



Componentes de varianza genéticos, directos y maternos para características de crecimiento en ciervo rojo (*Cervus elaphus scoticus*)

Direct and maternal genetic variance components for growth traits in red deer (*Cervus elaphus scoticus*)

Ana C. Delgadillo Calvillo* Reyes López Ordaz* Hugo H. Montaldo*
José M. Berruecos Villalobos* América A. Luna** Carlos G. Vásquez Peláez*

Abstract

The objective of this study was to estimate the direct and maternal genetic variance components for some growth traits in a red deer herd (*Cervus elaphus scoticus*) located in Queretaro, Mexico. Information between 1994 and 2003, consisting of 417 records of birth weight (BW), 169 weaning weight (WW), 168 six months weight (6MW) and 172 yearly weight (YW) was analyzed, which included the identification of 554 animals with 11 stags and 107 hinds. The fixed effects considered were: sex, year of birth and pregnancy number ($P < 0.001$). Three mixed models were used. Model 1 included the fixed effects and the direct additive genetic effect; Model 2 included those in 1 plus the maternal additive genetic effect; and Model 3 included those in 2 plus the permanent maternal environment effect. All of them used the residual maximum likelihood method (REML), implemented in the ASReml program. The best model to obtain variance components and genetic parameters was the second model, direct heritability ($h^2_d \pm s. e.$) 0.11 ± 0.09 and 0.19 ± 0.18 and maternal ($h^2_m \pm s. e.$) 0.15 ± 0.06 and 0.14 ± 0.11 for BW and WW, respectively. The direct-maternal genetic correlations were -0.21 ± 0.29 , -0.92 ± 0.11 and -0.84 ± 0.20 for BW, WW and 6MW, respectively.

Key words: *CERVUS ELAPHUS SCOTICUS*, VARIANCE COMPONENTS, HERITABILITY, ASREML.

Resumen

El objetivo de este estudio fue estimar los componentes de varianza genéticos, directos y maternos para características de crecimiento en un rebaño de ciervo rojo (*Cervus elaphus scoticus*), en Querétaro, México. Se analizó la información de 1994 hasta 2003 consistente en 417 registros de peso al nacimiento (PN), 169 al destete (PD), 168 a los seis meses (P6M) y 172 al año (PA), incluyó identificación de 554 animales con 11 sementales y 107 hembras. Los efectos fijos considerados fueron: sexo, año de nacimiento y número de parto ($P < 0.001$). Se utilizaron tres modelos mixtos. El Modelo 1 incluyó efectos fijos y efecto genético aditivo directo; el Modelo 2, igual al 1 más el efecto genético aditivo materno; el Modelo 3, igual al 2 más el efecto del ambiente permanente materno, todos usaron el método de máxima verosimilitud restringida (REML), instrumentado en el programa ASREML. El mejor modelo para obtener los componentes de varianzas y los parámetros genéticos fue el 2, heredabilidades directas ($h^2_d \pm e. e.$) 0.11 ± 0.09 y 0.19 ± 0.18 , y materna ($h^2_m \pm e. e.$) 0.15 ± 0.06 y 0.14 ± 0.11 para PN y PD, respectivamente. Las correlaciones genéticas directas-maternas fueron -0.21 ± 0.29 , -0.92 ± 0.11 y -0.84 ± 0.20 , para PN, PD y P6M, respectivamente.

Palabras clave: *CERVUS ELAPHUS SCOTICUS*, COMPONENTES DE VARIANZA, HEREDABILIDADES, ASREML.

Recibido el 19 de abril de 2007 y aceptado el 28 de abril de 2008.

*Departamento de Genética y Bioestadística, Facultad de Medicina Veterinaria y Zootecnia, 04510, México, D. F.

**Centro Nacional de Investigación Disciplinaria-Fisiología y Mejoramiento Animal, Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias, Km. 1, Carretera a Colón, 76280, Ajuchitlán, Querétaro, México.

Proyecto financiado parcialmente por UNAM-PAPIIT IN216802.

Autor responsable: Carlos G. Vásquez, Tel. 5622-5854; correo electrónico: carlosgv@servidor.unam.mx

Introduction

Deer commercial production started at the beginning of 1970 in New Zealand and Australia, it represents an alternative to meat production. This species has cinegetic importance and, also, the soft covering known as velvet has pharmaceutical industry value.¹ Most of these features can be studied throughout growth evaluation. Environmental (sex, age, feeding, pregnancy number) as well as genetic factors (direct additive and maternal additive) have effects on this regard.²

When growth traits are analyzed from a mixed model only including direct additive effect, heritability assessment (h^2) may yield incorrect values.³ Whereas using a model that includes direct and maternal additive effects assess more accurately the genetic parameters. Moreover, better parameter estimations are obtained if the permanent environmental effect is considered.^{2,11} Some studies have used these models on growth traits for beef cattle and ovine, in order to determine which one assesses the better variance components.^{2,4,11}

The residual maximum likelihood method (REML) has been used these days to estimate variance components and genetic parameters for different traits in several species.^{2,4,11-14} The algorithm (AI-REML) of the ASREML program is based on approximation to the second order partial derivative from the average of the expected information matrix and observed to assess variance components and standard error approximations.¹²

In 1994 the Federal Government bought red deer as an alternative for meat production. They were distributed among different research institutions.¹⁵

As a consequence of this, the objective of this study was to estimate variance components and genetic parameters for the direct, maternal and permanent-environmental genetic effects throughout three mixed models, for weight at birth, weaning, six months and one year of age, in a red deer herd in Mexico, in order to establish a genetic improving program for this species.

Material and methods

Productive records from animals born between 1994 and 2003 were used. These included information from 417 records about birth (BW), 169 weaning (WW), 168 six-month (6MW) and yearling (YW) weights, as well as sex (SX), year of birth (YB) and pregnancy number (PN). Information from 554 animals with genealogy records from 11 stags and 107 hinds. Data was obtained from a herd located at the National Center for Disciplinary, Physiology and Animal Improvement

Introducción

La producción comercial de ciervos iniciada a principios de la década de 1970 en Nueva Zelanda y Australia, representa una alternativa para la producción de carne. Es una especie de importancia cinegética y, además, el velvet o recubrimiento de las astas, tiene valor en la industria farmacéutica.¹ La mayoría de estas características puede estudiarse a través de la evaluación del crecimiento, en éste influyen factores ambientales (sexo, edad, alimentación, número de parto) y genéticos (aditivos directos y aditivos maternos).²

Se ha observado que al analizar características de crecimiento a partir de un modelo mixto donde sólo se incluye el efecto aditivo directo, las estimaciones de heredabilidad (h^2) pueden tomar valores incorrectos,³ mientras que el uso de un modelo que incluya los efectos genéticos aditivos directos y maternos, estima con mayor precisión los parámetros genéticos. Adicionalmente, si se considera la inclusión del efecto ambiental permanente, se obtiene mejor estimación de los parámetros.²⁻¹¹ En algunos trabajos, estos modelos se han usado en características de crecimiento en bovinos para carne y ovinos, para determinar el modelo que estime mejor los componentes de varianza.^{2,4,11}

Actualmente, el método de máxima verosimilitud restringida (REML) ha sido utilizado con amplitud en la estimación de componentes de varianza y parámetros genéticos, para diferentes características en diversas especies.^{2,4,11-14} El algoritmo (AI-REML) del programa ASREML se basa en la aproximación de las derivadas parciales de segundo orden a partir del promedio de la matriz de información esperada y observada para estimar componentes de varianza y obtener aproximaciones de los errores estándar.¹²

En 1994 el gobierno federal compró ciervos rojos como alternativa de producción de carne, que fueron distribuidos en diferentes instituciones de investigación.¹⁵

Como consecuencia de lo anterior, el objetivo de este estudio fue estimar a partir de tres modelos mixtos, los componentes de varianza y parámetros genéticos para los efectos genéticos directos, maternos y de ambiente permanente, para las características de peso al nacimiento, al destete, a los seis meses y al año, en un hato de ciervos rojos en México, con el fin de establecer un programa de mejoramiento genético de esta especie.

Material y métodos

Se utilizaron registros de producción de animales nacidos entre 1994 y 2003, que incluyeron información de 417 registros de peso al nacimiento (PN), 169

Research (CENID-FyMA), of the National Institute for Forest, Agricultural and Animal Production Research (INIFAP-SAGARPA), Ajuchitlan, Queretaro, Mexico. It is located at 1 925 masl (20°47' North latitude and 100°03' West longitude), with dry-temperate climate with summer rains (BS1K (w)),¹⁶ 459.2 mm mean annual precipitation and 17.1°C mean annual temperature.¹⁷

Feeding

Female feeding was based on morning grazing in grasslands (alfalfa, Orchard grass and Perennial Ryegrass (*Lolium perenne*)). Animals were kept in pens during the afternoons, where 500 g per animal of concentrate were given. Hind feeding during the breeding season was based on concentrate and hay forages. Stags remained in their pens and their feeding was based on cut forage. Mating was done at 10 females per male ratio.

Statistical models

The fixed effects included in the definitive mixed models were determined by a preliminary analysis using a lineal model.¹⁸ The pregnancy number (PN), year of birth (YB), sex of the young (SX) and the covariable days of age, were significant ($P < 0.001$). The pregnancy number (PN) was classified as 1, 2 and 3 or more for the BW and WW characteristics and as 1 and 2 or more for 6MW and YW, because of the number of observations.

Genetic parameters were assessed by three mixed models. Model 1 also included the direct additive genetic random effect; model 2 added the maternal additive genetic random effect, just as in Model 1. Model 3 included the maternal permanent environmental random effect. Variances were calculated throughout the residual maximum likelihood method (REML) with the ASREML program.¹⁹ Models were compared using the algorithms of the plausible equation.

$$y = Xb + Z_1a + e \quad (\text{Model 1})$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \quad (\text{Model 2})$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3p + e \quad (\text{Model 3})$$

where:

y = observation vector for growth traits: BW, WW, SW and YW

b = fixed effect vector (PN, SX, YB and the covariable days of age of the young)

a = vector of the direct additive genetic effect of the animal

m = vector of the maternal additive genetic effects

de peso al destete (PD), 168 de peso a los seis meses (P6M) y 172 de peso al año (PA), así como el sexo del animal (SX), el año de nacimiento del animal (AN) y el número de parto de la madre (NP). Se utilizó la información de 554 animales con registros genealógicos de 11 sementales y 107 hembras. Los datos provienen de un hato ubicado en el Centro Nacional de Investigación Disciplinaria-Fisiología y Mejoramiento Animal (CENID-FyMA), del Instituto Nacional de Investigaciones Forestales, Agrícolas y Pecuarias (INIFAP-SAGARPA), en Ajuchitlán, Querétaro, México, a 1 925 msnm (20°47' de latitud Norte y 100°03' de longitud Oeste), con clima seco-templado con lluvias en verano (BS1K (w)),¹⁶ precipitación media anual de 459.2 mm y temperatura media anual de 17.1°C.¹⁷

Alimentación

La alimentación de las hembras se basó en pastoreo diurno en pradera (alfalfa, pasto Orchard y Ballico (*Lolium perenne*)). Por la tarde, los animales se mantenían en corrales donde se les suministraba 500 g de concentrado por animal. La alimentación de las hembras durante el empadre se basó en una dieta de concentrado y forrajes henificados. Los machos se quedaban en sus corrales y su alimentación se basó en forrajes de corte. El empadre se realizó en una relación de 10 hembras por cada macho.

Modelos estadísticos

Los efectos fijos incluidos en los modelos mixtos definitivos se determinaron mediante un análisis preliminar utilizando un modelo lineal,¹⁸ el número de parto de la madre (NP), año de nacimiento del animal (AN), sexo de la cría (SX) y la covariable días de edad resultaron significativos ($P < 0.001$). El número de parto de la hembra (NP) se clasificó en 1, 2 y 3 o más para las características de PN y PD, y de 1 y 2 o más para P6M y PA, debido al número de observaciones.

Los parámetros genéticos se estimaron a partir de tres modelos mixtos. En el Modelo 1 se incluyó, además, el efecto aleatorio genético aditivo directo; en el Modelo 2, igual al modelo 1, se agregó el efecto aleatorio genético aditivo materno, y en el Modelo 3, igual al Modelo 2, se incluyó el efecto aleatorio del ambiente permanente materno. Las varianzas fueron estimadas a través del método de máxima verosimilitud restringida (REML) con el programa ASREML.¹⁹ Los modelos se compararon utilizando los logaritmos de la función de verosimilitud.

$$y = Xb + Z_1a + e \quad (\text{Modelo 1})$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + e \quad (\text{Modelo 2})$$

$$y = Xb + Z_1a + Z_2m + Z_3p + e \quad (\text{Modelo 3})$$

p = vector of the maternal permanent environmental effect
 X = incidence matrix related to the fixed effects
 Z_1, Z_2, Z_3 = incidence matrices related to the random effects a, m and p , respectively
 e = vector of the random residual effects N I D ($0, \sigma^2$)

Variances of the random effects were assessed as

$$Var \begin{bmatrix} a \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_V\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

where:

A = matrix related to additive genetic relations
 σ_a^2 = variance of the direct additive genetic effect
 σ_m^2 = variance of the maternal additive effect
 σ_{am} = covariance between maternal and direct additive genetic effects
 σ_p^2 = variance of the maternal permanent environmental effect
 σ_e^2 = residual variance
 V = number of females
 N = number of observations
 I = identity matrices of appropriate order

Phenotypic variance (σ_f^2) was obtained by adding the variance components of the direct (σ_a^2) and maternal (σ_m^2) additive genetic effects of the covariance among maternal and additive genetic effects (σ_{am}), the variance caused by maternal permanent environmental effects (σ_p^2) and the residual variance that represents the temporal environmental and unknown effects (σ_e^2). Total heritability was assessed as $h^2_t = \sigma_g^2 / \sigma_f^2$, where σ_g^2 is the total additive genetic variance. Direct heritability (h^2_d) was estimated from the $h^2_d = \sigma_a^2 / \sigma_f^2$ relation, and maternal heritability was calculated as $h^2_m = \sigma_m^2 / \sigma_f^2$, whereas the phenotypic variance ratio due to the variance of the maternal permanent environmental effects was assessed from $c^2 = \sigma_p^2 / \sigma_f^2$.

Correlation between direct and maternal additive genetic effects was calculated by Model 2 and obtained with a 1×10^{-13} convergence level with 8 iterations. Covariables between maternal and direct additive effects were considered as equal to zero. The initial values of the covariables between maternal and direct additive effects were also tested, taken from those assessed by previous models using the following equation:

donde:

y = vector de observaciones para las características de crecimiento: PN, PD, P6M y PA
 b = vector de efectos fijos (NP, SX, AN y la covariable días de edad de la cría)
 a = vector de efectos genéticos aditivos directos del animal
 m = vector de efectos genéticos aditivos maternos
 p = vector de efectos de ambiente permanente materno
 X = matriz de incidencia relacionada con los efectos fijos.
 Z_1, Z_2, Z_3 = matrices de incidencia relacionadas con los efectos aleatorios a, m y p , respectivamente.
 e = vector de efectos residuales aleatorios. N I D ($0, \sigma^2$)

Las varianzas de los efectos aleatorios fueron definidas como:

$$Var \begin{bmatrix} a \\ m \\ p \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A\sigma_a^2 & A\sigma_{am} & 0 & 0 \\ A\sigma_{am} & A\sigma_m^2 & 0 & 0 \\ 0 & 0 & I_V\sigma_p^2 & 0 \\ 0 & 0 & 0 & I_N\sigma_e^2 \end{bmatrix}$$

donde:

A = matriz de relaciones genéticas aditivas
 σ_a^2 = varianza del efecto genético aditivo directo
 σ_m^2 = varianza del efecto genético aditivo materno
 σ_{am} = covarianza entre efectos genéticos aditivos directos y maternos
 σ_p^2 = varianza del efecto de ambiente permanente materno
 σ_e^2 = varianza residual
 V = número de hembras
 N = número de observaciones
 I = matrices identidad de orden apropiado.

La varianza fenotípica (σ_f^2) se obtuvo de la suma de los componentes de la varianza de efectos genéticos aditivos directos (σ_a^2) y maternos (σ_m^2), de la covarianza entre efectos genéticos aditivos y maternos (σ_{am}), de la varianza debida a efectos ambientales permanentes maternos (σ_p^2) y de la varianza residual que representa los efectos de ambiente temporal y efectos no conocidos (σ_e^2). La heredabilidad total se estimó como $h^2_t = \sigma_g^2 / \sigma_f^2$, donde σ_g^2 es la varianza genética aditiva total. La heredabilidad directa (h^2_d) se estimó a partir de la relación $h^2_d = \sigma_a^2 / \sigma_f^2$ y la heredabilidad materna se estimó como $h^2_m = \sigma_m^2 / \sigma_f^2$, mientras que la proporción de la varianza fenotípica debida a la varianza de los efectos maternos de ambiente permanente materno, se estimó a partir de $c^2 = \sigma_p^2 / \sigma_f^2$.

$$r_g = \frac{\sigma_{am}}{\sqrt{\sigma_a^2 \sigma_m^2}}$$

where:

r_g = correlation between maternal and direct additive genetic effects

σ_{am} = covariance between maternal (m) and direct (a) additive genetic effects

σ_a^2 y σ_m^2 = were previously described²⁰

Results

Table 1 shows the least square means for growth traits in red deer by sex, pregnancy number and year of birth. All these effects were statistically significant ($P < 0.001$). However, iterations were not significant ($P > 0.05$) for all of the studied parameters. Males were heavier than females. These differences favoring males increased with age. For BW a difference of 8% was observed, for WW and 6MW there is a 10% difference, while for YW difference was 17%.

All parameters were statistically different ($P < 0.001$) between pregnancies. For BW, offspring were 13% heavier in pregnancy 3, and 4% heavier in pregnancy 2 when compared to pregnancy 1. WW was 15% higher in pregnancy 3 than in 1, and 7% higher in pregnancy 2 than in 1. 6MW is 10% more elevated in pregnancy 2 than in 1. YW was 7% higher in pregnancy 2 than in 1.

Table 2 contains the variance components and values of h^2_d , h^2_m , h^2_t and c^2 for growth traits. In Model 1, h^2_t for BW and WW were moderate to high (0.33 ± 0.11 , 0.40 ± 0.22 , respectively) whereas it was close to zero for 6MW (0.05 ± 0.12). Because h^2_t was equal to zero for YW, this characteristic was not considered for analysis with Models 2 and 3.

The h^2_d values observed for BW and WW in Model 2 were moderate (0.11 ± 0.09 , 0.19 ± 0.18 , respectively), just like h^2_m (0.15 ± 0.06 , 0.14 ± 0.11 , respectively). Meanwhile h^2_d was low for 6MW (0.01 ± 0.10), and h^2_m was moderate (0.10 ± 0.10). In Model 3 h^2_d , h^2_m and c^2 are shown for BW, WW and 6MW. It was seen that h^2_d for BW and WW were moderate (0.12 ± 0.09 , 0.19 ± 0.18 , respectively), whereas it was low for 6MW (0.02 ± 0.10). For BW and 6MW h^2_m were low (0.01 ± 0.13 , 0.04 ± 0.22 , respectively), and moderate for WW (0.14 ± 0.11). Values of c^2 were low to moderate for BW and 6MW (0.14 ± 0.13 , 0.06 ± 0.23 , respectively), while it was zero for WW.

According to the logarithm of the plausible equation, the best estimator was obtained from Model 2 for WW and 6MW, and the best one for BW was Model 3.

Correlations between maternal and direct additive genetic effects (r_G) were negative for BW, WW and

La correlación entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos se estimó con el Modelo 2 y se obtuvieron con un nivel de convergencia 1×10^{-13} con 8 iteraciones, las covariables entre efectos aditivos directos y maternos se consideraron iguales a cero, también se probaron los valores iniciales de las covariables entre efectos aditivos directos y maternos, se tomaron de los estimados en los modelos anteriores utilizando la ecuación:

$$r_g = \frac{\sigma_{am}}{\sqrt{\sigma_a^2 \sigma_m^2}}$$

donde:

r_g = correlación entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos;

σ_{am} = covarianza entre los efectos genéticos aditivos directos (a) y los aditivos maternos (m)

σ_a^2 y σ_m^2 = fueron descritos previamente.²⁰

Resultados

En el Cuadro 1 se muestran las medias de mínimos cuadrados para las características de crecimiento en ciervo rojo por sexo, número de parto y año de nacimiento. Todos estos efectos fueron estadísticamente significativos ($P < 0.001$); sin embargo, las interacciones no fueron significativas ($P > 0.05$) para todas las características estudiadas. Los machos resultaron más pesados que las hembras. Estas diferencias en favor de los machos se incrementaron con la edad; para PN se observó diferencia de 8%, para PD y P6M existe diferencia de 10%, mientras que para PA la diferencia fue de 17%.

Todas las características fueron diferentes estadísticamente ($P < 0.001$) entre partos. Para PN las crías fueron 13% más pesadas en el parto 3, y 4% más pesadas en el 2, al compararse con el primer parto. El PD fue 15% más alto en el parto 3 que en el 1, y 7% más alto en el 2 que en el 1. P6M es 10% mayor en el parto 2 que en el parto 1. Para PA fue 7% mayor en el parto 2 que en el 1.

En el Cuadro 2 se muestran los componentes de varianza y los valores de h^2_d , h^2_m , h^2_t y c^2 para las características de crecimiento. Para el Modelo 1, las h^2_t para PN y PD fueron de moderadas a altas (0.33 ± 0.11 , 0.40 ± 0.22 , respectivamente) mientras que para P6M fue cercana a cero (0.05 ± 0.12). Para PA la h^2_t fue igual a cero, por lo que esta característica no se consideró para ser analizada con los Modelos 2 y 3.

Para el Modelo 2, se observa que las h^2_d para PN y PD fueron moderadas (0.11 ± 0.09 , 0.19 ± 0.18 , respectivamente), al igual que las h^2_m (0.15 ± 0.06 , 0.14 ± 0.11 , respectivamente), mientras que la h^2_d para P6M fue baja (0.01 ± 0.10), y h^2_m fue moderada (0.10 ± 0.10). En el Modelo 3 se muestran las h^2_d , h^2_m y c^2 para

Cuadro 1

PROMEDIOS MÍNIMO CUADRÁTICOS PARA PESO AL NACIMIENTO (PN), PESO AL DESTETE (PD), PESO A LOS SEIS MESES (P6M), PESO AL AÑO (PA), DE ACUERDO CON EL SEXO Y NÚMERO DE PARTO DE LA MADRE, PARA CIERVO ROJO (*Cervus elaphus scoticus*)
LEAST SQUARE MEANS FOR BIRTH WEIGHT (BW), WEANING WEIGHT (WW), SIX MONTHS WEIGHT (6MW) AND YEARLING WEIGHT (YW), ACCORDING TO SEX AND PREGNANCY NUMBER OF HINDS, FOR RED DEER (*Cervus elaphus scoticus*)

Characteristics	BW (kg)			WW (kg)			6MW (kg)			YW (kg)		
	N	mean	e. e.	n	mean	e. e.	n	mean	e. e.	n	mean	e. e.
Sex												
Females	212	8.58 ^a	0.09	73	34.22 ^a	0.62	80	41.19 ^a	0.99	91	62.75 ^a	0.88
Males	205	9.22 ^b	0.09	96	38.07 ^b	0.59	88	45.53 ^b	0.96	81	75.88 ^b	1.07
Pregnancy number												
1	63	8.14 ^a	0.15	28	33.29 ^a	0.91	30	40.97 ^a	1.20	29	66.99 ^a	1.35
2	69	9.09 ^b	0.14	20	35.97 ^b	1.03	138	45.76 ^b	0.87	143	71.64 ^b	0.66
3	285	9.47 ^c	0.07	121	39.18 ^c	0.42						
Year of birth												
1997	45	9.39 ^a	0.17									
1998	60	8.73 ^a	0.15									
1999	55	9.28 ^{cb}	0.16							15	84.90 ^a	1.94
2000	66	9.39 ^b	0.15	65	35.60 ^a	0.65	65	47.64 ^{ac}	0.79	65	57.49 ^b	0.91
2001	83	9.19 ^b	0.13	72	34.16 ^a	0.59	74	40.78 ^c	0.80	68	69.24 ^c	0.93
2002	70	8.24 ^a	0.14				25	42.74 ^a	1.24	24	65.63 ^d	1.45
2003	38	8.10 ^a	0.20	32	38.68 ^b	0.91						

^{a,b,c} Means with different letters within lines are statistically different ($P < 0.001$).

n = Number of observations

6MW, WW (-0.92 ± 0.11) 6MW (-0.84 ± 0.20) and BW (-0.21 ± 0.29).

Discussion

McManus and Hamilton²¹ obtained means of 7.86 kg for BW in males, 38.91 kg for WW and 55.61 kg for weights after weaning in a study on red deer in the United Kingdom, using 2 069 records. They reported a higher increase in weight for males than females. McManus²² studied eight red deer farms in Scotland, founding means within the farms with a range from 8.32 to 9.38 kg for BW and from 32.21 to 51.19 kg for WW. Mean weight results in males and females from the present study are within these ranges.

Rapley²³ estimated genetic parameters for red deer throughout a mixed model, finding h^2_t values of 0.67,

PN, PD y P6M. Se observó que las h^2_d para PN y PD fueron moderadas (0.12 ± 0.09 , 0.19 ± 0.18 , respectivamente), mientras que para P6M fue baja (0.02 ± 0.10). Las h^2_m para PN y P6M fueron bajas (0.01 ± 0.13 , 0.04 ± 0.22 , respectivamente), mientras que para PD fue moderada (0.14 ± 0.11). La c^2 para PN y P6M fueron de bajas a moderadas (0.14 ± 0.13 , 0.06 ± 0.23 , respectivamente), mientras que para PD fue cero.

De acuerdo con el logaritmo de la función de verosimilitud, se observó que el mejor estimador se obtuvo a partir del Modelo 2, para PD y P6M, mientras que para PN, el mejor Modelo fue el 3.

Las correlaciones entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos (r_G) para PN, PD y P6M fueron negativas: PD (-0.92 ± 0.11) P6M (-0.84 ± 0.20) y PN (-0.21 ± 0.29).

Cuadro 2

COMPONENTES DE VARIANZA, HEREDABILIDAD Y REPETIBILIDAD PARA LAS CARACTERÍSTICAS DE CRECIMIENTO DE PESO AL NACIMIENTO (PN), PESO AL DESTETE (PD), PESO A LOS 6 MESES (P6M) Y PESO AL AÑO (PA), PARA LOS TRES MODELOS ESTUDIADOS UTILIZANDO ASREML

VARIANCE, HERITABILITY AND REPEATABILITY COMPONENTS FOR BIRTH WEIGHT (BW), WEANING WEIGHT (WW), SIX MONTHS WEIGHT (6MW) AND YEARLING WEIGHT (YW) GROWTH TRAITS, FOR THE THREE MODELS USING ASREML

Characteristic	N	Variances (kg ²)					h ² _d ± s.e.	h ² _m ± s.e.	c ² ± s.e.	Log-L
		σ ² _a	σ ² _m	σ ² _p	σ ² _e	σ ² _f				
MODEL 1										
BW	417	0.455			0.897	1.352	0.33 ± 0.11 ^a			-268.923
WW	169	7.413			10.941	18.354	0.40 ± 0.22 ^a			-325.983
6MW	168	1.485			28.288	29.773	0.05 ± 0.12 ^a			-368.247
YW	172	0.000			44.366	44.366	0.00 ± 0.00			-411.102
MODEL 2										
BW	417	0.152	0.198		0.969	1.321	0.11 ± 0.09	0.15 ± 0.06		-266.114
WW	169	3.414	2.491		11.842	17.749	0.19 ± 0.18	0.14 ± 0.11		-325.169
6MW	168	0.521	3.130		26.147	29.799	0.01 ± 0.10	0.10 ± 0.10		-367.772
MODEL 3										
BW	417	0.164	0.020	0.184	0.946	1.316	0.12 ± 0.09	0.01 ± 0.13	0.14 ± 0.13	-265.588
WW	169	3.416	2.492	0.000	11.846	17.754	0.19 ± 0.18	0.14 ± 0.11	0.00 ± 0.00	-325.169
6MW	168	0.611	1.425	1.968	25.771	29.769	0.02 ± 0.10	0.04 ± 0.22	0.06 ± 0.23	-367.740

N = Number of observations, a = Total heritability, (h²), h²_d = Direct heritability, h²_m = Maternal heritability, c² = Variance of the permanent environmental maternal effects s. e = Standard error, σ²_a = Direct additive genetic variance, σ²_m = Maternal additive genetic variance, σ²_p = Maternal permanent environmental variance, σ²_e = Error variance, σ²_f = Phenotypic variance, Log-L = logarithmic likelihood function.

0.77 and 0.60 for BW, WW and 15-month weight, respectively. Such values are higher than those found in the present study with Model 1. McManus and Hamilton²¹ studied a herd of red deer crossed with wapiti in Scotland, using a model based on the mother and with the DFREML program. They observed a h² of 0.27 and 0.21 for BW and WW, respectively, and a 0.10 value for post-weaning characteristics. These values are similar to those found in the present study for BW, but not for WW, which were lower than the estimated in this study, compared to Model 2. Analyzing 2470 records from 56 stags and 110 hinds, McManus²² found that h²_d for red deer growth traits varied for BW, from 0.31 to 0.49; for WW, from 0.01 to 0.89; and for post-weaning weights, from 0.08 to 0.37, using an animal model with the DFREML algorithm. Values estimated in the present study by Model 1 are within these ranges.

Assessment for h²_d and h²_m regarding BW were

Discusión

McManus y Hamilton,²¹ en un estudio con ciervo rojo en el Reino Unido, usando 2 069 registros, obtuvieron promedios de 7.86 kg en machos para PN, 38.91 kg para PD, y de 55.61 kg para pesos posteriores al destete, observándose mayor incremento en el peso en machos que en las hembras. McManus²² estudió ocho granjas de ciervo rojo en Escocia, y encontró promedios dentro de granjas con un rango de 8.32 a 9.38 kg para PN y de 32.21 a 51.19 kg para PD. Los resultados de los pesos promedio en machos y en hembras para el presente estudio se encuentran dentro de estos rangos.

Rapley²³ estimó parámetros genéticos para ciervos rojos a través de un modelo mixto, y encontró valores de h²_t de 0.67, 0.77 y 0.60 para PN, PD y para peso a los 15 meses de edad, respectivamente; estos valores

better from Model 3, according to the logarithm of the plausibility equation, due to the inclusion of maternal and permanent environmental factors, along with the number of records for this variable. Meanwhile, h^2_d and h^2_m estimation for WW were better from Model 2, with the higher algorithm of plausible equation for this trait, perhaps as a result of the scarce available information. The population shows enough direct and maternal genetic variation for BW and WW, thus they can be included in a genetic improvement program for red deer.

Ranges for 6MW and YW were not successfully assessed; nonetheless, they may have additive genetic variability. Therefore, analysis with more data and a better pedigree structure need to be done on both, number and structure of data affecting assessment accuracy of the variance components.

Variance of the maternal environmental permanent effects as proportion of the phenotypic variance (c^2) found for BW was moderate; whereas for WW and 6MW it was close to zero. These c^2 estimated values might be attributable to the reduced number of observations, as well as to data structure.

It can be said that in the present study Model 2 was the best one, based on the criteria used by Matika *et al.*,¹¹ who consider the best model the one with the highest logarithm value of the plausible function. Models considered as more complete, those that include maternal and maternal environmental permanent effects, will have a more accurate assessment of genetic parameters than simpler models, which only include direct additive genetic effects.³

Genetic correlations between direct and maternal additive genetic effects were negative for BW, WW and 6MW.

Some studies on other species as bovine and ovine, have reported that correlations between additive and maternal genetic effects tend to be negative for all characteristics.^{2,4,14,24-26} Nevertheless, these correlations are moderate (-0.30) when there is good data structure with larger information amount about genealogy and production records of the hinds for several generations. However, when there is no good data structure and pedigree is not complete, these correlations tend to be higher (-0.70 to -0.90). It may be the reason why for WW and 6MW assessments in the present study were high and negative, from -0.92 to -0.84, respectively.²⁵

Referencias

1. Van den Berg GHJ, Garrick DJ. Inheritance of adult velvet anther weights and live weights in farmed red deer. *Livest Prod Sci* 1997; 49: 287-295.
2. Meyer K. Estimates of direct and maternal correlations

son mayores a los encontrados en el presente estudio con el Modelo 1. McManus y Hamilton²¹ estudiaron un ható de ciervo rojo cruzado con wapiti en Escocia, usando un modelo con base en la madre, y con el programa DFREML, y observaron una h^2 de 0.27 y 0.21 para PN y PD, respectivamente, y un valor de 0.10 para las características de peso posdestete, estos valores son similares a los encontrados en el presente estudio para PN, pero no para PD, que fue inferior al estimado en este estudio, comparado con el Modelo 2. McManus,²² con 2 470 registros de 59 sementales y 110 madres, encontró que las h^2_d para características de crecimiento de ciervo rojo, usando un modelo animal con el algoritmo DFREML, variaron para h^2_d de PN 0.31 a 0.49; para PD, de 0.01 a 0.89, y para pesos posdestete, de 0.08 a 0.37, los valores estimados en el presente estudio con el Modelo 1 se encuentran dentro de estos rangos.

Para PN la estimación de la h^2_d y la h^2_m fueron mejores, a partir del Modelo 3, de acuerdo con el logaritmo de la función de verosimilitud, este resultado se debió a la inclusión de los factores maternos y ambientales permanentes, así como al número de registros que presentó esta variable, mientras que para PD, la estimación de la h^2_d y la h^2_m fueron mejores a partir del Modelo 2, con el logaritmo de la función de verosimilitud mayor para esta característica, quizá como resultado de la escasa información disponible. La población muestra suficiente variación genética aditiva directa y materna, para las características PN y PD, por lo que pueden ser consideradas para incluirse en un programa de mejoramiento genético del ciervo rojo.

Los parámetros para las características de P6M y PA no se estimaron satisfactoriamente, aunque quizá muestran variabilidad genética aditiva, por lo que es necesario hacer los análisis con más datos y mejor estructura en el pedigrí, pues tanto el número como la estructura de los datos afectan la precisión de la estimación de los componentes de varianza.

La varianza de los efectos maternos de ambiente permanente como proporción de la varianza fenotípica (c^2) encontrada para PN fue moderada, mientras que para PD y P6M fue casi cero, estos valores estimados de c^2 pueden atribuirse al poco número de observaciones, así como a la estructura de los datos.

Con base en los criterios utilizados por Matika *et al.*,¹¹ quienes consideran como mejor modelo al de valor más alto del logaritmo de la función de verosimilitud, se puede decir que aquí el mejor fue el Modelo 2. Se considera que modelos más completos, que incluyen los efectos genéticos maternos y de ambiente permanente materno, tendrán una estimación más precisa de los parámetros genéticos, que los

- among growth traits in Australian beef cattle. *Livest Prod Sci* 1994; 38: 91-105.
3. Clément V, Bibé B, Verrier E, Elsen JM, Manfredi E, Bouix J *et al.* Simulation analysis to test the influence of model adequacy and data structure on the estimation of genetic parameters for traits with direct and maternal effects. *Genet Sel Evol* 2001; 33: 369-395.
 4. Meyer K. Variance components due to direct and maternal effects for growth traits of Australian beef cattle. *Livest Prod Sci* 1992; 31: 179-204.
 5. Tawah CL, Mbah DA, Rege JEO, Oumate H. Genetic evaluation of birth and weaning of Gudali and two-breed synthetic Wakwa beef cattle populations under selection in Cameroon: genetic and phenotypic parameters. *Anim Prod* 1993; 57: 73-79.
 6. Al-Shorepy SA, Notter DR. Genetic variation and covariation for ewe reproduction, lamb growth and lamb scrotal circumference in a Fall-Lambing sheep flock. *J Anim Sci* 1996; 74: 1490-1498.
 7. Robinson DL. Estimation and interpretation of direct and maternal genetic parameters for weights of Australian Angus Cattle. *Livest Prod Sci* 1996; 45: 1-11.
 8. Lee C, Van Tassell CP, Pollak EJ. Estimation of Genetic variance and covariance components for weaning weight in Simmental cattle. *J Anim Sci* 1997; 75: 325-330.
 9. Tosh JJ, Kemp RA, Ward DR. Estimates of direct and maternal genetic parameters for weight traits backfat thickness in a multibreed population of beef cattle. *Can. J Anim Sci* 1999; 79: 433-439.
 10. Hanford KJ, Van Vleck LD, Snowden GD. Estimates of genetic parameters and genetic change for reproduction, weight, and wool characteristics of Columbia Sheep. *J Anim Sci* 2002; 80: 3086-3098.
 11. Matika O, Van Wyk JB, Erasmus GJ, Baker RL. Genetic parameters estimates in Sabi Sheep. *Livest Prod Sci* 2003; 79: 17-28.
 12. Hofer A. Variance component estimation in animal breeding: a review. *J Anim Breed Genet* 1998; 115: 247-265.
 13. Notter DR. Genetic parameters for growth traits in Suffolk and Poypay sheep. *Livest Prod Sci* 1998; 55: 205-213.
 14. Domínguez VJ, Núñez DR, Ramírez VR, Ruiz FA. Evaluación genética de variables de crecimiento en bovinos Tropicarne: I. selección de modelos. *Agrociencia* 2003; 37: 323-335.
 15. Vasquez CG, Olvera L, Sequeiros Y, Kuri ML, Navarro VA, Rovelo AE *et al.* Nursing and feeding behavior of confined red deer (*Cervus elaphus scoticus*) in the Mexican highlands. *NZ J Agric Res* 2004; 47: 1-9.
 16. García E. Modificación al sistema de clasificación climática de Köpen. México DF: UNAM Instituto de Geografía, 1988.
 17. INEGI. Cartas topográficas de climas de temperatu-

modelos más simples, en los que sólo se incluyen los efectos genéticos aditivos directos.³

Las correlaciones genéticas entre los efectos genéticos aditivos directos y maternos fueron negativas para PN, PD y P6M.

Se ha observado en algunos estudios para otras especies como bovinos y ovinos, que las correlaciones entre los efectos genéticos aditivos y maternos tienden a ser negativas para todas las características,^{2,4,14,24-26} pero estas correlaciones son moderadas (-0.30) cuando hay buena estructura de los datos con mayor cantidad de información en la genealogía y de registros de producción de las madres en varias generaciones; sin embargo, cuando no hay buena estructura de los datos y el pedigrí no está completo, estas correlaciones tienden a ser más altas (-0.70 a -0.90), quizás por esta razón las r_{am} para PD y P6M estimadas en el presente estudio fueron altas y negativas, de -0.92 y -0.84, respectivamente.²⁵

ras y precipitación. México DF: Instituto Nacional de Estadística, Geografía e Informática, 2000.

18. SAS. SAS/STAT Users Guide versión 8. Cary, NC, USA: SAS Institute, 2001.
19. Gilmour AR, Gogel BJ, Cullis BR, Welham SJ, Thompson R. ASReml User Guide Release 1.0. VSN International Ltd. 2002.
20. Van Vleck LD, Pollak EJ, Oltenacu BEA. Genetics for the animal sciences. New York: Ed. Freeman. 1987
21. McManus CM, Hamilton WJ. Estimation of genetic and phenotypic parameters for growth and reproductive traits for red deer on an unplanned farm. *Anim Prod* 1991; 53: 227-235.
22. McManus CM. Within-farm estimates of genetic and phenotypic parameters for growth and reproductive traits for red deer. *Anim Prod* 1993; 57: 153-159.
23. Rapley CM. Genetic parameters of live weight traits of red deer in New Zealand. Proceedings of the Australian Association for Animal Breeding and Genetics; 1990, 8; Hamilton (New Zealand). Hamilton (New Zealand): Australian Association for Animal Breeding and Genetics, 1990: 501-507.
24. Fadili ME, Michaux C, Dettelleux J, Leroy PL. Genetic parameters for growth traits of the Moroccan Timahdit breed of sheep. *Small Rumin Res* 2000; 37: 203-208.
25. Maniatis N, Pollott GE. The impact of data structure on genetic (co)variance components of early growth in sheep, estimated using an animal model with maternal effects. *J Anim Sci* 2003; 81: 101-108.
26. Naser FWC, Erasmus GJ, Wyk van JB. Genetic parameter estimates for pre-weaning weight traits in Dorper sheep. *Small Rumin Res* 2001; 40: 197-202.