Kierdorf H., Gomez S., Luna S., Garcia A. J., Cappelli J., Pérez-Serrano M., Pérez-Barberia J., Gallego L., Kierdorf U.: Antlers-evolution, development, structure, composition, and biomechanics of an outstanding type of bone. *Bone* 2019, 128, 115046.
- Leader-Williams N.: Age-related changes in the testicular and antler cycles of reindeer *Rangifer tarandus*. *J. Reprod. Fertil.* 1979, 57, 117-126.
- Li C., Littlejohn R. P., Suttie J.: Effects of insulinlike growth factor 1 and testosterone on the proliferation of antlerogenic cells in vitro. *J. Exp. Zool.* 1999, 284, 82-90.
- Lincoln G. A.: An effect of the epididymis on the growth of antlers of castrated red deer. *J. Reprod. Fertil.* 1975, 42, 159-161.
- Lincoln G. A.: Puberty in a seasonally breeding male the red deer stag (*Cervus elaphus*). *J. Reprod. Fert.* 1971, 25, 41-54.
- Lincoln G. A., Kay R. N.: Effects of season on the secretion of LH and testosterone in intact and castrated red deer stags (*Cervus elaphus*). *J. Reprod. Fertil.* 1979, 55, 75-80.
- Morishima A., Grumbach M. M., Simpson E. R., Fisher C., Qin K.: Aromatase deficiency in male and female siblings caused by a novel mutation and the physiological role of estrogens. *J. Clin. Endocrinol. Metab.* 1995, 80, 3689-3698.
- Mundy G. R., Gutierrez G., Gallwitz W., Feng J., Chen D., Garrett R., Harris S.: Antler-derived bone growth factors and their potential for use in osteoporosis. [w:] Sim J. S., Sunwoo H. H., Hudson R. J., Jeon B. T. (red.): *Antler science and product technology*. Antler Science and Production Technology Research Centre, Edmonton, Kanada 2001, s. 171-187.
- Muir D. P.: Studies on the growth and compositional development of antlers in red deer (*Cervus elaphus*). A thesis submitted in partial fulfilment of the requirements for the degree of Doctor of Philosophy in the University of Canterbury, Lincoln College 1985.
- Muir P. D., Sykes A. R., Barrell G. K.: Changes in blood content and histology during growth of antlers in red deer (*Cervus elaphus*) and their relationship to plasma testosterone levels. *J. Anat.* 1988, 158, 31-42.
- Piekarczyk P., Tajchman K., Belova O., Wójcik M.: Crop damage by wild boar (*Sus scrofa* L.) depending on the crop composition in Central-Eastern Poland. *Balt. For.* 2021, 27, 1.
- Price J., Allen S.: Exploring the mechanisms regulating regeneration of deer antlers. *Phil. Trans. R. Soc. Lond. B* 2004, 359, 809-822.
- Price J. S., Nicholls B., Lanyon L. E., Allen S. P.: Estrogen rapidly induces bone formation in regenerating deer antlers. *Bone* 2002, 30, 10S.
- Price J. S., Oyajobi B. O., Orejfo R. O. C., Russel R. G. G.: Cells cultured from the growing tip of red deer antler express alkaline phosphatase and proliferate in response to insulin-like growth factor. *J. Endocrinol.* 1994, 143, R9-R16.
- Riggs B. L., Khosla S., Melton L. J.: Sex steroids and the construction and conservation of the adult skeleton. *Endocrinol. Rev.* 2002, 23, 279-302.
- Rolf H. J., Fischer K.: Serum testosterone, 5-alpha-dihydrosterone and different sex characteristics in male fallow deer (*Cervus dama*): a long term experiment with accelerate photoperiods. *Comp. Biochem. Physiol. A. Physiology.* 1996, 115 (3), 207-221.
- Rolf H. J., Kierdorf U., Kierdorf H., Schulz J., Seymour N., Schliephake H., Napp J., Niebert S., Wolfel H., Wiese K. G.: Localization and characterization of STRO-1<sup>+</sup> cells in the deer pedicle and regeneration antler. *PLoS ONE* 2008, 3 (4), 2064.

49. *Sadighi M., Haines S. R., Skottner A., Harris A. J., Suttie J. M.*: Effects of insulin-like growth factor-I (IGF-I) and IGF-II on the growth of antler cells in vitro. *J. Endocrinol.* 1994, 143, 461-469.
50. *Sadighi M., Li C., Littlejohn R. P., Suttie J. M.*: Effects of testosterone either alone or with IGF-I on growth of cells derived from the proliferation zone of regenerating antlers in vitro. *Growth Horm. IGF Res.* 2001, 11, 240-246.
51. *Sempere A. J., Boissin J.*: Neuroendocrine and endocrine control of the antler cycle in roe deer, [w:] *Brown R. D. (red.): Antler Development in Cervidae.* Caesar Kleberg Wildlife Research Institute, Kingsville 1982.
52. *Suttie J. M., Fennessy P. F., Corson I. D., Laas F. J., Crosbie S. F., Butler J. H., Gluckman P. D.*: Pulsatile growth hormone, insulin-like growth factors and antler development in red deer (*Cervus elaphus scoticus*) stags. *J. Endocrinol.* 1989 1, 2, 351-360.
53. *Suttie J. M., Fennessy P. F., Crosbie S. F., Corson I. D., Laas 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. *J. Endocrinol.* 1991, 131 (3), 467-474.
54. *Suttie J. M., Gluckman P. D., Butler J. H., Fennessy P. F., Corson I. D., Laas F. J.*: Insulin-like growth factor 1 (IGF-1) antler-stimulating hormone? *Endocrinology* 1985, 116, 846-848.
55. *Suttie J. M., Lincoln G. A., Kay R. N. B.*: Endocrine control of antler growth in red deer stags. *J. Reprod. Fert.* 1984, 71, 7-15.
56. *Suttie J. M., White R. G., Manley T. R., Breier B. H., Gluckman P. D., Fennessy P. F., Woodford K.*: Insulin-like growth factor 1 and growth seasonality in reindeer (*Rangifer tarandus*) – comparison with temperate and tropical cervids. *Rangifer* 1993, 13 (2), 91-97.
57. *Szuwart T., Kierdorf H., Kierdorf U., Althoff J., Clemen G.*: Tissue differentiation and correlated changes in enzymatic activities during primary antler development in fallow deer (*Dama dama*). *Anat. Rec.* 1995, 243, 413-420.
58. *Tajchman K., Bogdaszewski M., Kowalczyk-Vasilev E.*: Effects of supplementation with different levels of calcium and phosphorus on mineral content of first antler, bone, muscle, and liver of farmed fallow deer (*Dama dama*). *Can. J. Anim. Sci.* 2020, 100 (1), 17-26.
59. *Tajchman K., Gawryluk A., Fonseca C.*: Predicting wildlife-vehicle collisions in an urban area by the example of Lublin in Poland. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2020, 18 (1), 1981-1997.
60. *Tajchman K., Steiner-Bogdaszewska Ż., Kowalczyk-Vasilev E., Dąbrowski R.*: Effect of Ca and P supplementation on the haematological parameters and content of selected minerals in the blood of young farmed fallow deer males (*Dama dama*). *Biologia (Bratisl.)* 2020, 75 (3), 401-411.
61. *Tajchman K., Steiner-Bogdaszewska Ż., Żółkiewski P.*: Requirements and role of selected micro and macro elements in nutrition of cervids (*Cervidae*) – review. *Appl. Ecol. Environ. Res.* 2018, 16 (6), 7669-7686.
62. *Tajchman K., Ukalska-Jaruga A., Bogdaszewski M., Pecio M., Dziki-Michalska K.*: Accumulation of toxic elements in bone and bone marrow of deer living in various ecosystems. A case study of farmed and wild-living deer. *Animals* 2020, 10 (11), 2151.
63. *Tajchman K., Ukalska-Jaruga A., Bogdaszewski M., Pecio M., Janiszewski P.*: Comparison of the accumulation of macro- and microelements in the bone marrow and bone of wild and farmed red deer (*Cervus elaphus*). *BMC Vet. Res.* 2021, 17, 324.
64. *Tajchman K., Ukalska-Jaruga A., Ceacero F., Janiszewski P.*: Concentration of potentially toxic elements in farmed fallow deer antlers depending on diet and age. *Animals* 2023, 13 (22), 3468.
65. *Tajchman K., Ukalska-Jaruga A., Ceacero F., Pecio M., Steiner-Bogdaszewska Ż.*: Concentration of macroelements and trace elements in farmed fallow deer antlers depending on age. *Animals* 2022, 12 (23), 3409.
66. *Topiński P.*: Abnormal antler cycles in deer as a result of stress inducing factor. *Acta Theriol.* 1975, 20-21, 267-279.

**Autor korespondencyjny: dr hab. inż. Katarzyna Tajchman, prof. UP, ul. Akademicka 13, 20-950 Lublin; e-mail: katarzyna.tajchman@up.lublin.pl**