

# Efectos ambientales y parámetros genéticos de variables de crecimiento para un rebaño de ciervo rojo (*Cervus elaphus*) en cautiverio

## Environmental effects and genetic parameters on growth traits for a herd of farmed red deer (*Cervus elaphus*)

Rodolfo Ramírez-Valverde<sup>a</sup>, Alejandra Sánchez-Cervantes<sup>b</sup>, José G. García-Muñoz<sup>a</sup>, Rafael Núñez-Domínguez<sup>a</sup>, Vicente Lemus-Ramírez<sup>b</sup>

### RESUMEN

El objetivo fue estimar efectos ambientales y parámetros genéticos de variables de crecimiento en un rebaño de ciervo rojo en cautiverio de la zona templada del centro de México. Los animales crecieron en un sistema de pastoreo rotacional intensivo de praderas templadas mixtas de gramíneas y leguminosas. Las variables evaluadas fueron los pesos al nacimiento (PN), al destete ajustado a 100 d (PD) y al año (PA). Los análisis fueron realizados mediante el programa MTDFREML. Los modelos animales finales consideraron el efecto fijo de año-sexo, y la edad de la madre al parto como covariable para PN y PD, y los efectos genéticos aleatorios directo (PN, PD y PA) y materno (PD). Las medias y desviaciones estándar de PN, PD y PA fueron  $8.7 \pm 1.2$ ,  $42.4 \pm 5.6$  y  $80.8 \pm 13.3$  kg. Los machos fueron más pesados ( $P < 0.05$ ) que las hembras (4.6, 9.9 y 21.9 %, para PN, PD y PA). En todas las características se detectaron diferencias entre grupos contemporáneos ( $P < 0.05$ ). El efecto lineal de edad de la madre al parto fue importante ( $P < 0.05$ ) para PN y PD. Los valores estimados de heredabilidad directa fueron  $0.00 \pm 0.08$ ,  $0.41 \pm 0.33$  y  $0.17 \pm 0.15$ , para PN, PD y PA; mientras que la heredabilidad materna de PD fue  $0.22 \pm 0.16$ . Con base en la variabilidad genética aditiva estimada de PD y PA, los resultados sugieren la posibilidad de mejoramiento genético en estas características por medio de selección; sin embargo, estos resultados no son concluyentes, debido a la limitada cantidad y calidad de la información utilizada.

**PALABRAS CLAVE:** *Cervus elaphus*, Modelo animal, Heredabilidad.

### ABSTRACT

The objective was to estimate environmental effects and genetic parameters on growth traits in a flock of farmed red deer of the central Mexican highland. Animals were raised on an intensive rotational grazing system of grass-legume mixed temperate pastures. Evaluated traits were birth (BW), weaning adjusted to 100 d (WW) and yearling (YW) weights. Analyses were performed using the MTDFREML program. Final univariate animal models considered the fixed effect of sex-year, and calving age as a covariate for BW and WW, and the random direct (BW, WW and YW) and maternal (WW) genetic effects. Means and standard deviations for BW, WW and YW were  $8.7 \pm 1.2$ ,  $42.4 \pm 5.6$  and  $80.8 \pm 13.3$  kg. Males were higher ( $P < 0.05$ ) than those of females (4.6, 9.9 and 21.9 %, for BW, WW and YW). There were differences between contemporary groups for all traits ( $P < 0.05$ ). The linear effect of hind calving age was important ( $P < 0.05$ ) for both BW and WW. Estimates of direct heritability were  $0.00 \pm 0.08$ ,  $0.41 \pm 0.33$  and  $0.17 \pm 0.15$  for BW, WW and YW. Maternal heritability of WW was  $0.22 \pm 0.16$ . Based on the estimated genetic additive variability of WW and YW in this herd, the results suggest the possibility for genetic improvement of those traits through selection; however, these results are not definitive given the limited quantity and quality of the used information.

**KEY WORDS:** *Cervus elaphus*, Animal model, Heritability.

Recibido el 7 de octubre de 2010. Aceptado el 9 de febrero de 2011.

<sup>a</sup> Departamento de Zootecnia, Posgrado en Producción Animal, Universidad Autónoma Chapingo, Carretera México-Texcoco km 38.5. Chapingo, Estado de México. 56230. rodolfoforv@correo.chapingo.mx. Correspondencia al primer autor.

<sup>b</sup> Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Animal en Altiplano, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia de la UNAM.

Los ciervos evolucionaron durante el periodo medio del Mioceno de hace 16 millones de años<sup>(1)</sup>. La mayoría de las especies animales de interés zootécnico han sido domesticadas por miles de años, mientras que los ciervos han sido utilizados durante los 40 años más recientes. La utilización de ciervos en confinamiento comenzó a principios de 1970 en Nueva Zelanda, el Reino Unido y Australia<sup>(2,3,4)</sup>, y actualmente esta especie representa una alternativa para la producción de carne. La carne de ciervo es reconocida en algunos países de Europa como un producto de uso tradicional, que es promovido por su alta calidad y efectos benéficos para la salud humana, debido a su bajo contenido de colesterol<sup>(5)</sup>.

El mejoramiento genético sistemático de razas y líneas de ciervos es probable que en el futuro aumente en importancia, a medida que se agote el suministro internacional de líneas superiores<sup>(6)</sup>. No todos los animales se adaptan exitosamente al cautiverio y uso por los humanos, por lo que es posible que una variación considerable surja en generaciones subsecuentes que permita una respuesta adaptativa al cautiverio<sup>(1)</sup>. La investigación basada en el análisis de registros a nivel de rebaños ha mostrado variación genética considerable para variables de crecimiento en ciervo rojo<sup>(2,3,7)</sup>; sin embargo, las pocas estimaciones realizadas provienen de hatos relativamente pequeños y con poca exactitud en los parámetros genéticos estimados. Adicionalmente, la expresión de la variabilidad genética puede variar con las diferentes condiciones ambientales.

En 1994, el gobierno federal mexicano importó de Nueva Zelanda un rebaño de alrededor de 900 ciervos rojos (*Cervus elaphus*), para promover su cría en cautiverio como una alternativa de diversificación en las empresas de producción ganadera<sup>(8)</sup>. Los animales fueron distribuidos entre varias instituciones de investigación. La producción de ciervo rojo puede ser una buena opción para algunos pequeños productores o para complementar empresas ganaderas convencionales. El número de ganaderos utilizando la producción de ciervos ha aumentado en este país, debido a que los productores reconocen el beneficio económico de su uso potencial.

Cervidae evolved during the mid-Miocene period about 16 million years ago<sup>(1)</sup>. Most farmed animal species have been domesticated for thousands of years whilst deer have been farmed for less than 40 yr. Deer farming started at the beginning of 1970 in New Zealand, the United Kingdom and Australia<sup>(2,3,4)</sup>, and currently this species represents an alternative for meat production. Venison is well known in Europe as a traditional meat product, promoted as a top-quality food for health-conscious consumers because of its low cholesterol nutritional profile<sup>(5)</sup>.

Systematic genetic improvement within and among current breeds and strains of deer is likely to become increasingly important as international sources of superior strains become exhausted<sup>(6)</sup>. Not all animals adapt successfully to captivity and human use, and considerable variation can arise in subsequent generations enabling adaptive responses to farming<sup>(1)</sup>. Analyses of research and farm records have shown considerable genetic variation of growth traits in red deer<sup>(2,3,7)</sup>; however, the little estimations come from relatively small herds and with low accuracy in the estimated genetic parameters. In addition, the expression of genetic variation is sensitive to different environmental conditions.

In 1994 the Mexican federal government imported a herd of about 900 red deer (*Cervus elaphus*) from New Zealand, to promote deer farming as an alternative form of diversifying livestock production<sup>(8)</sup>. Breeding animals were distributed among different research institutions. Red deer production may be a good option for some small or part-time farming operations and it has become a realistic alternative to complement conventional livestock enterprises. Increasing numbers of farmers are turning to deer production as they recognize the potential economic benefits of farming them.

To date, little has been published about the genetics of production traits for farmed red deer in Mexico<sup>(4)</sup>. Therefore, it is important to evaluate this species under main production systems and identify environmental effects that affect its productivity. Knowledge of genetic and phenotypic parameters

VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA UN REBAÑO DE CIERVO ROJO (*Cervus elaphus*) EN CAUTIVERIO

En México, se ha publicado poco acerca de la caracterización genética para producción en ciervo rojo<sup>(4)</sup>. Por tanto, es importante evaluar esta especie en los principales sistemas de producción e identificar efectos ambientales que afectan su productividad. El conocimiento de parámetros genéticos y fenotípicos es necesario para evaluar las posibilidades de mejoramiento genético en empresas de producción de carne de ciervo, y para proveer a ganaderos y genetistas de herramientas de selección objetivas. El objetivo de este estudio fue estimar efectos ambientales y parámetros genéticos de variables de crecimiento en un rebaño de ciervo rojo en cautiverio de la zona templada del centro de México.

El rebaño de ciervo rojo estudiado fue parte de los animales importados de Nueva Zelanda a México en 1994. Este rebaño fue establecido en el "Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Bovina y Caprina" de la Universidad Nacional Autónoma de México. El lugar está localizado en la región central del país (Tepetzotlán, México, 2,450 msnm, 19° 43' N y 94° 14' O), con clima templado.

Las variables evaluadas fueron los pesos al nacimiento (PN), al destete ajustado a 100 d (PD) y al año (PA). Los registros de pesos usados en los análisis fueron obtenidos de animales nacidos entre 1996 y 2003 (218 machos y 210 hembras), provenientes de 8 sementales y 100 hembras. Las edades de las madres al parto variaron de 23.2 a 126.2 meses (1 a 8 partos). Los registros de crecimiento usados en este estudio fueron 428, 383 y 270 para PN, PD y PA. El archivo de pedigrí incluyó 530 animales nacidos de 1992 a 2003; el número total de sementales y vientres considerados en este estudio fue de 22 y 102, respectivamente.

El rancho experimental de ciervos tuvo 11 divisiones de una hectárea cada uno. Los animales pastorearon todo el año en praderas mixtas de gramíneas y leguminosas, que consistieron aproximadamente de 70 % alfalfa (*Medicago sativa*), y 30 % rye grass (*Lolium perenne*) y orchard grass (*Dactylis glomerata*). El área de pastoreo tuvo riego y fertilización (nitrógeno y fósforo) cuatro veces

is necessary to evaluate possibilities of genetic improvement for deer production enterprises, and to enable farmers and breeders to make objective selection decisions. The objective of this study was to estimate environmental effects and genetic parameters on growth traits in a herd of farmed red deer of the central Mexican highland.

The herd of red deer studied was part of the breeding animals imported from New Zealand to Mexico in 1994. This herd was settled at the research center named: "Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Bovina y Caprina" of the "Universidad Nacional Autónoma de México". The site is located at a central region of the country (Tepetzotlán, México, 2,450 masl, 19° 43' N and 94° 14' W) with a temperate climate.

Traits analyzed were birth (BW), weaning adjusted to 100 d of age (WW) and yearling (YW) weights. Performance records used in the analyses were obtained from animals born between 1996 and 2003 (218 males and 210 females), and were the progeny out of eight stags and 100 hinds. Dam calving age varied from 23.2 to 126.2 mo (calvings from 1 to 8). Growth records used in this study were 428, 383 and 270 for BW, WW and YW. The pedigree file included 530 animals born from 1992 to 2003; the total number of stags and hinds considered in this study were 22 and 102, respectively.

The deer research farm had 11 paddocks of one hectare each. Animals were grazed all year round on temperate grass-legume mixed pastures, consisting approximately of 70 % alfalfa (*Medicago sativa*), and 30 % rye grass (*Lolium perenne*) and orchard grass (*Dactylis glomerata*). The grazing area was irrigated and fertilized (nitrogen and phosphorus) four times during the fall-winter period each year. Animals spent most of the year on grazing pastures, and concentrate supplement was offered only to lactating hinds. After 80 % of the breeding herd have calved (around the beginning of July), concentrate feed containing 14 % CP was offered to the hinds (0.2 to 0.4 kg per animal per day) up to 15 d after weaning. Although calves had access to supplementary feed until weaning, they were not observed consuming the concentrate feed assigned

durante el otoño-invierno de cada año. Los animales estuvieron la mayor parte del año en las praderas, y suplemento concentrado se ofreció sólo a hembras en lactación. Después de que parió el 80 % de las hembras reproductivas (principios de julio), se les ofreció un concentrado alimenticio que contenía 14 % de proteína cruda (0.2 a 0.4 kg por animal por día) hasta 15 días después del destete. Aunque los cervatos tuvieron acceso al alimento suplementario hasta el destete, no se observó consumo del concentrado asignado a sus madres. El amamantamiento de cervatos por hembras diferentes a sus madres se observó pocas veces y por periodos cortos.

Los partos de cada año ocurrieron naturalmente en periodos de dos meses, la mayoría durante junio y julio. Durante los años estudiados, el porcentaje de nacimientos por mes fue 7.6, 67.1, 23.5 y 1.8 para mayo, junio, julio y agosto. La mortalidad promedio al nacimiento fue 8 % y los animales sobrevivientes fueron pesados dentro de las primeras 24 h de nacidos. Durante la época de empadre (octubre a diciembre), las hembras se asignaron en grupos de 30 a 40 con un semental. Al final de la época del empadre, los sementales se removieron de sus respectivos grupos reproductivos y se reunieron para el pastoreo invernal como un solo grupo. Después del destete (aproximadamente a 100 días de edad), los cervatos machos y hembras estuvieron pastoreando como un grupo en divisiones separadas hasta diciembre (aproximadamente a 200 días de edad). Desde enero del año siguiente hasta que los cervatos hembras tuvieron un año de edad pastorearon conjuntamente con el grupo de las hembras adultas, y los machos se asignaron en una división separada como otro grupo.

Durante el tiempo del trabajo, el tamaño del rebaño permaneció relativamente estable, con un promedio de 97 hembras reproductivas. El rebaño tuvo la mayoría de las hembras y machos originales en reproducción, y pocos reemplazos se utilizaron cada año. Como consecuencia, el 65 % de los animales con registros de PN fueron hermanos completos. Los animales nacidos en México y usados como reemplazos fueron seleccionados principalmente con base en su temperamento, salud y apariencia. Hasta

to their dams. Cross-suckling was observed only few times and for short periods of time.

Every year calving took place naturally in periods of two months, mostly during June and July. Considering all years studied, percentage of births per month was 7.6, 67.1, 23.5 and 1.8 % for May, June, July and August. Stillbirths were on average 8 %. Surviving animals were weighed within 24 h of birth. During the breeding season (October to December), hinds were allocated in groups of 30 to 40, and joined with one stag. At the end of the breeding season, stags were removed from their respective breeding group and merged for winter grazing as a single group. After weaning (approximately at 100 d of age), male and female calves were grazed as a single group in a separated paddock until December (approximately at 200 d of age). From January of the following year up until calves were one year old, females joined the group of adult breeding hinds for grazing, and males were allocated in a separate paddock as a single group.

Throughout the years studied, herd size remained relatively stable with an average of 97 breeding hinds. The herd studied had most of the original females and males, with few replacements taking place every year. As a consequence, 65 % of the animals with records of BW were full sibs. Animals born in Mexico and used as replacements have been selected based mainly on temperament, health and body conformation. So far, the criterion used to mate males and females has been to avoid closely related matings.

Statistical analyses to estimate genetic parameters and environmental effects were performed using an animal model and the MTDFREML program<sup>(9)</sup>. For each trait evaluated, a conventional univariate animal model was fit to identify important random and fixed effects ( $P < 0.05$ ).

To select random effects, initial models included direct, maternal and permanent environmental effects for the traits evaluated. The significance of including a random effect in the model was tested using a likelihood ratio test<sup>(10)</sup>. An effect was

VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA UN REBAÑO DE CIERVO ROJO (*Cervus elaphus*) EN CAUTIVERIO

ahora, el criterio usado para asignar machos a las hembras ha sido sólo con el fin de evitar apareamientos entre animales cercanamente emparentados.

Los análisis estadísticos para estimar parámetros genéticos y efectos ambientales se realizaron mediante un modelo animal y el programa MTDFREML<sup>(9)</sup>. En cada característica evaluada, un modelo animal univariado se ajustó para identificar efectos fijos y aleatorios importantes ( $P < 0.05$ ).

Para seleccionar efectos aleatorios en las características evaluadas, los modelos iniciales incluyeron los efectos directos, maternos y ambientales permanentes. La significancia de incluir un efecto aleatorio en el modelo fue probada mediante la prueba de proporción de verosimilitudes<sup>(10)</sup>. Un efecto fue considerado importante cuando su inclusión en el modelo causó un incremento significativo ( $P < 0.05$ ) en el log de verosimilitud, comparado con un modelo en el cual el efecto fue omitido. Cuando -2 veces la diferencia entre el log de verosimilitud fue mayor que un valor crítico de una distribución Ji cuadrada con un grado de libertad, el factor aleatorio adicional se consideró significativo.

Para seleccionar efectos fijos en las características evaluadas, los modelos iniciales incluyeron el sexo del cervato, el año de nacimiento, el orden de nacimiento anual como una covariable o como una variable de clasificación conjuntando los registros de los animales dentro de dos grupos (nacimientos tempranos y tardíos), y edad de la madre al parto (lineal y cuadrática). Para probar la significancia de los efectos, contrastes y sus errores estándar fueron estimados con el programa MTDFREML<sup>(9)</sup>. Se usaron pruebas del estadístico *t* con un grado de libertad para probar la significancia ( $P < 0.05$ ) de contrastes específicos. Para cada variable, si los contrastes fueron estimados como no significativos, el efecto respectivo fue removido del modelo final.

En notación matricial, los modelos finales para PN y PA (modelo 1) y PD (modelo 2) fueron:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e} \text{ (modelo 1)}$$

considered to be important if its inclusion in the model caused a significant increase ( $P < 0.05$ ) in the log likelihood, compared with a model in which the effect was ignored. When -2 times the difference between the log likelihood was greater than a critical value from a chi square distribution with one degree of freedom, the additional random factor was deemed to be significant.

To select fixed effects for the traits evaluated, initial models included calf sex, birth year, birth date as a covariate or as a class variable clustering the animals into two groups (early and late births), and calving age (linear and quadratic). Contrasts and their standard errors to test the significance of fixed effects were estimated with the MTDFREML program<sup>(9)</sup>. A single degree of freedom t-test was used to test the significance ( $P < 0.05$ ) of specific contrasts. For each trait, if contrasts were found non-significant the respective effect was removed from the final model.

In matrix notation, the final models for BW and YW (model 1) and WW (model 2) were:

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e} \text{ (modelo 1)}$$

$$\mathbf{y} = \mathbf{Xb} + \mathbf{Zu} + \mathbf{Mm} + \mathbf{e} \text{ (modelo 2)}$$

where  $\mathbf{y}$  is the vector of performance records;  $\mathbf{b}$  is the vector of fixed year of birth and sex of the calf (contemporary group) effects for the three traits, plus linear covariate of calving age for BW and WW;  $\mathbf{u}$  is the vector of additive genetic effects;  $\mathbf{m}$  is the vector of maternal effects;  $\mathbf{e}$  is the vector of residual effects; and  $\mathbf{X}$ ,  $\mathbf{Z}$ , and  $\mathbf{M}$  are incidence matrices relating performance records to the corresponding vectors. Assumptions in the models were:  $E[\mathbf{y}] = \mathbf{Xb}$ ,  $E[\mathbf{u}] = E[\mathbf{m}] = E[\mathbf{e}] = 0$ , and

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_u^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{I}_n\sigma_e^2 \end{bmatrix} \text{ (modelo 1)}$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{u} \\ \mathbf{m} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A}\sigma_u^2 & \mathbf{A}\sigma_{u-m} & \mathbf{0} \\ \mathbf{A}\sigma_{u-m} & \mathbf{A}\sigma_m^2 & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \mathbf{I}_n\sigma_e^2 \end{bmatrix} \text{ (modelo 2)}$$

$$y = Xb + Zu + Mm + e \text{ (modelo 2)}$$

donde **y** es el vector para los registros de pesos; **b** es el vector de efectos fijos para año de nacimiento y sexo del cervato (grupo contemporáneo) en las tres características, más la covariable lineal de edad de la madre al parto para PN y PD; **u** es el vector de efectos genéticos aditivos directos; **m** es el vector de los efectos genéticos maternos; **e** es el vector de efectos residuales; y **X**, **Z**, y **M** son matrices de incidencia que asocian los registros de pesos con los vectores correspondientes. Las suposiciones de los modelos fueron:  $E[y] = Xb$ ,  $E[u] = E[m] = E[e] = 0$ , y

$$\text{var} \begin{bmatrix} u \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_u^2 & 0 \\ 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix} \text{ (modelo 1)}$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} u \\ m \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_u^2 & A\sigma_{u,m} & 0 \\ A\sigma_{u,m} & A\sigma_m^2 & 0 \\ 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix} \text{ (modelo 2)}$$

Donde **N** es el número de registros de pesos; **A** es la matriz de relaciones genéticas aditivas entre los animales; y **I<sub>N</sub>** es la matriz identidad de orden **N**.

Las medias y desviaciones estándar de las características de crecimiento estudiadas se muestran en el Cuadro 1, mientras que los contrastes significativos ( $P < 0.05$ ) y sus errores estándar de los efectos ambientales se presentan en el Cuadro 2. Todas las

Cuadro 1. Número de registros (n), medias ( $\bar{x}$ ) y desviaciones estándar (s.d.) para características de crecimiento en un rebaño de ciervo rojo en México

Table 1. Number of records (n), means ( $\bar{x}$ ) and standard deviations (s.d.) for growth traits on a herd of grazing red deer in Mexico

Trait	n	(kg)	s.d. (kg)
Birth weight	428	8.7	1.22
Weaning weight	383	42.4	5.61
Yearling weight	270	80.8	13.34

where **N** is the number of performance records; **A** is the additive genetic relationship matrix among the animals; and **I<sub>N</sub>** is the identity matrix of order **N**.

Means and standard deviations of growth traits are shown in Table 1, while important ( $P < 0.05$ ) contrasts and their standard errors for the environmental effects are presented in Table 2. All traits studied were affected ( $P < 0.05$ ) by calf sex, birth year, and calf sex by birth year interaction. The linear effect of calving age affected ( $P < 0.05$ ) BW and WW. The effect of birth date class or as a covariate, and the quadratic effect of calving age were not important ( $P > 0.05$ ) for any of the traits evaluated; however, for the latter effect there was a trend to significance (t-values were 1.4 and 1.2 for BW and WW).

Mean weights calculated in this study indicate that producing deer meat in the Mexican highlands is an economically viable system. The values obtained

Cuadro 2. Contrastes (errores estándar) entre niveles\* de los efectos ambientales para pesos al nacimiento (BW), al destete (WN) y al año (YW) en un rebaño de ciervo rojo en México

Table 2. Contrasts (standard errors) between levels\* of the environmental effects for birth (BW), weaning (WW) and yearling (YW) weights on a herd of red deer in Mexico

Contrast	BW (g)	WW (kg)	YW (kg)
Calf sex (males-females)	396 (119)	4.2 (0.5)	17.7 (1.2)
Birth year	511 (263)	5.7 (1.1)	18.2 (2.6)
Year by sex (contemporary group)	1069 (37)	9.6 (1.6)	34.5 (3.7)
Calving age (linear, months)	6.62 (3.14)	0.0718 (0.0148)	- -

\* Contrasts for birth year and year by sex are presented between the maximum and minimum mean values. For birth year: BW = 2000 - 1996, WW = 1997 - 1998 and YW = 2000 - 2001; for year by sex: BW = males 2003 - females 1996, WW = males 1997 - females 2000 and YW = males 2000 - females 2001.

VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA UN REBAÑO DE CIERVO ROJO (*Cervus elaphus*) EN CAUTIVERIO

variables estudiadas fueron afectadas ( $P < 0.05$ ) por el sexo del cervato, el año de nacimiento y la interacción sexo del cervato por año de nacimiento. El efecto lineal de edad de madre al parto afectó ( $P < 0.05$ ) los PN y PD. El efecto del orden de nacimiento como variable de clasificación o como covariable, y el efecto cuadrático de la edad de la madre al parto no fueron significativos ( $P > 0.05$ ) en las características evaluadas; sin embargo, para el último efecto se detectaron tendencias a la significancia (valores de  $t$  fueron 1.4 y 1.2 para PN y PD).

Las medias de los pesos calculados en este estudio indicaron que la producción de carne de ciervo en zonas templadas de México puede ser un sistema económicamente viable. Los valores de crecimiento en este estudio fueron similares a los publicados en otros ambientes con el uso de ciervo rojo en cautiverio. Para rebaños en Escocia con ciervo rojo en pastoreo<sup>(2)</sup> se estimaron 7.9, 38.9 y 55.6 kg para PN, PD (109 días) y peso a los 11 meses de edad. En información publicada de ocho rebaños en pastoreo en el Reino Unido, con cervatos en confinamiento después del destete; las medias entre rebaños variaron de 8.3 a 9.4 kg para PN, de 41.6 a 51.2 kg para PD (98 a 108 d), y de 67.1 a 80.1 kg para el peso entre 10 y 11 meses de edad<sup>(7)</sup>. En un rebaño de México con animales y ambiente similar al de este estudio se estimaron 8.9, 36.4 y 68.9 kg para PN, PD y PA<sup>(4)</sup>.

Los cervatos machos tuvieron 4.6, 9.9 y 21.9 % mayores PN, PD y PA que las hembras. Este patrón en las diferencias también ha sido observado en otros estudios con ciervo rojo en cautiverio. En fallow deer, se estimaron pesos mayores en machos que en hembras<sup>(11)</sup> para PN, PD y PA (7.2, 13.0 y 25.1 %, respectivamente). En ciervo rojo, la superioridad de machos sobre hembras ha sido estimada en 8, 10 y 17 %<sup>(4)</sup>, y 5.4, 11.3 y 17.9 %<sup>(7)</sup> para PN, PD y PA, respectivamente.

Las diferencias de pesos entre los años de nacimiento y las interacciones de año por sexo (grupo contemporáneo) variaron dependiendo de la característica estudiada. Por ejemplo, los contrastes respectivos en relación con las medias mínimas y máximas fueron 5.9 y 12.3 % para PN, 13.4 y

in this study are similar to those published for farmed red deer in other environments. For a grazing farm of red deer in Scotland<sup>(2)</sup>, it were estimated 7.9, 38.9 and 55.6 kg for BW, WW (109 d) and weight at 11 mo of age. Published data from eight herds in the United Kingdom with calves suckling at grass and usually housed after weaning; the means within farms ranged from 8.3 to 9.4 kg for BW, from 41.6 to 51.2 kg for WW (98 to 108 d), and from 67.1 to 80.1 kg for weight between 10 and 11 mo of age<sup>(7)</sup>. In a Mexican farm with animals and environment similar to this study, it were estimated 8.9, 36.4 and 68.9 kg for BW, WW and YW<sup>(4)</sup>.

Males had 4.6, 9.9 and 21.9 % more BW, WW and YW than females. This pattern has also been observed in other studies with farmed deer. For fallow deer, it was estimated heavier weights of males than females<sup>(11)</sup> for BW, WW and YW (7.2, 13.0 and 25.1 %, respectively). For red deer, male superiority has been estimated to be 8, 10 and 17 %<sup>(4)</sup>, and 5.4, 11.3 and 17.9 %<sup>(7)</sup> higher than females in BW, WW and YW, respectively.

The differences among birth years and year by sex interaction (contemporary group) varied depending on the trait. For instance, the respective contrasts relative to the minimum and maximum means were 5.9 and 12.3 % for BW, 13.4 and 22.6 % for WW, and 22.5 and 42.7 % for YW. These differences in the studied traits are typical of production systems highly dependent on environmental factors, such as grazing systems, and it is important to consider them in the statistical modeling to avoid biased estimates of genetic effects. Similar differences have also been published in other studies with domesticated animals, including red deer<sup>(2,4,7)</sup>.

As the calving age increased, so did BW and WW, with slopes of 6.6 and 71.8 g/mo, respectively. This pattern of increases is similar to that commonly observed in other domesticated mammals; however, in this study the quadratic effect tended to be significant ( $P > 0.05$ ) for this species. Within the range of hind age and calving number, dam maximum growth performance of their calves has not been reached yet. Red deer hinds in the wild can live up

22.6 % para PD, y 22.5 y 42.7 % para PA. Estas diferencias en las características estudiadas son típicas de sistemas de producción altamente dependientes de los factores ambientales, como los sistemas en pastoreo, y es importante considerarla en la modelación estadística para evitar valores estimados sesgados de los efectos genéticos. Diferencias similares también han sido publicadas en otros estudios con animales domésticos, incluyendo ciervos rojos<sup>(2,4,7)</sup>.

Los PN y PD aumentaron conforme la edad de la madre incrementó, con pendientes de 6.6 y 71.8 g/mes, respectivamente. Este patrón de aumentos es similar al comúnmente observado en otros mamíferos domésticos; sin embargo, en este estudio el efecto cuadrático sólo tendió a ser significativo ( $P > 0.05$ ). Dentro del rango de edad y número de parto de las hembras en este estudio, parece que no se ha obtenido el máximo de peso en sus cervatos. Las hembras de ciervo rojo en hábitats naturales pueden vivir hasta 18 a 20 años de edad, y los resultados en cautiverio sugieren que las hembras pueden permanecer reproductivas aproximadamente hasta los 16 años de edad<sup>(12)</sup>. En el presente estudio, la edad de las hembras reproductivas varió entre 1.9 y 10.5 años, y con una tendencia a la significancia del efecto cuadrático de la edad de la madre, lo que sugiere que la edad de la madre para el máximo peso de sus cervatos está cercana a alcanzarse. En otros estudios con ciervo rojo también se ha estimado un patrón similar de hembras más viejas criando cervatos más pesados<sup>(2,4,7)</sup>.

Los cervatos que nacen primero en la estación de partos pueden mostrar mejor crecimiento que los que nacen hacia el final de la estación. La razón por este efecto estacional no es clara. Los partos tardíos en la estación puede resultar en menor disponibilidad de nutrientes para soportar la secreción láctea y por tanto podrían estar en desventaja con los nacidos a inicio de la estación; además, para estos últimos el efecto del amamantamiento a otras hembras podría provocar mayor crecimiento de estos cervatos<sup>(13)</sup>. El orden de nacimiento en la estación de partos ha sido encontrado como un efecto ambiental importante en diversos estudios con ciervos<sup>(13,14,15)</sup> y

to about 18-20 yr of age, and their results with farmed red deer suggest that hinds can remain breeding productively up to around 16 yr of age<sup>(16)</sup>. In the current study, the age of breeding hinds varied from 1.9 to 10.5 yr, and given the trend to significance of the quadratic effect of calving age, it suggests that the age of dam for maximum fawn performance is close to be reached. A similar pattern of older hinds having heavier fawns has been estimated by other studies with red deer<sup>(2,4,7)</sup>.

Early-born fawns may show better growth than those late-born. The reason for this seasonal effect is not clear. Late calving may result in fewer nutrients being available to support milk secretion and therefore late-born fawns might be at a disadvantage; on the other hand, for early-born fawns, the effect of cross-suckling may sustain greater calf growth<sup>(13)</sup>. The effect of date of birth has been found to be an important environmental effect in several deer studies<sup>(13,14,15)</sup> and it is typically included in models for genetic evaluation of growth traits<sup>(6)</sup>. In this study, the inclusion in the model of birth date was not important ( $P > 0.05$ ) and it was removed from the final models. This finding might have been due to the short calving seasons of this herd that did not allow enough variability in environmental conditions. In addition, cross-suckling did not seem to be common in this study. Similar findings with red deer were published in other study<sup>(16)</sup>.

Estimates of (co)variances and genetic parameters of the studied traits are shown in Table 3. The ratios of environmental variance to total variance for BW, WW and YW were 100, 66 and 83 %. The estimate of direct heritability for BW was zero, and for WW and YW were of moderate magnitude ( $0.41 \pm 0.33$  and  $0.17 \pm 0.15$ ); the estimate of maternal heritability for WW was moderate ( $0.22 \pm 0.19$ ), and the genetic correlation between direct and maternal was high and negative ( $-0.98 \pm 0.17$ ).

In natural populations, BW is a trait positively associated with overall fitness component traits and they tend to have low heritability<sup>(17)</sup>. Harsh environmental conditions in wild populations were associated with strong selection for increased BW, leading to low genetic additive variance<sup>(18)</sup>. In



VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA UN REBAÑO DE CIERVO ROJO (*Cervus elaphus*) EN CAUTIVERIO

generalmente es incluido en los modelos para la evaluación genética de características de crecimiento<sup>(6)</sup>. En este estudio, la inclusión de este efecto no fue significativa ( $P > 0.05$ ), por lo que no se utilizó en los modelos finales. Esto pudo deberse a las estaciones de parto cortas en este rebaño, lo que no permitió variabilidad en condiciones ambientales suficiente para detectar diferencias, además que el amamantamiento por otras hembras diferentes a las madres no fue común. Resultados similares con ciervo rojo fueron publicados en otro estudio<sup>(16)</sup>.

Los valores estimados de (co)varianzas y parámetros genéticos de las características estudiadas se muestran en el Cuadro 3. Las proporciones de varianza ambiental respecto al total de la varianza para PN, PD y PA fueron 100, 66 y 83 %. El estimado de heredabilidad directa para PN fue cero, y para PD y PA los estimados fueron de magnitud moderada ( $0.41 \pm 0.33$  y  $0.17 \pm 0.15$ ); el de heredabilidad materna para PD fue de magnitud moderada ( $0.22 \pm 0.19$ ), y la correlación genética entre efectos directo y materno fue alta y negativa ( $-0.98 \pm 0.17$ ).

En poblaciones en ambientes naturales, el PN es una característica asociada con la aptitud y tiene una heredabilidad baja<sup>(17)</sup>. Las condiciones ambientales difíciles de poblaciones naturales están asociadas con una selección intensa para incrementar el PN, lo que provoca una baja varianza genética aditiva<sup>(18)</sup>. Además, otros autores han mencionado que es difícil obtener valores estimados precisos de varianza genética aditiva en características con baja heredabilidad<sup>(19)</sup>. Similar a la heredabilidad de cero obtenida en este estudio para PN, para ciervos en cautiverio se estimaron heredabilidades que oscilaron entre 0.00 y 0.17<sup>(20)</sup>; sin embargo, se han publicado valores mayores para esta característica (0.11 a 0.31) en fallow deer<sup>(11)</sup> y ciervo rojo en cautiverio<sup>(2,4,7)</sup> o en condiciones naturales<sup>(21)</sup>. Las razones de falta de variabilidad genética aditiva para PN en este estudio no son claras. Algunos autores han mencionado como factores que pueden reducir la exactitud de los valores estimados de heredabilidad, las fallas para contabilizar la variación por el orden de nacimiento de los cervatos<sup>(6)</sup>, la heterosis<sup>(7)</sup>, los efectos genéticos maternos<sup>(22,23)</sup>, y la varianza de dominancia<sup>(21)</sup>. Adicionalmente, la baja exactitud de

addition, other authors have mentioned the difficulty to obtain precise estimates of genetic variance for traits with low heritability<sup>(19)</sup>. Similar to the heritability of zero obtained in this study for BW, in farmed red deer were estimated heritabilities ranging from 0.00 to 0.17<sup>(20)</sup>; however, higher heritabilities have been published for this trait (0.11 to 0.31) in fallow deer<sup>(11)</sup>, and farmed<sup>(2,4,7)</sup> or wild red deer<sup>(21)</sup>. The reasons of lack of genetic additive variability for BW in the current study are not clear. Some authors have mentioned as factors that can reduce the accuracy of heritability estimates, the failure to account for variation in date of birth<sup>(6)</sup>, heterosis<sup>(7)</sup>, maternal genetic effects<sup>(22,23)</sup>, and dominance variance<sup>(21)</sup>. In addition, low accuracy of heritability estimates might also arise when the analysis is based on relatively small number of animals<sup>(4,7,11)</sup> or when errors in paternity are present<sup>(4,21,23)</sup>.

Some of the factors that possibly contributed to no detect genetic additive variability of BW in this

Cuadro 3. Valores estimados de (co)varianzas, y parámetros genéticos y ambientales para pesos al nacimiento (BW), al destete (WW) y al año (YW) en un rebaño de ciervo rojo en México

Table 3. Estimates of (co)variances, and genetic and environmental parameters for birth (BW), weaning (WW) and yearling (YW) weights on a herd of red deer in Mexico

Item*	BW	WW	YW
(Co)variances, kg <sup>2</sup>			
$\sigma^2_d$	0.00	10.66	12.82
$\sigma^2_m$		5.69	
$\sigma^2_e$	1.43	17.06	62.90
$\sigma$ (d, m)		-7.62	
Genetic parameters			
$h^2_d$	0.00±0.08	0.41±0.33	0.17 ± 0.15
$h^2_m$		0.22±0.16	
$r_g$ (d, m)		-0.98±0.17	

\*  $\sigma^2_d$ : direct genetic variance;  $\sigma^2_m$ : maternal genetic variance;  $\sigma^2_e$ : residual variance;  $\sigma$ (d, m): covariance between direct and maternal genetic effects;  $h^2_d$ : direct heritability;  $h^2_m$ : maternal heritability; and  $r_g$  (d, m): genetic correlation between direct and maternal genetic effects.

los valores estimados de heredabilidad también ocurren si el análisis está basado en un número de animales relativamente pequeño<sup>(4,7,11)</sup> o cuando existen errores en la identificación de la paternidad<sup>(4,21,23)</sup>.

Algunos de los posibles factores que contribuyeron para no detectar variabilidad genética aditiva de PN en este estudio pudieron ser: la cantidad pequeña de datos, el uso de solo animales nacidos vivos, la falta de exactitud en los intervalos de peso registrados (0.5 kg), y la posible varianza de dominancia presente por la alta proporción de hermanos completos. Por lo anterior, para proponer conclusiones definitivas al respecto, se requiere realizar análisis posteriores con mayor cantidad y calidad de información.

Los valores estimados para PD de este estudio fueron similares a los publicados en otras poblaciones de ciervos. En fallow deer se estimó una heredabilidad de  $0.29 \pm 0.19^{(11)}$ , McManus y Hamilton<sup>(2)</sup> publicaron un valor estimado de  $0.21 \pm 0.06$ , y McManus<sup>(7)</sup> publicó valores que oscilaron entre 0.22 y 0.89. Para una población de ciervo rojo en México, se estimaron  $0.15 \pm 0.06$  y  $0.14 \pm 0.11$  para heredabilidades directa y materna del PD<sup>(4)</sup>. La correlación entre efectos genéticos directo y materno obtenida en el presente estudio (alta y negativa) fue similar a las publicadas para otras poblaciones de ciervos. En fallow deer se estimó una correlación de  $-0.64^{(11)}$ , mientras que en ciervo rojo se publicó un valor de  $-0.92 \pm 0.11^{(4)}$ . Esto tiene fuertes implicaciones para el progreso genético del PD, ya que parte de la ganancia en el crecimiento de los cervatos podría comprometerse por pérdidas en el componente genético materno de las madres, y viceversa. Para aminorar este problema se requiere de futura investigación con mayor cantidad y calidad de información. El problema de la estimación de correlaciones genéticas altas y negativas entre efectos genéticos directo y materno del PD también ha sido observado en otras especies de mamíferos; en bovinos para carne de los EE. UU., por ejemplo, dada la falta de claridad en los mecanismos para estimar con precisión estas correlaciones, 13 de 20 asociaciones de criadores utilizan un valor de cero para esta correlación en las evaluaciones genéticas nacionales<sup>(24)</sup>.

study could be: the small amount of data, the use of only survival animals at birth, the lack of accuracy in the registered weight intervals (0.5 kg), and the possible dominance variance due to the high proportion of full sibs. Therefore, it is required further analyses with better information in quality and quantity in order to give definitive conclusions.

The estimates of this study for WW were similar to those published for other deer populations. In fallow deer, it was estimated a heritability of  $0.29 \pm 0.19^{(11)}$ ; whereas in red deer, McManus y Hamilton<sup>(2)</sup> published an estimate of  $0.21 \pm 0.06$ , and McManus<sup>(7)</sup> published values ranging between 0.22 and 0.89. For a Mexican red deer herd, it was published  $0.15 \pm 0.06$  and  $0.14 \pm 0.11$  for direct and maternal WW heritabilities<sup>(4)</sup>. The high and negative correlation between direct and maternal genetic effects in WW obtained in this study is similar to that published in other mammal species. In fallow deer, it was estimated a correlation value of  $-0.64^{(11)}$ , whereas in red deer it was estimated a value of  $-0.92 \pm 0.11^{(4)}$ . This has strong implications for genetic progress of WW, since part of the genetic gain on growth performance of the calf could be compromised by losses in genetic maternal performance of the dams, and *vice versa*. To reduce this problem, it is required further research with more quality and quantity of information. In other mammals, the problem of estimates of genetic correlations high and negatives between direct and maternal genetic effects of WW has been also observed. In beef cattle of the US, for example, given the lack of clarity in the mechanisms to estimate accurately these correlations, 13 of 20 breeder associations use a value of zero for this correlation in national genetic evaluations<sup>(24)</sup>.

For YW, a wide range of heritability estimates in deer has been published. In red deer it was published a value of  $0.14 \pm 0.06$  for weight at 11 mo of age<sup>(2)</sup>, which is similar to the estimate for YW in this study. However, a higher heritability was estimated ( $0.41 \pm 0.23$ ) for YW in fallow deer<sup>(11)</sup>, and using several herds of farmed red deer, it were published estimates ranging from 0.37 to 0.45 for

VARIABLES DE CRECIMIENTO PARA UN REBAÑO DE CIERVO ROJO (*Cervus elaphus*) EN CAUTIVERIO

Para PA, un rango amplio de valores estimados de heredabilidad en ciervos ha sido publicado. En ciervo rojo se publicó un valor de  $0.14 \pm 0.06$  para peso a los 11 meses de edad<sup>(2)</sup>, lo que es similar al estimado para PA del presente estudio. Sin embargo, una heredabilidad mayor ( $0.41 \pm 0.23$ ) para PA fue estimada en fallow deer<sup>(11)</sup>, y utilizando varios ranchos de ciervo rojo en cautiverio, se publicaron valores estimados que variaron entre 0.37 y 0.45 para peso a los 11 meses de edad<sup>(7)</sup>. Por el contrario, usando información de un rancho de ciervo rojo en cautiverio con genotipos y manejo similares a los de este estudio, se estimó una heredabilidad para PA de cero<sup>(4)</sup>. El rango amplio de valores estimados de heredabilidad para PA, pudiera en parte deberse a las diferentes metodologías usadas en los análisis y la relativamente pequeña cantidad de información en todas las poblaciones estudiadas.

En general, los valores estimados de heredabilidad de magnitud moderada en PD (directa y materna) y PA (directa) sugieren la detección de variabilidad genética aditiva suficiente para implementar un programa de selección en estas características. Sin embargo, estos resultados pudieran considerarse exploratorios, dado los altos errores estándar obtenidos y la estructura deficiente de la información.

La evaluación genética de ciervo rojo mexicano en cautiverio usando el modelo animal, es importante para identificar animales élite que generen progreso genético en la industria dedicada a esta actividad. El éxito de un programa de mejoramiento debe basarse en una visión compartida de los ganaderos que crían ciervos. Además, en esta especie también conviene implementar otras alternativas para ampliar los objetivos de mejoramiento genético al incluir características adicionales, como las relacionadas con la calidad de la carne y la fertilidad de los animales.

## AGRADECIMIENTOS

Los autores agradecen al Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Bovina y Caprina de la UNAM, por facilitar el uso de la

weight at 11 mo of age<sup>(7)</sup>. On the contrary, Delgadillo *et al*<sup>(4)</sup> using data from a red deer farm with genotypes and management similar to the current study, it was published a heritability estimate of zero for YW. The wide range of heritability estimates for YW could be in part due to the different methodologies used for the analyses and the relatively small amount of data in all populations studied.

In general, the moderate heritabilities estimated for WW (direct and maternal) and YW (direct) in the present study suggests the detection of genetic variability large enough to implement a selection program for those traits. However, these results could be considered exploratory, given the high standard errors obtained and the deficient structure of the information.

The genetic evaluation of Mexican farmed red deer using the animal model is important to identify elite animals to achieve genetic progress on an industry-wide basis. The success of a genetic improvement program will rest on the development of a shared vision among deer farmers. Also, in this species is convenient to implement other alternatives for broadening the breeding objectives through including additional traits such as those related to meat quality and fertility of the animals.

## ACKNOWLEDGEMENTS

The authors thank the Centro de Enseñanza, Investigación y Extensión en Producción Bovina y Caprina of the UNAM, for allowing the use of their performance and pedigree databases in this study. We also thank CONACyT for the financial support to the second author during her Master of Science studies.

*End of english version*

---

información productiva y genealógica utilizada en este estudio; asimismo, al Consejo Nacional de Ciencia y Tecnología por el financiamiento otorgado para los estudios de maestría del segundo autor.

**LITERATURA CITADA**

1. Fisher MW, Bryant LD. What might be the consequences of adapting wild animals, such as wapiti, to a farm environment? Proc N Z Soc Anim Prod 1993;53:457-460.
2. McManus CM, Hamilton WJ. Estimation of genetic and phenotypic parameters for growth and reproductive traits for red deer on an upland farm. Anim Prod 1991;53:227-235.
3. Van den Berg GHJ, Garrick DJ. Inheritance of adult velvet antler and live weights in farmed red deer. Livest Prod Sci 1997;49:287-295.
4. Delgadillo CAC, Montaldo HH, Berruecos JM, Luna AA, Vásquez PG. Direct and maternal genetic variance components for growth traits in red deer (*Cervus elaphus scoticus*). Vet Mex 2008;39:237-245.
5. Stevenson JM, Seman DL, Littlejohn RP. Seasonal variation in venison quality of mature, farmed red deer stags in New Zealand. J Anim Sci 1992;70:1389-1396.
6. Amer PR, Nicoll GB, Garrick DJ. The importance of date of birth in genetic evaluation of deer. Proc N Z Soc Anim Prod 1999;59:129-130.
7. McManus C. Within-farm estimates of genetic and phenotypic parameters for growth and reproductive traits for red deer. Anim Prod 1993;57:153-159.
8. Vásquez CG, Olvera L, Siqueiros Y, Kuri ML, Navarro VL, Roveló AE, Shimada A. Nursing and feeding behaviour of confined red deer (*Cervus elaphus scoticus*) in the Mexican highlands. N Z J Agr Res 2004;47:1-9.
9. Boldman KG, Kriese LA, Van Vleck LD, Van Tassell CP, Kachman SD. A Manual for Use of MTDFREML. A set of programs to obtain estimates of variances and covariances [DRAFT]. USDA, ARS. 1995.
10. Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. Livest Prod Sci 1992;31:179-204.
11. Morris CA, McCall JE, Baker RL, Southey BR. Genetic parameters for live weights in fallow deer (*Dama dama L.*). Proc N Z Soc Anim Prod 1992;52:133-135.
12. Fisher MW, McLeod BJ, Mockett BG, Moore GH, Drew KR. Reproductive senescence in aged red deer hinds. Proc N Z Soc Anim Prod 1996;53:457-460.
13. Landete-Castillejos T, García A, Gomez JA, Berruga MI, Gallego L. Effects of birth date and order in lactation performance of Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). J Anim Sci 2005;83:154-158.
14. Fennessy PF, Thompson JM. Biological efficiency for venison production in reed deer. Proc N Z Soc Anim Prod 1989;49:5-10.
15. Landete-Castillejos T, García A, Gallego L. Calf growth in captive Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*): effects of birth date and hind milk production and composition. J Anim Sci 2001;79:1085-1092.
16. García A, Landete-Castillejos T, Molina A, Albiñana B, Fernández C, Garde J, Gallego L. Lactation curves in captive Iberian red deer (*Cervus elaphus hispanicus*). J Anim Sci 1999;77:3150-3155.
17. Slate J, Visscher PM, MacGregor S, Stevens D, Tate ML, Pemberton JM. A genome scan for quantitative trait loci in a wild population of red deer (*Cervus elaphus*). Genetics 2002;162:1863-1873.
18. Wilson AJ, Pemberton JM, Pilkington DW, Coltman DW, Mifsud DV, Clutton-Brock TH, Kruuk LEB. Environmental coupling of selection heritability limits evolution. PLoS Biology 2006;4:1270-1275.
19. Houle D. Comparing evolvability and variability of quantitative traits. Genetics 1992;130:195-204.
20. Williams JD, Krueger WF, Harmel DH. Heritabilities for antler characteristics and body weight in yearling white-tailed deer. Heredity 1994;73:78-83.
21. Kruuk LEB, Clutton-Brock TH, Slate J, Pemberton JM, Brotherstone S. Heritability of fitness in a wild mammal population. PNAS 2000;97:698-703.
22. Kruuk LEB. Estimating genetic parameters in natural populations using the 'animal model'. Phil Trans R Soc Lond B 2004;359:873-890.
23. Wilson AJ, Coltman DW, Pemberton JM, Overall ADJ, Byrne KA, Kruuk LEB. Maternal genetic effects set the potential for evolution in a free-living vertebrate population. J Evol Biol 2005;18:405-414.
24. BIF (Beef Improvement Federation). Uniform Guidelines for beef Improvement Programs. Beef Improvement Federation, Animal and Dairy Science Department, The University of Georgia. Athens, GA, USA. 2002.