

UNIVERSIDADE ESTADUAL PAULISTA
FACULDADE DE CIÊNCIAS AGRÁRIAS E VETERINÁRIAS
CÂMPUS DE JABOTICABAL

ANÁLISE DA CURVA DE CRESCIMENTO DE BOVINOS DA RAÇA NELORE
UTILIZANDO FUNÇÕES NÃO-LINEARES EM ANÁLISES BAYESIANAS

Selma Forni

Orientadora: Profa. Dra. Lucia Galvão de Albuquerque
Co-orientador: Prof. Dr. Henrique Nunes de Oliveira

Tese apresentada à Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias – Unesp, Câmpus de Jaboticabal, como parte das exigências para a obtenção do título de Doutor em Zootecnia.

JABOTICABAL – SÃO PAULO – BRASIL
Fevereiro de 2007

DADOS CURRICULARES DA AUTORA

SELMA FORNI - Nascida em 15 de junho de 1978, em Espírito Santo do Pinhal, São Paulo, filha de Vicente Forni e Antonia Augusta Caldas Forni, é Zootecnista formada pela Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal, em janeiro de 2001. Iniciou o curso de pós-graduação em Zootecnia, Área de concentração em Genética e Melhoramento Animal, em março de 2001, obtendo o título de Mestre pela Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal, em fevereiro de 2003. Suas atividades do curso de Doutorado em Zootecnia, Área de concentração em Genética e Melhoramento dos Animais Domésticos, tiveram início em março de 2003. Durante o ano de 2005, esteve na Universidade Politécnica de Valencia, Espanha, desenvolvendo atividades de pesquisa relacionadas à tese de doutorado. Em fevereiro de 2006, retomou suas atividades na Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, UNESP, Campus de Jaboticabal, obtendo o título de Doutor em fevereiro de 2007.

“Si las páginas de este libro consienten algún verso feliz, perdóneme el lector la descortesía de haberlo usurpado yo, previamente. Nuestras nadas poco difieren, es trivial y fortuita la circunstancia de que seas tú el lector de estos ejercicios, y yo su redactor”

Jorge Luis Borges

Aos meus professores, desde a infância
DEDICO

AGRADECIMENTOS

Ao Conselho Nacional de Desenvolvimento Científico e Tecnológico (CNPq) pela concessão da bolsa de doutorado.

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa para estágio no exterior.

À Associação Nacional de Criadores e Pesquisadores (ANCP) por disponibilizar o banco de dados.

Aos professores e funcionários da Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias de Jaboticabal que de alguma forma contribuíram em minha formação acadêmica.

Aos membros da banca examinadora, Dr. Paulo Sávio Lopes, Dr. Joanir Pereira Eler, Dr. Maurício Mello de Alencar e Dr. Humberto Tonhati, pelas valiosas sugestões.

Aos amigos de Jaboticabal, Gabriela Arduíno, Laila e Rodrigo, Lenira e Alexandre, Ana Cláudia e Tonhati, Maria Eugênia e Augusto, Joslaine e Fábio, Ana Cristina e Rubinho, Ana Carolina, Arthur, Eduardo, Lucia Durigan, João Jorge e Andréa, William e Naomi, Roberto e Liziane, Monyka e Márcio, Annaíza, Marcos, Márcio, Luciana, Arione, Fernando e Roberta, Maria Eliana, Antonio Roberto, e Leonardo, pela agradável convivência.

Aos amigos da Valencia, Pilar, Juan Pablo, Per, Clara, Bea, Noelia, Luis, Mariam, Rosa, Toñi, Águeda, Manolo, Marcial, e Wagdy, pela generosa acolhida.

À Dra. Miriam Piles por me receber com tanta generosidade em sua casa e em seu trabalho, e por toda sua atenção e carinho.

Ao Prof. Dr. Agustín Blasco por sua dedicação e amizade durante minha estada em Valencia.

Ao Dr. Henrique Nunes de Oliveira pelos ensinamentos e agradáveis momentos de convivência que nos fizeram amigos.

À Dra. Lucia Galvão de Albuquerque por sua atenção e orientação, mas especialmente, por seu carinho, afeto e companheirismo que jamais serão esquecidos.

À família Bellam Fedrizi pela carinhosa acolhida em sua casa.

À minha irmã, Sandra, e meu cunhado, Roberto, por todo seu carinho. Ao meu sobrinho, Betinho, pela alegria que trouxe para toda a família.

Ao Luis Fernando por seu carinho, apoio, cumplicidade e amor desde que nos conhecemos.

Aos meus pais, Antonia e Vicente, por seu apoio e amor incondicional.

SUMÁRIO

Página

RESUMO	ix
ABSTRACT	x
CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS	01
Aplicação de funções não-lineares para avaliação do crescimento de bovinos de corte	03
Os parâmetros das curvas de crescimento como critérios de seleção	08
Comparações entre modelos empregados para descrever a trajetória de crescimento	13
REFERÊNCIAS	15
CAPÍTULO 2 - Análise de Dados Longitudinais de Bovinos de Corte Empregando um Modelo Não-Linear	
Resumo	22
Introdução	23
Material e Métodos	24
Resultados e Discussão	32
Conclusões	37
REFERÊNCIAS	38
CAPÍTULO 3 - Comparação de Diferentes Funções Não-Lineares para o Estudo de Dados Longitudinais de Bovinos de Corte	
Resumo	42
Introdução	43
Material e Métodos	44
Resultados e Discussão	51
Conclusões	60
REFERÊNCIAS	61

ANÁLISE DA CURVA DE CRESCIMENTO DE BOVINOS DA RAÇA NELORE UTILIZANDO FUNÇÕES NÃO-LINEARES EM ANÁLISES BAYESIANAS

RESUMO - O objetivo do presente trabalho foi estimar conjuntamente os parâmetros das curvas de crescimento de animais da raça Nelore, seus componentes de (co)variâncias e os efeitos genéticos e ambientais que atuaram sobre eles. As funções de Brody, Von Bertalanffy, Gompertz e Logística foram empregadas no primeiro estágio de um modelo hierárquico Bayesiano. Os efeitos genéticos e ambientais foram considerados em um modelo animal no segundo estágio de hierarquia. Diferentes abordagens para a variância do erro de ajuste foram avaliadas: constância ao longo da trajetória, aumento linear até os três anos de idade e aumento exponencial. Amostras aleatórias das distribuições marginais foram obtidas aplicando-se os algoritmos de Metropolis-Hastings e amostragem de Gibbs. A presença de animais que não atingiram a maturidade no conjunto de dados não prejudicou a predição dos pesos adultos. Grande parte da variância fenotípica observada neste peso foi devida a efeitos genéticos aditivos. O parâmetro a das curvas de Brody, Von Bertalanffy e Gompertz poderia ser utilizado como critério de seleção para controlar o aumento de peso adulto. O ambiente materno influenciou não somente o crescimento inicial dos animais mas também os pesos maduros e deve ser considerado na avaliação de todas as etapas do crescimento. Os modelos linear e exponencial empregados para a variância do erro de ajuste não representaram de forma adequada este parâmetro no início da curva. A seleção para alterar a pendente da curva de crescimento mantendo o peso adulto constante seria ineficiente, uma vez que, é alta e positiva a correlação genética entre o peso assintótico e a taxa de maturação.

Palavras-chave: análises Bayesianas, comparação de modelos, crescimento, funções não-lineares, gado de corte, heterogeneidade de resíduos

BAYESIAN ANALYSIS OF NELORE GROWTH CURVE APPLYING NON-LINEAR FUNCTIONS

SUMMARY – The objective of this work was to estimate the joint posterior distribution of Nelore growth curve parameters, their (co)variance components and the environmental and additive genetic components affecting them. The Brody, Von Bertalanffy, Gompertz and Logistic functions were applied in the first stage of a hierarchical Bayesian model. The environmental and genetic effects were described by an animal model in the second stage. Different approaches for describing the adjustment error variance along the growth curve were evaluated: constancy throughout the trajectory, linear increasing until three years of age and exponential increasing. Random samples of the marginal distributions were drawn using Metropolis-Hastings and Gibbs sampling algorithms. Even though the curve parameters were estimated for animals with records just from the beginning of the growth process, the adult weights were accurately predicted. A high additive genetic variance for mature weight was observed. The parameter a of Brody, Von Bertalanffy and Gompertz models could be used as a selection criterion to control adult weight increases. The effect of maternal environment on growth was carried through to maturity and it should be considered while evaluating all weights. The adjustment error variances at the beginning of growth curve were not adequately described by the linear and exponential models. Selection to change the growth curve slope without modifying adult weight would be inefficient, since their genetic correlation is high.

Keywords: Bayesian analysis, beef cattle, growth, model choice, non-linear functions, residual heterogeneity

CAPÍTULO 1 – CONSIDERAÇÕES GERAIS

Em rebanhos de gado de corte, o crescimento dos animais é avaliado, geralmente, pela medida dos pesos em idades padrão ou dos ganhos de peso em determinados intervalos de tempo. A maneira mais freqüente de analisar estas características é assumir que as medidas tomadas em diferentes idades são características diferentes geneticamente correlacionadas, e utilizar modelos multi-características para estimar os componentes de (co)variâncias e os valores genéticos dos animais.

Esses modelos fornecem predições para determinados pontos ou idades, e na maioria dos programas de avaliação, os animais são selecionados em função das estimativas de valores genéticos obtidos a partir das medidas tomadas nas etapas iniciais de crescimento, uma vez que o peso ao abate é atingido antes da maturidade. A seleção para maiores pesos em idades jovens, ou maior taxa de crescimento, tem sido indicada como uma das mais promissoras formas de aumentar a eficiência de produção. Entretanto, esse tipo de seleção pode trazer, como consequência, o aumento do peso dos animais adultos, acarretando aumento dos custos de manutenção das matrizes e, conseqüentemente, reduzindo as vantagens econômicas do aumento de peso dos animais de abate (CARTWRIGHT, 1970; LÓPEZ de TORRE et al., 1992; ARANGO & VAN VLECK, 2002). Estudos das relações entre os pesos em diferentes idades, ou ganhos de peso, demonstraram que as taxas de crescimento em diferentes fases da vida dos animais estão genética e positivamente correlacionadas com o tamanho adulto (BULLOCK et al., 1993; MEYER, 1999).

Quando uma série de pesagens, ou quaisquer medidas de tamanho, são tomadas em um mesmo indivíduo, desde o nascimento até a maturidade, é possível construir uma curva do tamanho em função da idade, que representa todo o processo de crescimento. A seleção para alterar a forma da curva de crescimento dos animais, aumentando a taxa de crescimento até o peso de abate sem alterar o tamanho adulto, tem sido preconizada como uma alternativa para melhorar a eficiência de produção em

gado de corte (CARTWRIGHT, 1970). FITZHUGH (1976) destacou uma série de benefícios que a seleção para alterar a forma da curva de crescimento pode proporcionar: resolver o antagonismo genético entre o rápido e eficiente crescimento da progênie até o peso de abate e o menor custo de manutenção das vacas, aumentar a eficiência mediante o aumento da taxa de maturação, diminuir a idade ao primeiro parto pela redução da idade à puberdade, reduzir a incidência de distocia pela redução da relação entre o peso do bezerro ao nascer e o peso da vaca, e modificar a composição da carcaça possibilitando que os animais atinjam o peso ao abate com a proporção de gordura exigida pelo mercado consumidor em questão. Entretanto, para alterar geneticamente a forma da curva de crescimento de uma população é necessário encontrar funções matemáticas que descrevam adequadamente o processo de desenvolvimento dos animais até a maturidade e permitam identificar variabilidade genética nas fases iniciais do crescimento quando o peso adulto pouco varia.

Recentemente, as funções de covariâncias e os modelos de regressão aleatória foram propostos como uma alternativa para modelar características que são medidas repetidas vezes durante a vida dos animais (KIRKPATRICK et al., 1990; KIRKPATRICK et al., 1994; MEYER, 1998). Os modelos de regressão aleatória permitem descrever as curvas de crescimento dos animais por meio de seus coeficientes para uma determinada função. Assim, é possível estimar valores genéticos para a curva de crescimento como um todo, para funções da curva e para os pesos em qualquer idade dentro do intervalo de valores dos dados. Entretanto, estes modelos permitem predições de valores genéticos apenas dentro do intervalo de idades em que os pesos foram registrados, não permitindo extrapolações, e seus parâmetros não possuem interpretação biológica. Além disto, funções lineares são empregadas para descrever as covariâncias entre pesos em diferentes idades.

Uma outra possibilidade para avaliar características que se repetem é descrever a trajetória por meio de um modelo matemático que considera sua não-linearidade, ou seja, por uma regressão não-linear das medidas sobre o tempo. Segundo RATKOWSKY (1983), esta abordagem permite obter boa representação do comportamento dos dados, predizer a resposta na variável dependente para um valor

fixo da variável independente e fazer inferências baseadas nas estimativas dos parâmetros do modelo. Vários trabalhos de pesquisa foram realizados com o objetivo de avaliar fatores genéticos e ambientais que influenciam os parâmetros das curvas de crescimento descritas por modelos não-lineares, e verificar a possibilidade de utilizar tais parâmetros como critérios de seleção (DeNISE & BRINKS, 1985; MEYER, 1995; OLIVEIRA, 1995; GARNERO, 2002; MAZZINI et al., 2003; SANTORO et al., 2005b; FRIZZAS, 2006).

O método tradicional de aplicação destes modelos consiste em dois passos. Em um primeiro passo, os parâmetros são estimados para cada animal individualmente e, em um segundo passo, os efeitos genéticos e ambientais que atuam sobre estes parâmetros são preditos. Assim, o erro de ajuste do primeiro passo não é considerado na estimação dos componentes de (co)variâncias e na predição dos valores genéticos. Outro aspecto negativo no emprego de modelos não-lineares pelo método tradicional é que somente informações do próprio animal são utilizadas para a estimação dos parâmetros da curva, deste modo os animais que têm seus pesos registrados somente até a idade ao abate nem sempre podem ter sua curva de crescimento bem ajustada.

O objetivo do presente trabalho foi avaliar diferentes funções não-lineares para descrever a curva de crescimento e prever o peso adulto de bovinos da raça Nelore, empregando um modelo hierárquico Bayesiano que permitiu a estimação conjunta dos parâmetros das funções e seus componentes de (co)variâncias.

Aplicação de funções não-lineares para avaliação do crescimento de bovinos de corte

O emprego de funções não-lineares na avaliação do crescimento de bovinos, denominadas simplesmente como curvas de crescimento, surgiu a partir da idéia de que o peso, ou qualquer medida de crescimento, é uma função da idade. Em sua revisão sobre o emprego da matemática na descrição de processos de crescimento, SANDLAND (1983) relatou que uma das primeiras tentativas de descrever o crescimento por meio de funções matemáticas foi realizada em 1835 por Quetelet; o

primeiro a estabelecer analogias entre diferentes fases do crescimento de um organismo propondo uma curva sigmóide para descrevê-lo.

O desenvolvimento de teorias e técnicas para o ajuste de modelos matemáticos que descrevem curvas de crescimento ocorreu de forma multidisciplinar, uma vez que o conhecimento dos aspectos gerais deste processo desperta interesse em várias áreas de conhecimento. A aplicação de novas tecnologias na produção animal depende da compreensão do impacto de suas implementações na eficiência produtiva durante todo o ciclo de vida dos animais. Um ponto de partida para o entendimento da importância das curvas de crescimento é o livro de BRODY (1945), *Bioenergética e Crescimento*, em que o autor estabelece uma compreensível ligação entre aspectos biológicos do processo de desenvolvimento dos animais e algumas leis matemáticas. Após a publicação deste livro, nota-se claramente o aumento no interesse científico pelos modelos não-lineares na descrição do crescimento, e o refinamento de técnicas associadas ao emprego destes modelos.

Segundo SANDLAND (1983), os modelos mais freqüentemente utilizados na descrição de curvas de crescimento são funções não-lineares do tipo sigmóide, fundamentadas na equação diferencial proposta por Verhulst em 1838. Estas funções podem ser empíricas; aquelas desenvolvidas para descrever os dados na forma em que foram observados, ou mecánísticas; deduzidas matematicamente a partir do método de obtenção dos dados. O interesse nestes modelos se deve ao fato de permitirem resumir a informação de um conjunto de dados de crescimento em poucos parâmetros, que facilitam a comparação de aspectos gerais do processo de desenvolvimento dos animais. O emprego das curvas de crescimento evita os inconvenientes da interpretação independente de um grande número de medidas isoladas que estão sujeitas a efeitos ambientais temporários não identificáveis (FITZHUGH, 1976). Além do que, os parâmetros das curvas descrevem vários aspectos do processo de crescimento, e a partir deles é possível prever outras medidas de interesse na produção animal, como o peso e a idade no ponto de inflexão da curva. Tais parâmetros também podem ser utilizados diretamente como critérios de seleção.

Várias funções foram desenvolvidas para descrever o complexo processo de crescimento dos bovinos em poucos parâmetros, matematicamente eficientes e biologicamente interpretáveis (ARANGO & VAN VLECK, 2002). Entre os modelos não-lineares, mecanísticos e empíricos, estão as equações de Brody, Von Bertalanffy, Feller, Weiss and Kavanau, Fitzhugh, Richards, Parks e as curvas Logística e Gompertz; uma descrição resumida de todos esses modelos pode ser encontrada em PARKS (1982). É consenso entre vários autores, como BROWN et al. (1976), FITZHUGH (1976), OLIVEIRA et al. (2000), MAZZINI et al., 2003; PAZ et al. (2004), FREITAS (2005), SANTORO et al. (2005a) e FRIZZAS (2006), que as funções não-lineares mais utilizadas em trabalhos científicos para a descrição dos padrões de crescimento de bovinos de corte são as curvas de Brody, Von Bertalanffy, Richards, Logística e Gompertz. As interpretações matemáticas dos componentes destas funções podem ser resumidas como: y_t representa o peso em determinada idade t ; a representa o valor assintótico de y_t que é atingido quando t tende ao infinito; k representa a medida da taxa de variação da função exponencial; e representa a base do logaritmo natural; b representa a constante de integração relacionada com os pesos iniciais; M representa a constante que dá forma à curva; e ε é o erro aleatório associado a cada pesagem (BROWN et al., 1976).

No modelo proposto por BRODY (1945), considera-se que a taxa de crescimento em cada ponto proporcional ao crescimento que está por vir. A função pode ser comparada a uma reação química monomolecular, em que o peso adulto seria a substância inicial e y a quantidade desaparecida em um tempo t :

$$y_t = a [1 - b e^{(-kt)}] + \varepsilon$$

Neste modelo, o ponto de inflexão coincide com o nascimento, resultando em uma curva não sigmóide. Esta função foi proposta inicialmente para descrever a fase de auto-inibição do crescimento, entretanto, é amplamente utilizada em bovinos de corte que nascem com desenvolvimento fisiológico bastante avançado quando comparados às outras espécies, como se já tivessem superado a fase de aceleração descrita pelo parâmetro M , diferente de um nas demais funções.

VON BERTALANFFY (1957) desenvolveu uma função baseando-se na suposição de que o crescimento é a diferença entre as taxas de anabolismo e catabolismo dos tecidos, que teoricamente poderiam ser conhecidos mediante experimentos de laboratório. O ponto de inflexão nesta equação está fixo em aproximadamente 30% do peso assintótico:

$$y_t = a [1 - b e^{(-kt)}]^3 + \varepsilon$$

RICHARDS (1959), considerando que o ponto de inflexão das curvas de diferentes indivíduos podem variar, ainda que dentro de uma mesma população, postulou uma equação diferencial que resulta em uma curva de crescimento bastante flexível:

$$y_t = a [1 - b e^{(-kt)}]^M + \varepsilon$$

A flexibilidade da curva é devida ao ponto de inflexão variável, que pode ser representado por: $a (M / M + 1)^M$. Segundo BROWN et al. (1976), podem haver grandes dificuldades na utilização desta curva devido à não convergência em métodos de soluções iterativas. Os autores apontaram como principal motivo para a não convergência a correlação alta e negativa entre os parâmetros b e M . Muitos autores relatam dificuldades em ajustar o modelo de Richards a dados de crescimento de bovinos de corte (DeNISE & BRINKS, 1985, LÓPEZ DE TORRE et al., 1992, OLIVEIRA et al., 2000, MAZZINI et al., 2003, PAZ et al., 2004, FREITAS, 2005, SANTORO et al., 2005a, FRIZZAS, 2006).

A curva Logística, proposta para o estudo do crescimento de animais por NELDER (1961), apresenta um ponto de inflexão variável assim como a curva de Richards. Entretanto, devido a fixação de b igual a -1, o ponto de inflexão está limitado entre 41% e 44% de a :

$$y_t = a [1 + e^{(-kt)}]^{-M} + \varepsilon$$

O ponto de inflexão desta curva sigmóide, e quase simétrica, pode ser representado por: $a (M - 1 / M)^M$. O nome logística foi atribuído por Verhulst em 1838 que a utilizou para expressar o crescimento populacional humano (SANDLAND, 1983).

A função proposta por Gompertz em 1825 (LAIRD, 1965) para descrever o crescimento populacional e recomendada para o estudo do crescimento de animais por

Sewall Wright em 1926 (SANDLAND, 1983), assume que a taxa de crescimento é proporcional ao peso do organismo e decresce com o tempo:

$$y_t = a \left[e^{(-b)e^{(-kt)}} \right] + \varepsilon$$

O ponto de inflexão nesta curva está fixo em $a e^{-1}$. PITCHFORD et al. (1993) propuseram uma curva de Gompertz modificada, em que intercepto é igual ao peso ao nascimento. Este modelo foi empregado nos estudos de bovinos de corte de MEYER (1995) e ARCHER et al. (1998).

É importante ressaltar que, embora as letras utilizadas para designar cada um dos parâmetros coincidam nos diferentes modelos, existem variações quanto às suas interpretações. Em alguns casos a interpretação dos parâmetros é direta, mas em outros é necessário recorrer a dedução da equação para uma compreensão exata de sua relação com os fenômenos fisiológicos subjacentes. As comparações de estimativas de parâmetros obtidas em diferentes modelos, ainda que sejam parâmetros designados pela mesma letra, podem estar equivocadas. Apesar disso, associações biológicas podem ser feitas.

O parâmetro a representa o peso assintótico e é o único parâmetro cujas estimativas obtidas em diferentes modelos são comparáveis. É definido pelo $\lim y(t)$ quando t tende ao infinito, em todas as funções. Deve-se notar que não representa o peso máximo que o animal pode atingir, mas o peso médio à maturidade independente de variações sazonais (BROWN et al. 1976; FITZHUGH, 1976).

O parâmetro k tem distintas interpretações nos diferentes modelos, mas pode-se dizer que, em todos, é um parâmetro relacionado à taxa de maturação, e determina a inclinação da curva. A taxa de maturação pode ser entendida como um indicador da velocidade com que o animal se aproxima de seu tamanho adulto. OLIVEIRA (1995) interpretou a maturação como uma mudança de peso em direção à maturidade; o grau de maturação de um indivíduo numa dada idade representa a fração do peso adulto que foi atingida até aquele ponto, ou seja, y_t / a . Comparações entre parâmetros estimados por diferentes funções estão equivocadas, e mesmo comparações de estimativas obtidas por um mesmo modelo para diferentes animais devem ser feitas

com muito cuidado, em função da existência de forte associação entre os parâmetros k e a (BROWN et al., 1972).

O parâmetro b é uma constante de integração que está relacionada com os pesos iniciais dos animais, reflete o grau de maturação ao nascimento. Maiores valores do parâmetro b estão associados a menores pesos ao nascer nos modelos de Brody, Von Bertalanffy, Richards e Gompertz. Na curva Logística o parâmetro b está fixo como a unidade. No modelo proposto por Gompertz, quando $t = 0$, $b = \log(a / y)$. Assim, a correlação entre este parâmetro e o peso adulto é, em geral, bastante elevada.

O parâmetro M dá forma à curva e, conseqüentemente, determina seu ponto de inflexão, que representa o momento em que se encerra a aceleração do crescimento e inicia a fase de auto-inibição até chegar ao peso adulto. Portanto, o ponto de inflexão coincide com o ponto de máxima taxa de crescimento e pode ser útil para definir o momento economicamente mais vantajoso para o abate, embora, a idade dos animais ao abate é fortemente influenciada pelo custo de produção e pelas preferências do mercado consumidor.

Em qualquer dos modelos, a taxa de crescimento absoluta em determinado ponto da curva é dada pela derivada do peso em relação à idade (dy_t / dt), e a aceleração da taxa de crescimento pela segunda derivada (d^2y_t / dt^2). A taxa relativa de crescimento, $(1 / y) (dy_t / dt)$, esta livre de efeitos de escala e pode ser útil para comparar linhagens ou raças diferentes.

Os parâmetros das curvas de crescimento como critérios de seleção

O interesse nos parâmetros das curvas de crescimento como critérios de seleção de bovinos de corte centra-se no peso assintótico e no parâmetro k , que está ligado à taxa de maturação. O interesse no parâmetro a advém da impossibilidade de medir o peso de todos os animais na idade adulta, pois o peso ao abate é atingido antes da maturidade. A inclusão do peso adulto em programas de melhoramento genético seria interessante, uma vez que a seleção para maior taxa de crescimento deve trazer, como conseqüência, maior custo de manutenção de fêmeas de maior tamanho, não

necessariamente compensado pelo aumento da taxa de crescimento dos bezerros (CARTWRIGHT, 1970; LÓPEZ de TORRE et al., 1992; ARANGO & VAN VLECK, 2002). Em relação ao parâmetro k , a maturação precoce é uma característica desejável na produção de bovinos de corte, uma vez que representa diminuição no tempo que o animal necessita para atingir as características desejáveis para o abate, melhorando assim a taxa de retorno da atividade pecuária (FITZHUGH, 1976). Entretanto, é importante ressaltar que a comparação entre estimativas do parâmetro k deve ser feita considerando sua associação com o peso assintótico.

Poucos estudos dos componentes de (co)variâncias de parâmetros de curvas de crescimento de zebuínos estão disponíveis. Observa-se nos trabalhos realizados no Brasil, uma grande variação nas estimativas, provavelmente porque muitos deles foram realizados com pequeno número de dados e em muitos foram feitas extrapolações a partir de pesagens obtidas até os 24 meses de idade. As revisões de OLIVEIRA (1995) e GARNERO (2002), incluindo citações de trabalhos realizados com raças taurinas, relataram estimativas de herdabilidade de 0,00 a 0,75 para o parâmetro k , e de 0,04 a 0,69 para o peso assintótico. CARRIJO & DUARTE (1999) obtiveram estimativas de herdabilidade dos parâmetros a e k da função de Von Bertalanffy, ajustada a dados de crescimento de animais Nelore, iguais a $0,09 \pm 0,047$ e $0,12 \pm 0,057$, respectivamente. Estes autores, empregando a mesma função, encontraram estimativas de maior magnitude para estes parâmetros na raça Chianina; $0,21 \pm 0,176$ para o peso assintótico e $0,33 \pm 0,196$ para o parâmetro k . SANTORO et al. (2005b), utilizando as funções de Brody, Von Bertalanffy, Gompertz, Richards, e Logística para estudar as curvas de crescimento de animais Nelore, Nelore-mocho e Guzerá, estimaram herdabilidades que variaram de 0,19 a 0,64 para o parâmetro k , e de 0,01 a 0,96 para o peso assintótico.

Em estudos de raças taurinas realizados em outros países também é possível observar estimativas de componentes de (co)variâncias com erros-padrão de grandes magnitudes, muitas vezes definindo intervalos de confiança que implicariam em estimativas de herdabilidade negativas ou superiores à unidade. DeNISE & BRINKS (1984), em um dos trabalhos de curva de crescimento de bovinos de corte mais citados

na literatura, apresentaram estimativas semelhantes de herdabilidade do parâmetro a das curvas de Brody e Richards, $0,44 \pm 0,27$. As estimativas dos coeficientes de herdabilidade do parâmetro k dos mesmos modelos foram iguais a $0,39 \pm 0,27$ e $0,32 \pm 0,27$, respectivamente. MEYER (1995) estimou os componentes de (co)variâncias dos parâmetros a e k da função de Gompertz, fixando o intercepto igual ao peso ao nascimento de cada animal, em dados de bovinos Hereford e Wokalup. O autor avaliou modelos animal que continham ou não diferentes efeitos maternos, as herdabilidades do peso assintótico variaram de 0,36 a 0,77 e as herdabilidades do parâmetro relacionado à taxa de maturação variaram entre 0,27 e 0,48. KAPS et al. (2000) relataram estimativas de herdabilidade iguais a 0,31 e 0,52 para os parâmetros a e k , respectivamente, da curva de Brody de fêmeas Angus.

Em geral, as medidas da associação genética entre o peso assintótico e a taxa de maturação em estudos de zebuínos são altas e negativas, indicando que variações genéticas que estariam ligadas a maiores pesos adultos também estariam associadas à taxas de maturação mais lentas. Assim, a seleção para maiores taxas de crescimento teria, como consequência, além do aumento do peso dos animais adultos, o aumento no tempo necessário para que a maturidade fosse atingida. OLIVEIRA (1995), estudando a curva de crescimento de fêmeas Guzerá, relatou estimativa de correlação genética de -0,37 entre os parâmetros a e k da função de Von Bertalanffy. CARRIJO & DUARTE (1999), empregando a mesma função, estimaram correlação genética igual a $-0,73 \pm 0,36$ entre os parâmetros a e k na raça Nelore, e $-0,25 \pm 0,67$ na raça Chianina. GARNERO (2002) estimou correlações genéticas entre os parâmetros de vários modelos não-lineares ajustados a dados de crescimento de animais Nelore, obtendo estimativas que variaram entre -0,49 e -0,69. SANTORO et al. (2005b) relataram estimativas de correlações genéticas entre os mesmos parâmetros de -0,94 a 0,62 nas raças Nelore e Guzerá. Assim como no trabalho anteriormente citado, os erros-padrão não foram apresentados. Avaliando raças taurinas, DeNISE & BRINKS (1984) estimaram correlação genética entre o peso assintótico e o parâmetro k da função de Richards igual a $-0,84 \pm 1,09$, e da função de Brody igual a $-0,84 \pm 0,52$. MEYER (1995)

relatou correlações genéticas entre estes parâmetros nas raças Hereford e Wokalup iguais a 0,31 e -0,78, respectivamente.

Os altos erros que acompanham as estimativas dos componentes de (co)variâncias entre os parâmetros das diferentes curvas de crescimento, e as discrepâncias entre valores de herdabilidade apresentadas em diferentes estudos, não permitem concluir sobre as possíveis respostas correlacionadas que possam ocorrer em função da seleção para algum dos parâmetros. Ademais, DOREN et al. (1989) ressaltaram que é preciso considerar que a forte associação entre o peso à maturidade e o parâmetro k de curvas de crescimento pode ser atribuída à própria equação, o que chamaram de causas matemáticas, e não somente a aspectos biológicos do crescimento.

Tradicionalmente, a análise genética da curva de crescimento é realizada em dois estágios, no primeiro são estimados os parâmetros da curva para cada animal individualmente e, no segundo, são estimados os componentes de (co)variâncias entre as estimativas dos parâmetros, como se cada uma delas fosse uma característica diferente. Assim, as informações de parentes não são consideradas no ajuste da curva de cada animal, de forma que animais com poucos dados podem ter os parâmetros da curva estimados com pouca confiabilidade. A baixa acurácia de estimação dos parâmetros de alguns animais e o fato de ignorarem-se os erros de ajuste na estimação dos componentes de (co)variâncias representam uma sucessão de erros que podem comprometer a confiabilidade das estimativas dos parâmetros genéticos. As estimativas de herdabilidade podem estar sobreestimadas, uma vez que a variância do erro de ajuste do primeiro estágio não é considerada no denominador deste coeficiente.

VARONA et al. (1997) propuseram um modelo hierárquico Bayesiano que permite estimar os parâmetros das curvas de crescimento e seus componentes de (co)variâncias conjuntamente, evitando os problemas mencionados. Na estimação dos parâmetros da função não-linear, utilizam-se os registros de peso do animal e de todos os seus parentes, assim como a informação proveniente dos animais que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos. Desta forma, os parâmetros podem ser estimados com maior acurácia, animais com poucos registros não necessitam ser excluídos das

análises e o erro de ajuste dos parâmetros é considerado na estimação dos componentes de (co)variâncias. O modelo hierárquico também permite a predição das diferenças entre níveis de efeitos sistemáticos sobre os parâmetros da curva, possibilitando assim quantificar diferenças entre sexos ou gerações selecionadas. Outra importante propriedade deste procedimento é a possibilidade de reduzir a influência de “outliers”, uma vez que a informação *a priori* de parentes e animais que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos obriga que a amostragem dos parâmetros ocorra em uma região do espaço paramétrico de alta probabilidade *a priori*.

VARONA et al. (1999) apresentaram uma comparação entre o método em dois passos e o procedimento de estimação conjunta, analisando dados simulados sob a função de Von Bertalanffy. Os autores observaram falhas no método tradicional, que apresentou estimativas de variâncias residuais superiores aos valores fixados na simulação e estimativas de herdabilidade de menor magnitude, uma vez que as variâncias genéticas aditivas foram estimadas corretamente. Desvios nas estimativas das correlações genéticas e residuais obtidas pelo método em dois passos também foram observados. A maioria das correlações estimadas foram de baixa magnitude e negativas enquanto que as correlações fixadas na simulação eram todas nulas. Como era esperado, as falhas observadas no método de ajuste tradicional se acentuaram quando a quantidade de informação por indivíduo na população simulada era menor.

Este modelo hierárquico Bayesiano, empregado no presente estudo, foi utilizado em: VARONA et al. (1998) e REKAYA et al. (2000) para estimar os parâmetros da curva de lactação de Wood e seus componentes de (co)variâncias; REKAYA et al. (2001) para avaliar geneticamente a persistência de lactação de gado Holandês; MIGNON-GRASTEAU et al. (2000) para avaliar os efeitos da seleção para maiores pesos sobre a curva de crescimento de frango de corte; BLASCO et al. (2003) para analisar o efeito da seleção para maior ganho de peso na curva de crescimento de coelhos; e PILES et al. (2003) para estimar os componentes de (co)variâncias entre parâmetros da trajetória de crescimento e o ganho médio diário de coelhos selecionados para esta característica.

Comparações entre modelos empregados para descrever a trajetória de crescimento

Estudos de comparações de modelos não-lineares para descrever o crescimento de bovinos de corte, em geral, relataram pequenas diferenças entre as funções quanto à qualidade de ajuste aos dados. A equação de Brody é, freqüentemente, citada como a mais utilizada para descrever dados de crescimento de bovinos de corte, pela facilidade de convergência dos parâmetros, mesmo na presença de dados faltantes, menor esforço computacional e qualidade de ajuste (BULLOCK et al., 1993; KAPS et al., 2000; ARANGO & VAN VLECK, 2002). GARNERO et al. (2005), considerando os aspectos de facilidade computacional e qualidade de ajuste global, concluíram que a função de Brody ajustou melhor os dados de crescimento de fêmeas da raça Nelore. Entretanto, os autores ressaltaram que as funções de Von Bertalanffy, Gompertz e Logística também foram apropriadas para estabelecer padrões médios de crescimento e obter parâmetros individuais das curvas.

Vários trabalhos de comparações de modelos citam funções diferentes à de Brody como as que melhor descreveram a curva de crescimento de taurinos e zebuínos. Segundo DeNISE & BRINKS (1985), o ajuste da curva de Brody a dados de crescimento de várias linhas da raça Hereford e Red-Angus foi mais rápido e, computacionalmente, menos exigente do que o ajuste da curva de Richards. Entretanto, o segundo modelo foi considerado mais adequado pois apresentou menor soma de quadrados do erro e melhor ajuste dos dados, o que pode ser explicado pelo maior número de parâmetros. O parâmetro M da curva de Richards, que é fixado igual a unidade na curva de Brody, permite que haja um ponto de inflexão diferente para cada animal e torna o modelo mais flexível. LÓPEZ DE TORRE et al. (1992) consideraram o modelo de Von Bertalanffy o mais apropriado para descrever o crescimento de fêmeas da raça espanhola Retinta, uma vez que o modelo de Brody superestimou o peso adulto dos animais e o modelo de Richards apresentou maiores dificuldades computacionais. OLIVEIRA et al. (2000), estudando a curva de crescimento de fêmeas da raça Guzerá pesadas até a maturidade, verificaram que os modelos de Brody e Von

Bertalanffy apresentavam quadrados médios do erro iguais entre si e menores que os modelos de Richards, Gompertz e Logístico. A análise das correlações entre valores observados e preditos em diferentes idades revelou que os cinco modelos estudados super ou subestimaram os pesos em diferentes pontos, em maior ou menor grau. Os autores consideraram o modelo de Von Bertalanffy mais adequado pois apresentou menor variância residual e não mostrou vícios acentuados em nenhuma fase da curva de crescimento.

BEHR et al. (2001) propuseram o modelo de Richards como modelo de referência para caracterizar a curva de crescimento da raça Belgian Blue, pois apesar deste modelo apresentar qualidade de ajuste global semelhante ao modelo de Brody, foi considerado mais robusto a extrapolações; os dados analisados eram de pesagens tomadas até os 20 meses de idade apenas. MAZZINI et al. (2003) consideraram que os modelos de Brody e Richards apresentaram baixo percentual de convergência e mostraram-se inadequados para descrever dados de crescimento de animais Hereford pesados até 790 dias de idade. SANTORO et al. (2005a) concluíram que uma variação da função Logística, a qual chamaram de equação Logística Dupla, foi a que melhor ajustou os pesos de animais Nelore e Guzará que apresentavam pesagens até 24 meses.

A comparação entre modelos quanto ao seu ajustamento aos dados pressupõe o teste da hipótese de que todos os modelos são igualmente apropriados para descrever a trajetória de crescimento. Embora testes estatísticos objetivos para aceitar ou rejeitar essa hipótese fossem desejáveis, a estrutura dos dados e a forma como são analisados não permitem a condução de um teste definitivo (OLIVEIRA et al., 2000). Frequentemente, comparações em relação à qualidade de ajuste de curvas de crescimento são feitas empregando-se critérios globais de ajuste, como a soma de quadrados do erro, variância do erro de ajuste de cada animal e o coeficiente de determinação (DeNISE & BRINKS, 1985; LÓPEZ DE TORRE et al., 1992; OLIVEIRA et al., 2000; BEHR et al., 2001; MAZZINI et al., 2003; SANTORO et al., 2005a). Estes critérios sofrem um efeito de escala, sendo muito mais influenciados pelo ajuste na parte final da curva em que a variância residual é maior. Assim, curvas que não se

ajustam bem ao princípio podem apresentar boa qualidade de ajuste global. As diferentes curvas de crescimento propostas para descrever o crescimento, em geral, apresentaram desempenhos muito semelhantes quanto a capacidade preditiva global, a análise da qualidade de ajuste em diferentes partes da trajetória de crescimento pode ser uma alternativa para a escolha de um modelo em função dos objetivos específicos que se têm ao optar pelo emprego de curvas de crescimento.

Para comparar a qualidade de ajuste de modelos em diferentes partes da curva de crescimento, BLASCO et al. (2003) propuseram o emprego da função de comparação proposta por GELFAND et al. (1992). Simultaneamente ao processo de amostragem dos parâmetros do modelo, é gerada uma cadeia com os valores da função de comparação para cada dado observado. A função assume valor igual a unidade quando o valor predito pelo modelo é menor que o observado, e assume valor zero quando o valor predito é maior ou igual ao observado. A esperança desta função indica a probabilidade de um valor predito pelo modelo ser maior ou menor que o observado. A média das esperanças calculadas para todos os indivíduos que apresentam um registro de peso em determinado ponto da curva de crescimento indica a qualidade de ajuste do modelo neste ponto da trajetória. Quanto mais próxima de 0,5 estiver a média, melhor o ajuste. Valores acima de 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições menores que o valor observado, enquanto que médias menores que 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições maiores que o valor real. Assim, esta função permite verificar o ajuste dos modelos em diferentes partes da curva de crescimento e examinar a acurácia das estimativas de pesos em diferentes idades pela comparação de probabilidades.

REFERÊNCIAS

ARANGO, J. A.; VAN VLECK, L. D. Size of beef cows: early ideas, new developments. **Genetics and Molecular Research**, v. 1, n. 1, p. 51-63, 2002.

ARCHER, J. A.; HERD, R. M.; ARTHUR, P. F.; PARNELL, P. F. Correlated responses in rate of maturation and mature size of cows and steers to divergent selection for yearling growth rate in Angus cattle. **Livestock Production Science**, v. 54, p. 183-192, 1998.

BEHR, V.; HORNICK, J. L.; CABARAUX, J. F.; ALVAREZ, A.; ISTASSE, L. Growth patterns of Belgian Blue replacement heifers and growing males in commercial farms. **Livestock Production Science**, v. 71, p. 121-130, 2001.

BLASCO, A.; PILES, M.; VARONA, L. A Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 35, p. 21-41, 2003.

BRODY, S. **Bioenergetics and growth**. New York: Reinhold Publishing Corp., 1945.

BROWN, J. E.; BROWN, C. J. BUTTS, W. T. A discussion of the genetic aspects of weight, mature weight and rate of maturing in Hereford and Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 34, p. 525-537, 1972.

BROWN, J. E.; FITZHUGH, H. A. Jr.; CARTWRIGHT, T. C. A comparison of nonlinear models for describing weight-age relationships in cattle. **Journal of Animal Science**, v. 42, p. 810-818, 1976.

BULLOCK, K. D.; BERTRAND, J. K.; BENYSHEK, L. L. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford. **Journal of Animal Science**, v. 71, p. 1737-1741, 1993.

CARRIJO, S. M.; DUARTE, F. A. M. Description and comparison of growth parameters in Chianina and Nelore cattle breeds. **Genetics and Molecular Biology**, v. 22, 187-196, 1999.

CARTWRIGHT, T. C. Selection criteria for beef cattle for the future. **Journal of Animal Science**, v.30, p. 706-711, 1970.

DeNISE, R. S. K.; BRINKS, J. S. Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. **Journal of Animal Science**, v. 61, p. 1431-1440, 1985.

DOREN, P. E.; BAKER, J. F. LONG, C. R.; CARTWRIGHT, T. C. Estimating parameters of growth curves of bulls. **Journal of Animal Science**, v. 67, p. 1432-1445, 1989.

FITZHUGH, H. A Jr. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. **Journal of Animal Science**, v.42, p. 1036-1051, 1976.

FREITAS, A. R. Curvas de crescimento na produção animal. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 3, p. 786-795, 2005.

FRIZZAS, O. G. **Curva de desenvolvimento e parâmetros genéticos e fenotípicos para peso corporal e perímetro escrotal de bovinos da raça Nelore**. 2006. 59f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Faculdade de Ciências Agrárias e Veterinárias, Universidade Estadual Paulista, Jaboticabal, 2006.

GARNERO, A. V. **Modelos não lineares para descrever o crescimento de fêmeas da raça Nelore**. 2002. 102f. Tese (Doutorado em Genética) – Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 2002.

GARNERO, A. V.; MARCONDES, C. R.; BEZERRA, L. A. F.; OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, H. N. Parâmetros genéticos da taxa de maturação e do peso assintótico de fêmeas da raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 57, p. 652-662, 2005.

GELFAND, A.; DEY, D. K.; CHANG, H. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods (with discussion). **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 147 – 167.

KAPS, M.; HERRING, W. O.; LAMBERSON, W. R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 78, p. 1436-1442, 2000.

KIRKPATRICK, M.; HILL, W. G.; THOMPSON, R. Estimating the covariance structure of traits during growth and aging, illustrated with lactations in dairy cattle. **Genetical Research**, v. 64, p. 57-69, 1994.

KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D.; BULMER, M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. **Genetics**, v. 124, p. 979-993, 1990.

LAIRD, A. K. Dynamics of relative growth. **Growth**, v. 29, p. 249-263, 1965.

LÓPEZ de TORRE, G.; CANDOTTI, J. J.; REVERTER, A.; BELLIDO, M. M.; VASCO, P.; GARCÍA, L. J.; BRINKS, J. S. Effects of growth parameters on cow efficiency. **Journal of Animal Science**, v. 70, p. 2668-2672, 1992.

MAZZINI, A. R. A.; MUNIZ, J. A.; AQUINO, L. H.; SILVA, F. F. Análise da curva de crescimento de machos Hereford. **Ciência Agrotécnica**, v. 27, p. 1105-1112, 2003.

MEYER, K. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. **Livestock Production Science**, v. 44, p. 125-137, 1995.

MEYER, K. Estimating covariances functions for longitudinal data using a random regression model. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 30, p. 221-240, 1998.

MEYER, K. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 116, 181-205, 1999.

MIGNON-GASTREAU, S.; PILES, M. ; VARONA, L. ; ROCHAMBEAU, H. ; POIVEY, J. P. ; BLASCO, A. ; BEAUMONT, C. Genetic analysis of growth curve parameters for male and female chickens resulting from selection on shape of growth curve. **Journal of Animal Science**, v. 78, p. 2515-2524, 2000.

NELDER, J. A. The fitting of a generalization of the logistic curve. **Biometrics**, v. 17, p. 89-110, 1961.

OLIVEIRA, H. N. **Análise genético-quantitativa da curva de crescimento de fêmeas da raça Guzerá**. 1985. 72 f. Tese (Doutorado em Genética) – Faculdade de Medicina, Universidade de São Paulo, Ribeirão Preto, 1995.

OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, R. B; PEREIRA, C. S. Comparação de modelos não-lineares para descrever o crescimento de fêmeas da raça Guzerá. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 9, p. 1843-1851, 2000.

PARKS, J. R. **A theory of feeding and growth of animals**. Berlin: Springer-Verlag, 1982. 322 p.

PAZ, C. C. P.; PACKER, I. U.; FREITAS, A. R.; TALHARI, D. T.; REGITANO, L. C. A.; ALENCAR, M. M.; CRUZ, G. M. Ajuste de modelos não-lineares em estudos de associação entre polimorfismos genéticos e crescimento em bovinos de corte. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 33, n. 6, p. 1416-1425, 2004.

PILES, M.; GIANOLA, D.; VARONA, L.; BLASCO, A. Bayesian inference about parameters of a longitudinal trajectory when selection operates on a correlated trait. **Journal of Animal Science**, v. 81, p. 2714-2724, 2003.

PITCHFORD, W. S.; BARLOW, R.; HEARNshaw, H. Genetic and environmental effects on parameters of a sigmoidal growth curve and calving performance of cows from crosses between Brahman and Hereford breeds of cattle. **Livestock Production Science**, v. 33, p. 141-150, 1993.

RATKOWSKY, D. A. **Nonlinear Regression Modeling**. New York: Marcel Dekker INC., 1983. 297p.

REKAYA, R.; CARABANO, M. J.; TORO, M. A. Bayesian analysis of lactation curves of Holstein-Friesian cattle using a non-linear model. **Journal of Dairy Science**, v. 83, p. 2691-2701, 2000.

REKAYA, R.; WEIGEL, K. A.; GIANOLA, D. Hierarchical nonlinear model for persistency of milk yield in the first three lactations of Holsteins. **Livestock Production Science**, v. 68, p. 181-187, 2001.

RICHARDS, F. J. A flexible growth function for empirical use. **Journal of Experimental Botany**, v. 10, p. 290-300, 1959.

SANDLAND, R. L. Mathematics and the growth of organisms – some historical impressions. **Mathematical Scientist**, v. 8, p. 11-30, 1983.

SANTORO, R. S.; BARBOSA, S. B. P.; BRASIL, L. H. A.; SANTOS, E. S. Estimativas de parâmetros de curvas de crescimento de bovinos zebu, criados no estado de Pernambuco. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 6, p. 2262-2279, 2005a.

SANTORO, R. S.; BARBOSA, S. B. P.; SANTOS, E. S.; BRASIL, L. H. A. Herdabilidades de parâmetros de curvas de crescimento não lineares em zebuínos, no estado de Pernambuco. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 6, p. 2280-2289, 2005b.

VARONA, L.; MORENO, C.; GARCÍA CORTÉS, L. A.; ALTARRIBA, J. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. **Livestock Production Science**, v. 47, p. 201-209, 1997.

VARONA, L.; MORENO, C.; GARCÍA CORTES, L. A.; ALTARRIBA, J. Bayesian analysis of Wood's lactation curve for Spanish dairy cows. **Journal of Dairy Science**, v. 81, p. 1469-1478, 1998.

VARONA, L.; MORENO, C.; GARCÍA CORTÉS, L. A.; YANGUE, G.; ALTARRIBA, J. Two-steps versus joint analysis of Von Bertalanffy function. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 116, p. 331-338, 1999.

VON BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. **The Quarterly Review of Biology**, v. 32, p. 217-230, 1957.

CAPÍTULO 2

Análise de Dados Longitudinais de Bovinos de Corte Empregando um Modelo Não-Linear

RESUMO - O objetivo do presente trabalho foi avaliar os parâmetros da curva de crescimento de bovinos da raça Nelore, empregando a função de Von Bertalanffy no primeiro estágio de um modelo hierárquico Bayesiano que permitiu a estimação da distribuição conjunta *a posteriori* dos parâmetros da curva, de seus componentes de (co)variâncias e dos efeitos ambientais e genéticos que atuaram sobre eles. Os efeitos de grupo contemporâneo, ambiente permanente materno e, idade da vaca aninhada à ordem de parto foram considerados em um modelo animal no segundo estágio de hierarquia. Amostras aleatórias das distribuições *a posteriori* foram obtidas aplicando-se os algoritmos de Metropolis-Hastings e amostragem de Gibbs. O conjunto de dados continha 145.961 registros de pesos de 15.386 animais. Ainda que os parâmetros da curva de crescimento tenham sido estimados para animais que apresentavam dados apenas na fase inicial de crescimento, os valores dos pesos assintóticos foram biologicamente aceitáveis. Grande parte da variância fenotípica observada no peso adulto foi devida a efeitos genéticos aditivos. O parâmetro *a* das curvas de crescimento poderia ser utilizado como critério de seleção para controlar o aumento de peso adulto. O ambiente materno influenciou não somente o crescimento inicial dos animais mas também os pesos maduros e, deve ser considerado na avaliação de todas as etapas do crescimento. A seleção para alterar a inclinação da curva de crescimento mantendo o peso adulto constante seria ineficiente, uma vez que é alta e positiva a correlação genética entre o peso assintótico e a taxa de maturação.

Palavras-chave: análises Bayesianas, curvas de crescimento, dados longitudinais, gado de corte, seleção

Introdução

Em rebanhos de gado de corte, o crescimento dos animais têm sido avaliado pelas medidas de peso corporal em idades padronizadas como nascimento, desmama e sobreano, ou pelos ganhos de peso entre essas idades. A seleção dos reprodutores vem sendo feita com base em informações obtidas no início do processo de crescimento. É sabido que os pesos em diferentes idades apresentam correlações genéticas altas e positivas (LÔBO et al., 2000; ALBUQUERQUE & MEYER, 2001). Portanto, o aumento do peso adulto dos animais pode ser esperado e, conseqüentemente, o aumento do custo de manutenção das matrizes. O aumento do peso maduro como resposta correlacionada à seleção para maiores taxas de crescimento já foi observado em diferentes espécies (ARCHER et al., 1998; MIGNON-GASTREAU et al., 2000; PILES et al., 2003). Seria recomendável incluir o peso adulto em índices de seleção, mas os animais atingem o peso ao abate antes da idade adulta. Uma alternativa seria utilizar preditores precoces do peso maduro dos animais, obtidos por meio das curvas de crescimento individuais.

As funções usualmente empregadas para descrever curvas de crescimento são equações diferenciais nas quais se permite uma interpretação biológica dos parâmetros (ARANGO & VAN VLECK, 2002). Tais parâmetros podem ser associados às condições iniciais do processo de crescimento, à taxa de maturação ou ao peso adulto, que compreendem variáveis economicamente relevantes do sistema de produção de gado de corte. Tradicionalmente, a análise genética da curva de crescimento é realizada em dois estágios, no primeiro são estimados os parâmetros da curva para cada animal individualmente e, no segundo, são estimados os componentes de (co)variâncias entre as estimativas dos parâmetros, como se cada uma delas fosse uma característica diferente. Dessa forma, as informações de parentes não são consideradas no ajuste da curva de cada animal, de forma que animais com poucos dados podem ter os parâmetros da curva estimados com pouca precisão. Outro aspecto negativo é que os erros de ajuste dos parâmetros não são considerados na estimação dos componentes de (co)variâncias.

O objetivo do presente trabalho foi avaliar os parâmetros da curva de crescimento de bovinos Nelore, empregando a função de Von Bertalanffy em um modelo hierárquico Bayesiano que permitiu a estimação da distribuição conjunta *a posteriori* dos parâmetros da curva, de seus componentes de (co)variâncias e dos efeitos ambientais e genéticos que atuaram sobre eles, eliminando os inconvenientes da metodologia tradicional.

Material e Métodos

Dados

Os dados utilizados para o ajuste das curvas de crescimento foram fornecidos pelo Programa de Melhoramento Genético da Raça Nelore (LÔBO et al., 2005), programa de seleção que teve início em 1987. Os animais foram pesados a cada 90 dias desde o nascimento até 540 dias de idade e aqueles que permaneceram nos rebanhos como reprodutores continuaram sendo pesados em intervalos de 90 dias. Os nascimentos se concentraram durante a primavera e o verão, e os animais foram desmamados, em média, com 210 dias de idade. Do conjunto total de dados disponibilizado, foram mantidos apenas os animais que: foram criados em pastagens sem suplementação, nasceram com mais de 20 kg, foram amamentados por suas mães biológicas, apresentaram registros de pesos dentro dos intervalos dados pelas médias de todos os animais de mesma idade mais ou menos três desvios-padrão, não receberam tratamento veterinário diferenciado, eram filhos de vacas que tinham entre dois e dezesseis anos ao parto, apresentaram no mínimo cinco registros de pesos e pertenciam a um grupo contemporâneo com no mínimo seis animais. Os grupos contemporâneos foram definidos pelas variáveis: sexo, fazenda, lote, mês e ano de nascimento. O conjunto de dados analisado consistiu em 145.961 pesos de 15.386 animais, filhos de 501 touros e 7.574 vacas. A matriz de parentesco foi construída com informação de todas as gerações disponíveis e continha 29.897 animais. Uma grande parte dos dados avaliados foram obtidos no início do processo de crescimento, até 540 dias de idade de machos e fêmeas, e pesos adultos principalmente de fêmeas estavam

disponíveis. O conjunto de dados continha 5.661 dados de pesos de 1.420 animais com mais de 4 anos de idade.

Modelo

Um modelo hierárquico foi empregado para descrever a curva de crescimento de cada animal. As trajetórias de crescimento individuais foram descritas por uma função não-linear e foi assumido que cada parâmetro desta função sofria influência de efeitos genéticos e ambientais, descritos em um modelo linear. A função de Von Bertalanffy foi empregada para o ajuste dos pesos:

$$y_{ij} = a_i [1 - b_i \exp(-k_i t_j)]^3 + \varepsilon_{ij},$$

em que y_{ij} representa o peso observado do animal i na idade j , a_i pode ser interpretado como o peso adulto médio mantido independente de flutuações temporárias, b_i como um parâmetro de escala relacionado às condições iniciais, k_i como um parâmetro relacionado à taxa de maturação e ε_{ij} representa o erro de ajuste, que foi considerado independente e normalmente distribuído entre indivíduos. A variância do erro de ajuste (σ^2_ε) foi considerada igual para todos os animais em todas as idades. Assim:

$$f(y_{ij} | a_i, b_i, k_i, \sigma^2_\varepsilon) \sim N \{a_i [1 - b_i \exp(-k_i t_j)]^3, \sigma^2_\varepsilon\}$$

No segundo estágio do modelo hierárquico, os efeitos genéticos e ambientais que atuaram sobre os parâmetros da curva de crescimento foram considerados em um modelo linear, explicando a variação entre curvas individuais. Considerando θ como o vetor de parâmetros a , b e k de todos os animais:

$$\theta = X\beta + Zu + Wc + e,$$

em que β representa o vetor de efeitos ambientais (grupo contemporâneo e idade da mãe aninhada à ordem de parto), u o vetor de efeitos genéticos aditivos, c o

vetor de efeitos de ambiente permanente materno, $\mathbf{X}$, $\mathbf{Z}$ e $\mathbf{W}$ as matrizes de incidência correspondentes à cada efeito e $\mathbf{e}$ o vetor de resíduos associados à cada parâmetro. Os resíduos neste segundo estágio de hierarquia também foram considerados independentes entre indivíduos e normalmente distribuídos. Entretanto, em função do significado biológico dos parâmetros, as covariâncias residuais entre parâmetros de um mesmo indivíduo foram consideradas diferentes de zero, ou seja, para cada indivíduo i : $\text{cov}(e_{ai}, e_{bi}) \neq 0$, $\text{cov}(e_{ai}, e_{ki}) \neq 0$ and $\text{cov}(e_{bi}, e_{ki}) \neq 0$.

Detalhes sobre a aplicação de modelos hierárquicos para o estudo de aspectos genéticos de curvas de crescimento podem ser encontrados em VARONA et al., 1997, BLASCO & VARONA, 1999, BLASCO et al., 2003 e PILES et al., 2003.

Inferência

A distribuição conjunta *a posteriori* dos parâmetros individuais da curva de crescimento, de seus componentes de (co)variâncias e dos efeitos genéticos e ambientais que atuaram sobre eles foi estimada sob um esquema Bayesiano hierárquico. Métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) foram empregados, utilizando os algoritmos de Metropolis-Hastings e amostragem de Gibbs (CASELLA & GEORGE, 1992; CHIB & GREENBERG, 1995; GELMAN et al., 1995; SORENSEN & GIANOLA, 2002).

Assumindo independência entre indivíduos, a distribuição condicional das observações $\mathbf{y}$, dados os parâmetros da curva de crescimento e o erro de ajuste, é produto de duas distribuições normais:

$$f(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, \sigma^2_{\varepsilon}) = \prod_{i=1}^N \prod_{j=1}^{n_i} \frac{1}{\sqrt{2\pi\sigma_{\varepsilon_j}}} \exp \left\{ - \frac{\left[y_{ij} - a_i (1 - b_i \exp(-k_i t_j))^3 \right]^2}{2\sigma_{\varepsilon_j}^2} \right\} \quad (1)$$

em que N é o número de animais com dados e n_i é o número de registros de pesos de cada indivíduo i .

A densidade condicional dos parâmetros da curva de crescimento, dados os efeitos genéticos e ambientais, é uma distribuição normal multivariada:

$$f(\boldsymbol{\theta} \mid \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}) = |\mathbf{R}|^{-N/2} \exp - \frac{1}{2} [(\boldsymbol{\theta} - \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} - \mathbf{Z}\mathbf{u} - \mathbf{W}\mathbf{c})'(\mathbf{R} \otimes \mathbf{I})^{-1}(\boldsymbol{\theta} - \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} - \mathbf{Z}\mathbf{u} - \mathbf{W}\mathbf{c})] \quad (2)$$

em que $\mathbf{G}$ representa a matriz de (co)variâncias genéticas, $\mathbf{P}$ a matriz de (co)variâncias entre efeitos de ambiente permanente materno, e $\mathbf{R}$ a matriz de (co)variâncias residuais, entre os parâmetros a , b e k .

Um modelo de probabilidade Bayesiano requer que distribuições *a priori* para todos os parâmetros desconhecidos sejam assumidas. Distribuições *a priori* normais foram consideradas para os efeitos genéticos e ambientais:

$$f(\boldsymbol{\beta} \mid \mathbf{m}, \mathbf{V}) \propto |\mathbf{V}|^{-1/2} \exp \left[-\frac{1}{2} (\boldsymbol{\beta} - \mathbf{m})' \mathbf{V}^{-1} (\boldsymbol{\beta} - \mathbf{m}) \right]$$

$$f(\mathbf{u} \mid \mathbf{G}, \mathbf{A}) \propto |\mathbf{G}|^{-N_A/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \mathbf{u}' (\mathbf{G} \otimes \mathbf{A})^{-1} \mathbf{u} \right]$$

$$f(\mathbf{c} \mid \mathbf{P}) \propto |\mathbf{P}|^{-N_d/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \mathbf{c}' (\mathbf{I} \otimes \mathbf{P})^{-1} \mathbf{c} \right]$$

em que $\mathbf{m}$ e $\mathbf{V}$ representam as médias e as (co)variâncias *a priori* para os efeitos sistemáticos, $\mathbf{I}$ representa uma matriz identidade de ordem N , N_A é o número de animais da matriz de parentesco $\mathbf{A}$ e N_d é o número de mães de animais com dados.

Foram assumidas para as matrizes de (co)variâncias e para a variância do erro de ajuste distribuições *a priori* planas e, limites foram estabelecidos para garantir que fossem distribuições próprias.

$$f(\mathbf{G}) \propto \text{constante}$$

$$f(\mathbf{P}) \propto \text{constante}$$

$$f(\mathbf{R}) \propto \text{constante}$$

$$f(\sigma_\varepsilon^2) \propto \text{constante}$$

Considerando independência entre as densidades *a priori*, o teorema de Bayes pode ser expresso da seguinte maneira:

$$f(\boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R}, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2 | \boldsymbol{y}) \propto f(\boldsymbol{y} | \boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2) f(\boldsymbol{\theta} | \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R}) f(\boldsymbol{\beta}) f(\boldsymbol{u} | \boldsymbol{G}) \\ f(\boldsymbol{G}) f(\boldsymbol{c} | \boldsymbol{P}) f(\boldsymbol{P}) f(\boldsymbol{R}) f(\boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2)$$

Os métodos de amostragem empregados requerem o conhecimento das distribuições condicionais *a posteriori* de cada parâmetro desconhecido. As densidades condicionais dos parâmetros da curva de crescimento foram obtidas pelo produto de duas distribuições. Supondo que $\boldsymbol{\theta}_{ik}$ seja o $k^{\text{ésimo}}$ parâmetro da curva do $i^{\text{ésimo}}$ animal e, $\boldsymbol{\theta}_{-ik}$ sejam os demais parâmetros deste animal e todos os parâmetros das curvas de crescimento dos demais animais:

$$f(\boldsymbol{\theta}_{ik} | \boldsymbol{\theta}_{-ik}, \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R}, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2, \boldsymbol{y}) \propto f(\boldsymbol{y} | \boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2) f(\boldsymbol{\theta} | \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R}) \\ \propto f(\boldsymbol{\theta}_{ik} | \boldsymbol{\theta}_{-ik}, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2, \boldsymbol{y}) f(\boldsymbol{\theta}_{ik} | \boldsymbol{\theta}_{-ik}, \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R})$$

A distribuição condicional dos parâmetros da curva foi obtida pelo produto de duas distribuições. Considerando a distribuição condicional dos dados expressa anteriormente (1):

$$f(a_i | b_i, k_i, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2, \boldsymbol{y}_i) \sim N \left[\frac{\sum_{j=1}^{n_i} y_{ij} (1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))^3}{\sum_{j=1}^{n_i} [(1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))^3]^2}, \frac{\sigma_{\varepsilon_i}^2}{\sum_{j=1}^{n_i} [(1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))^3]^2} \right]$$

$$f(b_i | a_i, k_i, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2, \boldsymbol{y}_i) = \prod_{j=1}^{n_i} \exp \left\{ - \frac{[y_{ij} - a_i (1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))^3]^2}{2\sigma_{\varepsilon_{ij}}^2} \right\}$$

$$f(k_i | b_i, k_i, \boldsymbol{\sigma}_{\varepsilon}^2, \boldsymbol{y}_i) = \prod_{j=1}^{n_i} \exp \left\{ - \frac{[y_{ij} - a_i (1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))^3]^2}{2\sigma_{\varepsilon_{ij}}^2} \right\}$$

Considerando a distribuição condicional dos parâmetros da curva de crescimento dados os efeitos genéticos e ambientais descrita em (2):

$$f(a_i | b_i, k_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}) \sim N \left[\bar{a} - (b_i - \bar{b}) \frac{r^{ab}}{r^{aa}} - (k_i - \bar{k}) \frac{r^{ak}}{r^{aa}}, \frac{1}{r^{aa}} \right]$$

$$f(b_i | a_i, k_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}) \sim N \left[\bar{b} - (a_i - \bar{a}) \frac{r^{ab}}{r^{bb}} - (k_i - \bar{k}) \frac{r^{bk}}{r^{bb}}, \frac{1}{r^{bb}} \right]$$

$$f(k_i | a_i, b_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}) \sim N \left[\bar{k} - (a_i - \bar{a}) \frac{r^{ak}}{r^{kk}} - (b_i - \bar{b}) \frac{r^{bk}}{r^{kk}}, \frac{1}{r^{kk}} \right]$$

em que $\bar{a}$, $\bar{b}$ e $\bar{k}$ representam as médias dos parâmetros dados os efeitos genéticos e ambientais; e r^{aa} , r^{bb} , r^{kk} , r^{ab} , r^{ak} e r^{bk} representam os elementos correspondentes da inversa da matriz de (co)variâncias residuais ($\mathbf{R}$).

Assim, amostras do parâmetro a puderam ser facilmente obtidas de uma distribuição normal. Porém, as densidades condicionais *a posteriori* dos parâmetros b e k não apresentaram forma de alguma distribuição conhecida. Nestes casos, o algoritmo de Metropolis-Hastings foi aplicado e distribuições normais centradas nos valores de b_i e k_i obtidos na iteração imediatamente anterior foram empregadas como distribuições auxiliares.

O sistema de equações de modelos mistos foi construído considerando as estimativas dos parâmetros da curva de crescimento obtidas como características observadas. Assim, o lado direito do sistema de equações foi reconstruído a cada iteração das Cadeias de Markov:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} + (\mathbf{G} \otimes \mathbf{A})^{-1} & \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{X} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{Z} & \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\mathbf{W} + (\mathbf{I} \otimes \mathbf{P})^{-1} \end{bmatrix} \begin{bmatrix} \boldsymbol{\beta} \\ \boldsymbol{\mu} \\ \mathbf{c} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}'\mathbf{R}^{-1}\boldsymbol{\theta} \\ \mathbf{Z}'\mathbf{R}^{-1}\boldsymbol{\theta} \\ \mathbf{W}'\mathbf{R}^{-1}\boldsymbol{\theta} \end{bmatrix}$$

A densidade condicional *a posteriori* dos efeitos genéticos e ambientais de cada indivíduo, β_i , u_i e c_i , foram distribuições normais univariadas definidas pelos elementos da matriz de coeficientes e do lado direito das equações de modelos mistos. A construção do sistema de equações foi realizada considerando θ_{ik} como um registro da característica que estava sendo avaliada:

$$f(\beta_i | \beta_{-i}, \theta, u, G, c, P, R, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim N \left[\frac{RHS_i - \sum_{j \neq i} \lambda_{ij} t_j}{\lambda_{ii}}, \frac{1}{\lambda_{ii}} \right]$$

$$f(u_i | u_{-i}, \theta, \beta, G, c, P, R, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim N \left[\frac{RHS_i - \sum_{j \neq i} \lambda_{ij} t_j}{\lambda_{ii}}, \frac{1}{\lambda_{ii}} \right]$$

$$f(c_i | c_{-i}, \theta, \beta, u, G, P, R, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim N \left[\frac{RHS_i - \sum_{j \neq i} \lambda_{ij} t_j}{\lambda_{ii}}, \frac{1}{\lambda_{ii}} \right]$$

em que β_{-i} , u_{-i} e c_{-i} representam os vetores das soluções para cada efeito descartando o $i_{ésimo}$ nível, λ representa o elemento correspondente da matriz de coeficientes e, RHS o elemento correspondente do lado direito do sistema de equações de modelos mistos.

Considerando n_p o número de parâmetros da função não-linear, as densidades condicionais *a posteriori* das matrizes de (co)variâncias foram as seguintes distribuições Wishart invertidas:

$$f(G | \theta, \beta, u, c, P, R, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim IW [(u' A^{-1} u), N_a - (n_p + 1)]$$

$$f(P | \theta, \beta, u, G, c, R, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim IW [(c' c), N_d - (n_p + 1)]$$

$$f(R | \theta, \beta, u, G, c, P, \sigma^2_\varepsilon, y) \sim IW [(e' e), N - (n_p + 1)]$$

em que e representa o vetor de soluções para efeitos residuais.

A distribuição condicional *a posteriori* da variância do erro de ajuste foi uma distribuição Qui-quadrado invertida:

$$f(\sigma^2_\varepsilon | \boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\beta}, \boldsymbol{u}, \boldsymbol{G}, \boldsymbol{c}, \boldsymbol{P}, \boldsymbol{R}, \boldsymbol{y}) \sim \chi^2 \left[\sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{n_i} [y_{ij} - a_i(1 - b_i \exp(-k_i t_j))^3]^2, n_i - 2 \right]$$

Análises Estatísticas

Foram construídas Cadeias de Markov Monte Carlo de 110.000, 330.000 e 550.000 amostras, com intervalos amostrais de 10, 30 e 50 amostras, respectivamente. Cadeias de mesmo tamanho com diferentes valores iniciais foram comparadas. De cada uma delas, as últimas 10.000 amostras foram utilizadas para estimar as características das distribuições marginais. Dessa forma, o período de descarte foi maior que o mínimo de amostras recomendado segundo o teste de RAFTERY & LEWIS (1992). A convergência de cada cadeia foi testada pelo critério de GEWEKE (1992) e pelo teste de GELMAN & RUBIN (1992). As autocorrelações entre amostras e os erros de Monte Carlo (GEYER, 1992) das médias, modas e medianas das distribuições marginais foram calculados.

Densidades preditivas foram estimadas para verificar o ajuste do modelo. A qualidade de ajuste global foi verificada pelo quadrado do coeficiente de correlação entre valores observados e as médias das densidades marginais dos valores preditos. Para comparar a qualidade de ajuste dos modelos em diferentes partes da curva de crescimento, os valores observados y_{ij} foram comparados com suas predições Y_{ij} , obtidas utilizando todos os demais dados $y_{_ij}$. A função de comparação proposta por GELFAND et al. (1992), $g = 1$ se $Y_{ij} < y_{ij}$ e $g = 0$ se $Y_{ij} \geq y_{ij}$, foi empregada. A esperança $E(g | y_{_ij})$ foi calculada para cada observação, esta estimativa indica a probabilidade de um valor predito ser menor que o observado. A média das esperanças calculadas para todos os indivíduos que apresentavam um registro de peso em determinado ponto j da curva de crescimento indica a qualidade de ajuste do modelo neste ponto da trajetória. Quanto mais próxima de 0,5 estiver a média, melhor o ajuste. Valores acima de 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições menores que o valor observado,

enquanto que médias menores que 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições maiores que o valor real. Assim, esta função permitiu verificar o ajuste do modelo em diferentes partes da curva de crescimento e examinar a acurácia das predições pela comparação de probabilidades. A estimação de $E(g | y_{ij})$ exige o conhecimento das distribuições $f(Y_{ij} | \theta, y_{ij})$ e $f(\theta | y_{ij})$, isto significa que para predizer cada observação seria necessário re-amostrar todos os parâmetros da curva de crescimento de todos os indivíduos, o que tornaria as análises computacionalmente inviáveis. Assim, a técnica de amostragem por importância proposta por GELMAN et al. (1995) foi utilizada.

Resultados e Discussão

Não foi detectada ausência de convergência em nenhuma das Cadeias de Markov geradas e, a inspeção visual do desenho das cadeias indicou que o processo de amostragem foi apropriado. As autocorrelações entre amostras foram pequenas em quase todas as cadeias, as estimativas de herdabilidade e correlações genéticas apresentaram autocorrelações mais altas que os demais parâmetros, mas não apresentaram erros de Monte Carlo proporcionalmente maiores. As características das distribuições marginais obtidas em cadeias de diferentes comprimentos, ou mesmo comprimento mas diferentes valores iniciais, foram muito semelhantes.

A qualidade de ajuste do modelo foi considerada adequada, o quadrado do coeficiente de correlação entre as médias das densidades marginais dos valores preditos e os valores observados foi igual 0,94. Este critério de qualidade de ajuste global do modelo apresenta a desvantagem de depender mais do ajuste na parte final da curva devido a um efeito de escala (BLASCO et al., 2003), pois os valores absolutos dos erros são maiores na idade adulta do que no início da curva de crescimento. Uma vez que o modelo poderia se ajustar melhor em algumas partes da curva do que em outras e havia um interesse específico em cada parâmetro, o ajuste ao longo de toda a trajetória foi avaliado. A probabilidade de um dado predito ser menor que o valor verdadeiro forneceu um parâmetro de qualidade de ajuste para cada animal, em cada

ponto de sua curva de crescimento. Na Figura 1 são apresentas as médias da função de comparação de Gelfand em cada ponto da curva de crescimento em que haviam dados. As esperanças da função em quase toda a extensão da trajetória de crescimento se aproximaram a 0,5. Em nenhuma fase da curva foi observada uma alta probabilidade dos valores preditos serem menores que os observados. Entretanto, é possível observar que na fase inicial houve uma tendência de superestimação dos pesos e, o modelo apresentou melhor qualidade de ajuste na parte final da curva de crescimento, após o peso adulto ser alcançado.

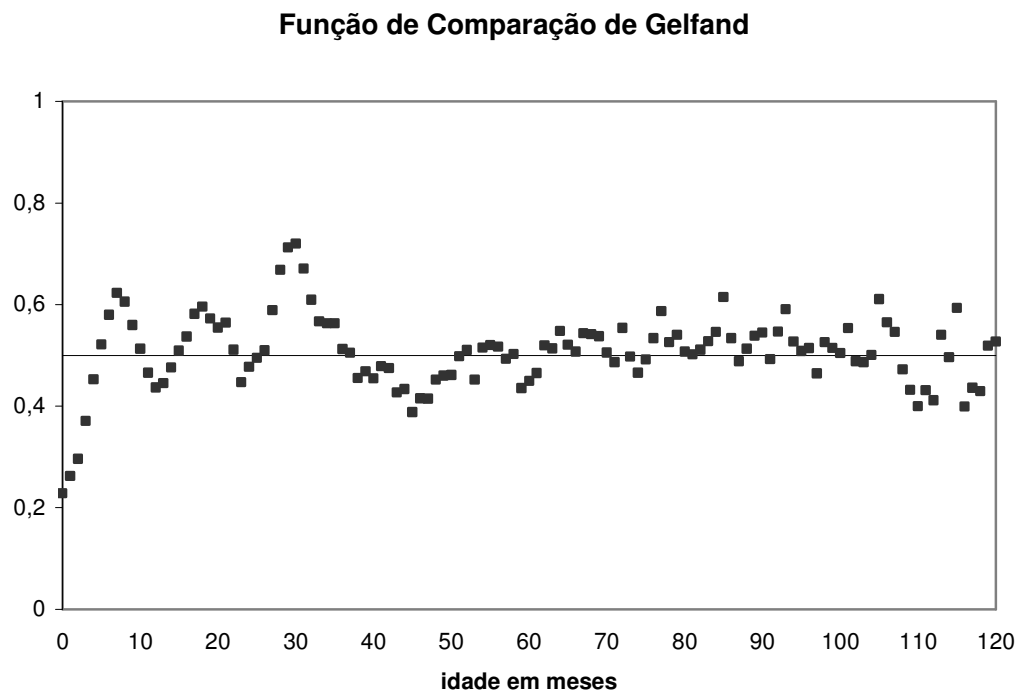


Figura 1. Valores médios das esperanças da função de comparação de Gelfand em cada ponto da curva de crescimento considerando todos os indivíduos que apresentavam dados.

No planejamento de programas de melhoramento genético de gado de corte, há um interesse particular em preditores precoces do peso adulto. A confiança nas predições de pesos adultos obtidas com o emprego de curvas de crescimento depende

da abrangência de idades do conjunto de dados. Em condições ideais, a predição do peso adulto deveria ser realizada empregando toda a informação disponível (MEYER, 1995). O modelo hierárquico empregado no presente estudo proporcionou a obtenção de estimativas dos parâmetros da curva de crescimento para cada animal considerando a informação obtida de seu próprio desempenho e as informações de seus parentes e de indivíduos que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos. Ainda que os parâmetros da curva tenham sido também estimados para animais que apresentavam registros de pesos apenas na fase inicial de crescimento, os valores dos pesos assintóticos foram biologicamente aceitáveis.

As densidades marginais *a posteriori* dos componentes de variância indicaram que grande parte da variação do peso adulto é devida a efeitos genéticos aditivos (Tabela 1). Grande influência de fatores genéticos aditivos sobre este parâmetro das curvas de crescimento também foi observada por DeNISE & BRINKS (1985), OLIVEIRA et al. (1994) e MEYER (1995). O parâmetro *a* das funções de crescimento poderia ser utilizado como critério de seleção para controlar o aumento de peso adulto que ocorreria como resposta correlacionada à seleção para maiores taxas de crescimento. A utilização deste preditor do peso adulto seria especialmente interessante para a seleção de gado de corte, uma vez que o peso ao abate é atingido antes da maturidade e poucos animais apresentam registros de peso adulto.

O peso assintótico também foi influenciado por efeitos de ambiente permanente materno, provavelmente devido à influência do ambiente materno sobre o desenvolvimento dos animais até a desmama (ALBUQUERQUE & MEYER, 2001) que deve se refletir no crescimento pós-desmama. ARCHER et al. (1998) compararam as curvas de crescimento de animais da raça Angus selecionados para maiores ou menores taxas de crescimento durante o primeiro ano de vida e relataram que o efeito do ambiente materno no desenvolvimento inicial dos animais se refletiu até a maturidade. Os autores observaram que os animais selecionados para menor taxa de crescimento criados por fêmeas da linha selecionada para maior taxa de crescimento eram mais altos e mais pesados à maturidade que seus contemporâneos criados por suas mães biológicas. Poucos estudos consideraram os efeitos maternos no ajuste de

curvas de crescimento de gado de corte. A inclusão destes efeitos e a separação dos componentes genético e ambiental na análise dos parâmetros de funções de crescimento precisam ser melhor estudadas.

Tabela 1. Características das distribuições marginais *a posteriori* dos coeficientes de herdabilidade e dos efeitos de ambiente permanente materno dos parâmetros da função de Von Bertalanffy.

	Herdabilidades			Efeitos de Ambiente Permanente Materno*		
	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCE	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCE
<i>a</i>	0,52 $\pm$ 0,04	0,44 ; 0,61	0,0037	0,15 $\pm$ 0,02	0,11 ; 0,20	0,0011
<i>b</i>	0,03 $\pm$ 0,01	0,01 ; 0,05	0,0015	0,06 $\pm$ 0,02	0,02 ; 0,09	0,0011
<i>k</i>	0,06 $\pm$ 0,01	0,04 ; 0,09	0,0019	0,03 $\pm$ 0,01	0,01 ; 0,05	0,0007

* expresso como porcentagem da variância fenotípica; Médias $\pm$ dp: médias e desvios-padrão; RMD_{95%}: região de maior densidade com 95% de probabilidade; MCE: erro de Monte Carlo.

As estimativas dos parâmetros *b* e *k* apresentaram pequenos efeitos genéticos e maternos. O parâmetro *b* está relacionado às condições iniciais do processo de crescimento, mas o peso ao nascimento pode ser obtido diretamente e utilizado como critério de seleção, dispensando a utilização deste parâmetro. O parâmetro *k* é uma função da relação entre a taxa de crescimento e o peso maduro (FITZHUGH, 1976) e poderia ser empregado como critério de seleção indicando a taxa de aproximação ao peso adulto. Entretanto, em função da pequena variância genética aditiva, sua inclusão em programas de seleção não seria efetiva. Grande influência de efeitos ambientais sobre o parâmetro *k* da função de Von Bertalanffy também foi observada por OLIVEIRA et al. (1994) no estudo da curva de crescimento de fêmeas Guzerá.

As estimativas de covariâncias genéticas indicaram que o peso assintótico e o parâmetro *b* estão negativamente correlacionados (Tabela 2). Este resultado era esperado uma vez que maiores valores do parâmetro *b* representam menores pesos ao nascimento [peso ao nascer = $a \cdot (1-b)^3$] e pesos em diferentes idades apresentam correlação genética entre si alta e positiva (ALBUQUERQUE & MEYER, 2001). Maiores pesos adultos estão associados com maiores pesos em todos os períodos do crescimento. DeNISE & BRINKS (1985), estudando o crescimento de bovinos de corte,

também relataram correlação genética negativa entre as estimativas dos parâmetros a e b da função de Brody. A relação entre o parâmetro b e o peso ao nascer é semelhante nas funções de Brody e Von Bertalanffy.

Tabela 2. Características das distribuições marginais *a posteriori* das correlações entre os parâmetros da função de Von Bertalanffy.

Parâmetros	Correlações genéticas			Correlações entre efeitos de ambiente permanente materno		
	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCe	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCe
a_b	-0,38 $\pm$ 0,14	-0,68 ; -0,11	0,0182	-0,18 $\pm$ 0,12	-0,42 ; 0,06	0,0071
a_k	0,82 $\pm$ 0,07	0,71 ; 0,95	0,0087	0,46 $\pm$ 0,18	0,12 ; 0,82	0,0151
b_k	-0,24 $\pm$ 0,18	-0,58 ; 0,09	0,0229	0,07 $\pm$ 0,18	-0,31 ; 0,40	0,0116
Parâmetros	Correlações Fenotípicas			Correlações Residuais		
	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCe	Médias $\pm$ dp	RMD _{95%}	MCe
a_b	-0,02 $\pm$ 0,04	-0,09 ; 0,05	0,0030	0,07 $\pm$ 0,05	-0,02 ; 0,17	0,0028
a_k	0,28 $\pm$ 0,04	0,20 ; 0,36	0,0039	0,18 $\pm$ 0,05	0,08 ; 0,28	0,0033
b_k	0,66 $\pm$ 0,02	0,62 ; 0,69	0,0014	0,73 $\pm$ 0,02	0,68 ; 0,78	0,0019

Médias $\pm$ dp: médias e desvios-padrão; RMD_{95%}: região de maior densidade com 95% de probabilidade; MCe: erro de Monte Carlo.

As estimativas dos parâmetros a e k apresentaram correlação genética alta e positiva. Portanto, mudanças em ambos parâmetros podem ser esperadas como conseqüências da seleção para maiores taxas de crescimento. Entretanto, a variância do parâmetro k em função de efeitos genéticos aditivos foi pequena e, uma alta resposta correlacionada à seleção não deve ser esperada. ARCHER et al. (1998) não observaram alterações na taxa de maturação de vacas e novilhos selecionados para diferentes taxas de crescimento e concluíram que não houve mudanças no padrão temporal de maturação independente do tamanho maduro dos animais. Portanto, a seleção para maiores taxas de crescimento deve aumentar o peso adulto sem alterar substancialmente a forma da curva de crescimento, como enfatizado por TAYLOR (1985). Sempre existiu muito interesse em alterar geneticamente a curva de crescimento dos bovinos de corte para combinar altas taxas de crescimento e menor tamanho adulto, resolvendo assim o antagonismo entre rápido e eficiente crescimento até o peso de abate e menor custo de manutenção das matrizes (FITZHUGH, 1976). No entanto, mudanças genéticas na forma da curva de crescimento estão limitadas pela

dependência entre taxa de maturação e peso maduro. A alta e positiva correlação genética estimada entre os parâmetros a e k , juntamente com as correlações genéticas entre os pesos em diferentes idades também altas e positivas (LÔBO et al., 2000; ALBUQUERQUE & MEYER, 2001), sugerem que a seleção para alterar a inclinação da curva de crescimento sem aumentar o peso adulto seria ineficiente.

A $RMD_{95\%}$ da distribuição marginal *a posteriori* da correlação genética entre as estimativas dos parâmetros b e k foi muito grande para permitir conclusões seguras. As associações genéticas entre as condições iniciais do processo de crescimento e desenvolvimento subsequente dos animais estão bem definidas pelas altas e positivas correlações que apresentam os pesos iniciais. Independente disto, as correlações fenotípica e residual entre estes parâmetros foram altas e positivas. A correlação entre efeitos de ambiente permanente materno das estimativas dos parâmetros a e k sugere que, além dos efeitos genéticos aditivos, variações em uma mesma direção observadas em ambos parâmetros podem ocorrer em função destes efeitos. O ambiente materno parece ter uma influência global sobre as curvas de crescimento, mas sua relevância sobre os parâmetros b e k não foi expressiva.

Um tamanho adulto ótimo para gado de corte é comumente debatido, raças e linhagens variam amplamente quanto a tamanho corporal e o ótimo depende do sistema de produção. Em geral, programas de melhoramento genético têm dado ênfase a maiores taxas de crescimento, o que deve acarretar mudanças no tamanho dos animais em todas as idades. Estas mudanças devem ser avaliadas sob as características específicas do sistema de produção.

Conclusões

O peso adulto, predito pelo parâmetro a das curvas de crescimento, poderia ser incluído em programas de seleção. Este parâmetro poderia ser estimado combinando a informação dos pesos individuais com a informação proveniente do desempenho de parentes e de animais que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos.

A seleção para alterar a inclinação da curva de crescimento sem alterar o tamanho adulto seria ineficiente, uma vez que a correlação genética entre taxa de maturação e peso adulto é alta e positiva. Entretanto, o peso adulto poderia ser considerado em índices de seleção com seu valor econômico correspondente para melhorar a eficiência total do sistema de produção de gado de corte.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, L. G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 79, p. 2776-2789, 2001.

ARANGO, J. A.; VAN VLECK, L. D. Size of beef cows: early ideas, new developments. **Genetics and Molecular Research**, v. 1, n. 1, p. 51-63, 2002.

ARCHER, J. A.; HERD, R. M.; ARTHUR, P. F.; PARNELL, P. F. Correlated responses in rate of maturation and mature size of cows and steers to divergent selection for yearling growth rate in Angus cattle. **Livestock Production Science**, v. 54, p. 183-192, 1998.

BLASCO, A.; PILES, M.; VARONA, L. A Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. **Genetic, Selection and Evolution**, v. 35, p. 21-41, 2003.

BLASCO, A.; VARONA, L. Ajuste y comparación de curvas de crecimiento. Separata de: **Información Técnica Económica Agraria**, Zaragoza, Espanha, v. 95A, n. 2., p. 131-142, 1999.

CASELLA, G.; GEORGE, E. I. Explaining the Gibbs Sampler. **The American Statistician**, v. 46, p. 167-174, 1992.

CHIB, S.; GREENBERG, E. Understanding the Metropolis-Hastings algorithm. **The American Statistician**, v. 49, p. 327-335, 1995.

DeNISE, R. S. K.; BRINKS, J. S. Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. **Journal of Animal Science**, v. 61, p. 1431-1440, 1985.

FITZHUGH, H. A Jr. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. **Journal of Animal Science**, v.42, p. 1036-1051, 1976.

GELFAND, A.; DEY, D. K.; CHANG, H. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods (with discussion). **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 147 – 167.

GELMAN, A.; CARLIN, J. B.; STERN, H. S.; RUBIN, D. B. **Bayesian data analysis**. London: Chapman & Hall, 1995.

GELMAN, A.; RUBIN, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. **Statistical Science**, v. 7, p. 457-472, 1992.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments (with discussion). In: **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 169 – 193.

GEYER, C. J. Practical Markov Chain Monte Carlo. **Statistical Science**, v. 7, p. 473-511, 1992.

LÔBO, R. B.; BEZERRA, L. A. F.; OLIVEIRA, H. N.; MAGNABOSCO, C. U.; ZAMBIANCHI, A. R.; ALBUQUERQUE, L. G.; BERGMANN, J. A. G.; SAINZ, R. D. **Avaliação Genética de Touros e Matrizes da Raça Nelore**. Ribeirão Preto: ANCP, 2005. 128 p.

LÔBO, R. N. B.; MADALENA, F. E.; VIEIRA, A. R. Average estimates of genetic parameters for beef and dairy cattle in tropical regions. **Animal Breeding Abstracts**, v. 68, p. 433-462, 2000.

MEYER, K. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. **Livestock Production Science**, v. 44, p. 125-137, 1995.

MIGNON-GASTREAU, S. ; PILES, M. ; VARONA, L. ; ROCHAMBEAU, H. ; BLASCO, A. ; BEAUMONT, C. Bayesian analysis of Gompertz curve of chickens selected on shape of growth curve. **Journal of Animal Science**, v. 78, p. 2515-2524, 2000.

OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, R. B.; PEREIRA, C. S. Relationship among growth curve parameters, weights and reproductive traits in Guzará beef cows. In: World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, 5th, 1994, Guelph, Canada. Proceedings...Guelph: 5WCGALP, 1994. p. 19.

PILES, M.; GIANOLA, D.; VARONA, L.; BLASCO, A. Bayesian inference about parameters of a longitudinal trajectory when selection operates on a correlated trait. **Journal of Animal Science**, v. 81, p. 2714-2724, 2003.

RAFTERY, A. E.; LEWIS, S. How many iterations in the Gibbs sampler? In: **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 763 – 773.

SORENSEN, D.; GIANOLA, D. **Likelihood, Bayesian, and MCMC methods in quantitative genetics**. London: Springer-Verlag, 2002.

TAYLOR, St. C. S. Use of genetic size-scaling in evaluation of animal growth. **Journal of Animal Science**, v. 61, p. 118-143, 1985.

VARONA, L.; MORENO, C.; GARCÍA CORTÉS, L. A.; ALTARRIBA, J. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. **Livestock Production Science**, v. 47, p. 201-209, 1997.

CAPÍTULO 3

Comparação de Diferentes Funções Não-Lineares para o Estudo de Dados Longitudinais de Bovinos de Corte

RESUMO – O objetivo do presente trabalho foi avaliar diferentes modelos não-lineares para prever o peso adulto de fêmeas Nelore. Os parâmetros das curvas de crescimento e seus componentes de (co)variâncias foram estimados conjuntamente em um modelo hierárquico. As funções de Brody, Von Bertalanffy, Gompertz e Logística foram empregadas no primeiro estágio, e três diferentes abordagens para o erro de ajuste foram avaliadas: constância ao longo da trajetória, aumento de seu desvio-padrão de forma linear até os três anos de idade e aumento de seu desvio-padrão de forma exponencial seguindo o modelo empregado para ajustar os dados. No segundo estágio de hierarquia, foi empregado um modelo animal com os efeitos de grupo contemporâneo, idade da mãe ao parto e ambiente permanente materno. Métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov foram empregados para a estimação das distribuições marginais. Os ajustes globais dos modelos foram comparados pelo quadrado médio do erro, pelo quadrado do coeficiente de correlação entre valores preditos e observados e pelo “Deviation Information Criterion” (DIC). As probabilidades de se obter predições maiores ou menores que as observações foram calculadas em cada ponto da trajetória de crescimento. As médias das estimativas dos pesos adultos das fêmeas variaram entre 531,78 e 586,89 kg. Os modelos linear e exponencial empregados para o erro de ajuste não representaram de forma adequada a variação deste parâmetro no início da curva. O aumento do número de animais no conjunto de dados que não atingiram a maturidade não prejudicou a predição dos pesos adultos pelo modelo hierárquico. As funções de Gompertz, Von Bertalanffy e Brody apresentaram grande probabilidade de fornecer estimativas de pesos adultos acuradas.

Palavras-chave: bovinos de corte, comparação de modelos, curvas de crescimento, heterogeneidade de resíduos, modelos não-lineares, peso adulto

Introdução

Não há indícios relevantes de que alguma das funções matemáticas freqüentemente empregadas no estudo do crescimento de animais apresente grandes vantagens em relação às demais quanto à qualidade de ajuste do modelo aos dados de bovinos. Muitos autores apontaram a equação de Brody como o modelo mais empregado nos estudos de curvas de crescimento de gado de corte em função da qualidade do ajuste, facilidades computacionais e de interpretação dos parâmetros, e por permitir convergência mesmo quando há dados faltantes (BULLOCK et al., 1993; KAPS et al., 2000; ARANGO & VAN VLECK, 2002). Entretanto, em vários estudos de comparações de modelos outras funções foram mais adequadas para descrever dados de crescimento de bovinos. DeNISE & BRINKS (1985) e BELTRAN et al. (1992) relataram melhor ajuste dos dados pela equação de Richards quando comparada à curva de Brody. Avaliando uma raça espanhola, LÓPEZ de TORRE et al. (1992) relataram que utilizando a curva de Brody o peso adulto dos animais foi superestimado e concluíram que a equação de Von Bertalanffy era a mais apropriada para descrever o crescimento dos animais. OLIVEIRA et al. (2000) consideraram estabelecido que as funções de Brody e Richards eram as mais apropriadas para descrever o crescimento de fêmeas taurinas, mas concluíram que a função de Von Bertalanffy foi a que melhor ajustou os dados dos zebuínos que avaliaram. MAZZINI et al. (2003) relataram que os modelos de Brody e Richards apresentaram baixo percentual de convergência e se mostraram inadequados para descrever dados de crescimento de animais Hereford pesados até 790 dias de idade. SANTORO et al. (2005) concluíram que uma variação da função Logística, a qual chamaram de equação Logística Dupla, foi a que melhor ajustou os pesos de animais Nelore e Guzerá. BROWN et al. (1976) concluíram que a curva de Brody era a mais adequada para descrever o crescimento de animais Hereford e de progênies dos cruzamentos de Hereford ou Angus com Brahman, mas ressaltaram

que a escolha do modelo deve considerar a natureza do estudo e aplicação dos resultados.

A comparação de curvas de crescimento, geralmente, é feita em função do número de animais que são excluídos das análises por não convergência dos parâmetros, da qualidade de ajuste do modelo aos dados e do esforço computacional necessário para a convergência. Comparações quanto ao esforço computacional são feitas em função do número de iterações necessárias para que o critério de convergência pré-estabelecido seja atingido. Entretanto, este critério depende diretamente do número de parâmetros a serem estimados, o que nem sempre é considerado. A qualidade de ajuste do modelo é avaliada, em geral, pela variância do erro de ajuste de cada animal, pelo quadrado médio do erro e pelo coeficiente de determinação. Estes critérios de ajuste global são mais influenciados pela capacidade preditiva do modelo na parte final da curva devido a um efeito de escala, os valores absolutos dos erros de ajuste são maiores nas idades adultas do que no início da curva de crescimento. Dificilmente poderia se chegar a uma conclusão definitiva quanto ao melhor modelo (OLIVEIRA et al., 2000; BEHR et al., 2001). Porém, contrastando valores preditos e observados ao longo da trajetória é possível detectar falhas graves e escolher um modelo em função dos objetivos específicos que se tem.

O objetivo do presente trabalho foi avaliar diferentes modelos não-lineares para prever o peso adulto de bovinos de corte, empregando diferentes critérios de qualidade de ajuste que proporcionaram comparações quanto a capacidade preditiva global e em diferentes partes da curva. Os parâmetros das curvas de crescimento, seus componentes de (co)variâncias, e os efeitos ambientais e genéticos que atuaram sobre eles foram estimados conjuntamente.

Material e Métodos

Dados

Os dados utilizados para o ajuste das curvas de crescimento foram fornecidos pelo Programa de Melhoramento Genético da Raça Nelore (LÔBO et al., 2005),

programa de seleção que teve início em 1987. Os animais foram pesados a cada 90 dias desde o nascimento até 540 dias de idade e, aqueles que permaneceram nos rebanhos como reprodutores continuaram sendo pesados em intervalos de 90 dias. Os nascimentos se concentraram durante a primavera e o verão, e os animais foram desmamados, em média, com 210 dias de idade. Do conjunto total de dados disponibilizado, foram mantidos apenas os animais que: foram criados em pastagens sem suplementação, nasceram com mais de 20 kg, foram amamentados por suas mães biológicas, apresentaram registros de pesos dentro dos intervalos dados pelas médias de todos os animais de mesma idade mais ou menos três desvios-padrão, não receberam tratamento veterinário diferenciado, eram filhos de vacas que tinham entre dois e dezoito anos ao parto e pertenciam a um grupo contemporâneo com no mínimo três animais. Os grupos contemporâneos foram definidos pelas variáveis: fazenda, lote, estação e ano de nascimento, e mãe de primeira cria ou demais ordens de parição.

As análises foram realizadas utilizando três arquivos de dados diferentes para verificar a influência da presença de animais com poucos dados. Em um arquivo mais restrito (A4), foram incluídos apenas os animais que apresentaram intervalos de pesagens até os três anos não superior a 365 dias e ao menos um registro de peso após os quatro anos de idade. Em um segundo arquivo (A3), foram incluídos todos os animais que apresentaram intervalos de pesagens até os três anos não superior a 365 dias, ainda que não tivessem registros de pesos após essa idade. No arquivo mais abrangente (A2), foram incluídos todos os animais pesados até os dois anos de idade, com intervalos de pesagens não superiores a 365 dias. Dessa forma, foi possível avaliar o ajuste global e a acurácia das predições de cada modelo em diferentes partes da curva mediante o aumento do número de animais que não possuíam registros de peso na maturidade. A restrição de que os intervalos de pesagens não fossem superiores a um ano foi imposta uma vez que análises anteriores dos dados indicaram falhas de ajuste nas fases iniciais do crescimento (FORNI et al., 2006). Em função do reduzido número de machos que atenderam as condições impostas em cada um dos arquivos, apenas fêmeas foram avaliadas. Características da estrutura de dados de cada um dos arquivos estão especificadas na Tabela 1.

Tabela 1. Características da estrutura dos diferentes conjuntos de dados utilizados para comparar diferentes curvas de crescimento.

	A4*	A3*	A2*
n° de dados	21 232	25 069	28 625
n° de animais	830	1 041	1 260
n° de grupos contemporâneos	108	119	131
n° de pais	105	137	153
n° de mães	632	768	883
n° de animais na matriz de parentesco	3 014	3 552	4 079

* A4 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias e ao menos um registro de peso após os 4 anos de idade, A3 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias, A2= dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 2 anos de idade não superior a 365 dias.

Modelos

Um modelo hierárquico, como descrito por VARONA et al. (1997), BLASCO et al. (2003) e FORNI et al. (2007), foi empregado para descrever a curva de crescimento de cada animal. As trajetórias de crescimento individuais foram descritas por uma função não-linear e foi assumido que cada parâmetro desta função sofria efeitos genéticos e ambientais, descritos em um modelo linear. Quatro das funções não-lineares mais freqüentemente utilizadas para a descrição de curvas de crescimento de gado de corte (OLIVEIRA et al., 2000; ARANGO & VAN VLECK, 2002) foram empregadas no primeiro estágio de hierarquia. As funções estão descritas na Tabela 2. Embora as letras utilizadas para designar cada um dos parâmetros coincidam nos diferentes modelos, existem variações quanto às suas interpretações e comparações de estimativas de parâmetros obtidas em diferentes modelos podem estar totalmente equivocadas. Apesar disso, associações biológicas podem ser feitas: *a* representa o peso assintótico, sendo o único parâmetro cujas estimativas obtidas por diferentes modelos são comparáveis, *b* é um parâmetro relacionado às condições iniciais, *k* está relacionado à taxa de maturação e *M* determina o momento em que termina a fase de aceleração do crescimento.

Tabela 2. Parametrização das funções empregadas no primeiro estágio do modelo hierárquico.

Modelo	Equação*
Brody (BRODY, 1945)	$y_{ij} = a_i [1 - b_i \exp(-k_i t_j)] + \varepsilon_{ij}$
Von Bertalanffy (VON BERTALANFFY, 1957)	$y_{ij} = a_i [1 - b_i \exp(-k_i t_j)]^3 + \varepsilon_{ij}$
Logística (NELDER, 1961)	$y_{ij} = a_i [1 + \exp(-k_i t_j)]^{-M_i} + \varepsilon_{ij}$
Gompertz (LAIRD, 1965)	$y_{ij} = a_i \left[\exp(-b_i) \exp^{(-k_i t_j)} \right] + \varepsilon_{ij}$

* y_{ij} = peso da animal i na idade j ; a_i , b_i , k_i , M_i = parâmetros a serem estimados para cada animal; ε_{ij} = erro de ajuste

Os erros de ajuste (ε_{ij}) foram considerados independentes entre indivíduos e normalmente distribuídos e três abordagens diferentes foram empregadas para descrever a variação de seu desvio-padrão em função do aumento da idade. Em um primeiro modelo, os desvios-padrão do erro de ajuste foram considerados constantes ao longo de toda a trajetória; em um segundo modelo, se assumiu que estes desvios variavam de forma linear até os três anos de idade e depois permaneciam constantes; e um terceiro modelo foi postulado considerando que os desvios-padrão do erro de ajuste variavam de forma não-linear seguindo o modelo empregado para ajustar os dados, como proposto por BLASCO et al. (2003).

No segundo estágio de hierarquia, foi empregado um modelo animal para descrever os efeitos genéticos e ambientais que atuaram sobre os parâmetros das funções de crescimento do primeiro estágio. Foram considerados, além do efeito genético aditivo direto, os efeitos de: grupo contemporâneo, idade da mãe ao parto e ambiente permanente materno. Neste segundo estágio, os resíduos também foram considerados independentes entre indivíduos e normalmente distribuídos. Entretanto, em função do significado biológico dos parâmetros, as covariâncias residuais entre parâmetros de um mesmo indivíduo foram consideradas diferentes de zero, isto é, a matriz de (co)variâncias residuais (**R**) era bloco-diagonal.

Análises Estatísticas

A distribuição conjunta *a posteriori* dos parâmetros da curva de crescimento de cada indivíduo, de seus componentes de (co)variâncias e dos efeitos ambientais e genéticos que atuaram sobre eles foi obtida em um esquema hierárquico Bayesiano:

$$f(\boldsymbol{\theta}, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}, \sigma_{\varepsilon}^2 | \mathbf{y}) \propto f(\mathbf{y} | \boldsymbol{\theta}, \sigma_{\varepsilon}^2) f(\boldsymbol{\theta} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{c}, \mathbf{P}, \mathbf{R}) f(\boldsymbol{\beta}) f(\mathbf{u} | \mathbf{G}) \\ f(\mathbf{G}) f(\mathbf{c} | \mathbf{P}) f(\mathbf{P}) f(\mathbf{R}) f(\sigma_{\varepsilon}^2)$$

em que $\boldsymbol{\theta}$ representa o vetor de parâmetros da função não-linear (primeiro estágio), $\boldsymbol{\beta}$ o vetor de soluções dos efeitos sistemáticos, $\mathbf{u}$ o vetor de soluções do efeito genético aditivo direto, $\mathbf{G}$ a matriz de (co)variâncias genéticas, $\mathbf{c}$ o vetor de soluções do efeito de ambiente permanente materno, $\mathbf{P}$ a matriz de (co)variâncias do efeito materno, $\mathbf{R}$ a matriz de (co)variâncias residuais (segundo estágio), σ_{ε}^2 o desvio-padrão do erro de ajuste ou vetor dos parâmetros do modelo que descreve sua variação em função do tempo, e $\mathbf{y}$ o vetor de dados.

O modelo de probabilidade, as distribuições *a priori* e as distribuições condicionais *a posteriori* das matrizes de (co)variâncias e dos efeitos genéticos e ambientais são semelhantes aos descritos por FORNI et al. (2007). Amostras do parâmetro *a* de todas as funções e do parâmetro *b* da curva de Brody puderam ser facilmente obtidas de uma distribuição normal por meio da amostragem de Gibbs (CASELLA & GEORGE, 1992; SORENSEN & GIANOLA, 2002). Entretanto, as densidades condicionais *a posteriori* do parâmetro *b* das demais funções e dos parâmetros *k* e *M* não apresentam forma de alguma distribuição conhecida e o algoritmo de Metropolis-Hastings (CHIB & GREENBERG, 1995; SORENSEN & GIANOLA, 2002) foi aplicado. Distribuições normais centradas nos valores obtidos na iteração imediatamente anterior foram empregadas como distribuições auxiliares. A distribuição condicional *a posteriori* da variância do erro de ajuste é uma distribuição Qui-quadrado invertida, e as distribuições dos parâmetros dos modelos empregados para descrever sua variação ao longo da trajetória não assumem forma de uma distribuição conhecida.

Cadeias de Markov de 550.000 amostras, com intervalos amostrais iguais a 50, foram geradas. De cada cadeia, as últimas 10.000 amostras foram utilizadas para estimar características das distribuições marginais dos parâmetros. Assim, o número de amostras iniciais descartadas foi maior que o indicado pelo teste de RAFTERY & LEWIS (1992). A convergência de cada cadeia foi testada separadamente pelo critério de GEWEKE (1992) e pelo teste de GELMAN & RUBIN (1992). Autocorrelações entre amostras e os erros de Monte Carlo (GEYER, 1992) das médias, modas e medianas das distribuições marginais foram calculados.

Comparação dos modelos

Densidades preditivas foram empregadas para verificar o ajuste dos modelos, os valores observados y_{ij} foram comparados, de diferentes formas, às densidades de suas predições Y_{ij} , obtidas utilizando todos os outros dados y_{-ij} . A estimação da densidade de Y_{ij} dado y_{-ij} requer o conhecimento das distribuições de todos os parâmetros do modelo estimadas na ausência de y_{ij} , o que no presente estudo seria computacionalmente inviável pois significaria amostrar novamente os parâmetros da curva de crescimento e seus componentes de (co)variâncias à cada predição. Assim, as densidades preditivas foram estimadas empregando a técnica de amostragem por importância, descrita em GELMAN et al. (1995).

As qualidades de ajuste global dos modelos foram comparadas pelo quadrado médio do erro (QME), pelo quadrado do coeficiente de correlação entre valores preditos e observados, e pelo “Deviance Information Criterion” (DIC) proposto por SPIEGELHALTER et al. (2002). O DIC utiliza como medida de qualidade de ajuste, a esperança *a posteriori* do logaritmo da distribuição condicional dos dados. Para um modelo particular, o DIC é definido como:

$$\text{DIC} = 2 \bar{D} - D(\bar{\theta}),$$

Para os modelos avaliados no presente estudo, o chamado desvio Bayesiano ($\bar{D}$) foi estimado como:

$$\bar{D} = -2 \left\{ \sum_{m=1}^M \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{n_i} \log \left[f(y_{ij} | \theta_i^m, \beta_i^m, u_i^m, G_i^m, c_i^m, P_i^m, R_i^m, \sigma_{\varepsilon_j}^m) \right] \right\},$$

em que y_{ij} representa o registro de peso do animal i no tempo j , o sobre-índice m indica cada ciclo MCMC ($m= 1, 2, 3, \dots, M$), N o número de animais com registros de pesos avaliados e n_i o número de registros do animal i .

O segundo termo $D(\bar{\theta})$ é o desvio obtido com as médias das distribuições posteriores dos parâmetros:

$$D(\bar{\theta}) = -2 \left\{ \sum_{m=1}^M \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^{n_i} \log f(y_{ij} | \bar{\theta}_i, \bar{\beta}_i, \bar{u}_i, \bar{G}_i, \bar{c}_i, \bar{P}_i, \bar{R}_i, \bar{\sigma}_{\varepsilon_j}) \right\}$$

Assim, o DIC é obtido somando o valor de $\bar{D}$, que é uma medida de qualidade de ajuste, a $\bar{D} - D(\bar{\theta})$, que segundo SPIEGELHALTER et al. (2002) é uma medida da complexidade do modelo. Modelos com menores valores de DIC podem ser considerados mais adequados pois apresentam melhor ajuste ponderado pelo grau de complexidade.

Para comparar a qualidade de ajuste dos modelos em diferentes partes da curva de crescimento foi empregada a função de comparação proposta por GELFAND et al. (1992), $g = 1$ se $Y_{ij} < y_{ij}$ e $g = 0$ se $Y_{ij} \geq y_{ij}$. A esperança $E(g | y_{ij})$ foi calculada para cada observação, esta esperança indica a probabilidade de um valor predito ser maior ou menor que o observado. A média das esperanças calculadas para todos os indivíduos que apresentavam um registro de peso em determinado ponto j da curva de crescimento indica a qualidade de ajuste do modelo neste ponto da trajetória. Quanto mais próxima de 0,5 estiver a média, melhor o ajuste. Valores acima de 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições menores que o valor observado, enquanto que médias menores que 0,5 indicam maior probabilidade de se obter predições maiores que o valor real. Assim, esta função permitiu verificar o ajuste dos modelos em diferentes partes da curva de crescimento e examinar a acurácia das predições pela comparação de probabilidades. A média das probabilidades em todos os pontos da trajetória foi incluída junto aos critérios de ajuste global.

Resultados e Discussão

As médias das estimativas dos pesos adultos variaram entre 531,78 e 586,89 kg (Tabela 3). Os valores médios estimados foram superiores às estimativas médias do parâmetro *a* de diferentes modelos não-lineares relatados na literatura para a raça Nelore (CARRIJO & DUARTE, 1999; GARNERO et al., 2005; SANTORO et al., 2005). Entretanto, na maioria dos trabalhos a convergência dos parâmetros foi atingida para um número consideravelmente menor de animais do que o avaliado no presente estudo e as pesagens estavam limitadas até os dezoito ou 24 meses de idade, de forma que estas estimativas de pesos adultos podem ser consideradas extrapolações. Apenas GARNERO et al. (2005) relataram estimativas do parâmetro *a* obtidas em um conjunto de dados no qual fêmeas Nelore foram pesadas após os dois anos de idade. Estas estimativas de peso adulto são, dentre as relatadas na literatura, as que mais se aproximaram às encontradas no presente estudo, variando de 501,11 a 552,77 kg, mas não estão ajustadas para efeitos genéticos e ambientais.

Tabela 3. Médias e desvios-padrão (dp) das estimativas do peso adulto (kg), de fêmeas Nelore, obtidas em três diferentes arquivos de dados, considerando o desvio-padrão do erro de ajuste em função da idade constante (cte), variando de forma linear até os três anos de idade (lin) e não-linear (exp).

	Estimativas do peso adulto					
	A4*		A3*		A2*	
	Média (kg)	dp (kg)	Média (kg)	dp (kg)	Média (kg)	dp (kg)
Gompertz (cte)	544,84	34,21	550,84	60,07	542,35	39,60
Gompertz (lin)	537,07	39,44	532,75	41,92	532,52	43,07
Gompertz (exp)	541,49	41,02	538,81	44,09	531,78	43,26
Von Bertalanffy (cte)	552,57	44,20	564,37	61,04	551,61	41,76
Von Bertalanffy (lin)	542,23	39,58	539,18	42,09	540,09	43,81
Von Bertalanffy (exp)	541,18	39,50	538,96	42,01	539,49	45,31
Brody (cte)	580,52	46,29	583,25	38,56	586,89	47,15
Brody (lin)	562,47	44,35	562,16	47,17	565,22	56,34
Brody (exp)	560,66	44,92	560,49	48,55	564,64	55,75
Logística (cte)	548,63	42,36	541,23	42,50	542,36	49,65
Logística (lin)	532,47	38,71	527,30	41,78	526,56	42,88
Logística (exp)	535,80	40,32	531,84	46,61	532,17	44,88

* A4 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias e ao menos um registro de peso após os 4 anos de idade, A3 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias, A2= dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 2 anos de idade não superior a 365 dias.

As diferenças observadas entre as médias das estimativas do peso maduro obtidas neste e em outros estudos podem ser parcialmente atribuídas a diferenças amostrais. ROSA et al. (2000) avaliaram o peso adulto de matrizes Nelore considerando os pesos tomados no outono e inverno de animais com no mínimo 3,5 anos de idade e relataram valores que variaram entre 330 e 585 kg, sendo a média de peso maduro das fêmeas 485 kg. Considerando os mesmos critérios utilizados por esses autores, os pesos adultos observados nos arquivos analisados no presente trabalho variaram de 384 a 762 kg, sendo a média 539,03 kg.

Quando as estimativas dos pesos assintóticos obtidas pelas diferentes funções são comparadas, considerando uma mesma abordagem para o erro de ajuste, se observa que maiores estimativas foram obtidas com o emprego do modelo de Brody, o que também foi relatado nos estudos de curvas de crescimento de fêmeas zebuínas de OLIVEIRA et al. (2000) e GARNERO et al. (2005). Considerando uma mesma curva de crescimento, os valores médios estimados de peso adulto foram maiores quando a variação do erro de ajuste foi considerada constante ao longo da trajetória. Como sugerido por VARONA et al. (1997), diferentes abordagens da variância do erro de ajuste de curvas de crescimento podem acarretar diferenças nas estimativas dos parâmetros. Entretanto, os modelos linear e exponencial, empregados para descrever o aumento do desvio-padrão do erro de ajuste, forneceram estimativas de peso adulto muito semelhantes.

Na Tabela 4 são apresentados os valores dos quatro critérios de ajuste global obtidos nos diferentes conjuntos de dados. Como indicativo da capacidade preditiva média, o QME apresentou pequenas diferenças entre os modelos. Apesar disto, nota-se tendência de melhor ajuste de cada uma das funções quando foi considerada variação do erro de ajuste ao longo da trajetória. O modelo de Von Bertalanffy apresentou QME pouco menores que as demais funções em todos os conjuntos de dados, sendo que as maiores diferenças são observadas em relação à função Logística. Segundo este critério, o modelo de Von Bertalanffy proporcionou predições mais acuradas que as demais.

Tabela 4. Quadrado médio do erro (QME), quadrado do coeficiente de correlação entre valores preditos e observados (r^2), média da função de Gelfand (G), e “deviance information criterion” (DIC) observados no emprego de diferentes modelos não-lineares, considerando o desvio-padrão do erro de ajuste constante (cte), variando de forma linear até os três anos de idade (lin) e não-linear (exp), em diferentes arquivos de dados.

A4*	QME	r^2	G	DIC
Gompertz (cte)	919,81	0,9635	0,4974	114
Gompertz (lin)	756,26	0,9698	0,4967	100
Gompertz (exp)	748,76	0,9702	0,4963	100
Von Bertalanffy (cte)	868,72	0,9654	0,4981	113
Von Bertalanffy (lin)	721,93	0,9712	0,4965	104
Von Bertalanffy (exp)	726,05	0,9710	0,4978	99
Brody (cte)	908,97	0,9637	0,4946	113
Brody (lin)	741,38	0,9704	0,5005	102
Brody (exp)	742,52	0,9703	0,4974	97
Logística (cte)	903,45	0,9587	0,4911	114
Logística (lin)	802,59	0,9680	0,4979	105
Logística (exp)	797,55	0,9683	0,4975	107
A3*	QME	r^2	G	DIC
Gompertz (cte)	869,75	0,9648	0,4953	133
Gompertz (lin)	723,39	0,9704	0,4964	118
Gompertz (exp)	716,42	0,9708	0,4957	118
Von Bertalanffy (cte)	827,71	0,9664	0,4961	132
Von Bertalanffy (lin)	692,26	0,9717	0,4961	122
Von Bertalanffy (exp)	694,65	0,9716	0,4971	117
Brody (cte)	832,74	0,9660	0,4983	133
Brody (lin)	712,89	0,9709	0,5003	119
Brody (exp)	708,42	0,9710	0,4977	113
Logística (cte)	899,25	0,9413	0,4894	125
Logística (lin)	766,26	0,9687	0,4974	122
Logística (exp)	763,04	0,9460	0,4968	119
A2*	QME	r^2	G	DIC
Gompertz (cte)	802,41	0,9666	0,4964	150
Gompertz (lin)	694,39	0,9709	0,4957	134
Gompertz (exp)	696,62	0,9709	0,4973	134
Von Bertalanffy (cte)	799,54	0,9666	0,4971	150
Von Bertalanffy (lin)	663,28	0,9722	0,4957	134
Von Bertalanffy (exp)	665,72	0,9721	0,4964	133
Brody (cte)	798,28	0,9666	0,4983	150
Brody (lin)	696,00	0,9709	0,4995	134
Brody (exp)	681,47	0,9715	0,4979	129
Logística (cte)	825,94	0,9555	0,4896	155
Logística (lin)	738,65	0,9691	0,4967	139
Logística (exp)	733,27	0,9694	0,4963	138

* A4 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias e ao menos um registro de peso após os 4 anos de idade, A3 = dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 3 anos não superior a 365 dias, A2= dados de animais que apresentaram intervalos entre pesagens até os 2 anos de idade não superior a 365 dias.

OLIVEIRA et al. (2005) relataram resultados semelhantes avaliando dados de crescimento de fêmeas da raça Guzerá: diferenças no QME de diferentes modelos muito pequenas e indicação de predições pouco mais acuradas pelo modelo de Von Bertalanffy.

O quadrado do coeficiente de correlação entre valores preditos e observados e a média da função de Gelfand indicaram ajustes muito semelhantes de todos os modelos. Em geral, estudos que compararam diferentes funções não-lineares para descrever o crescimento de bovinos por meio de QME e do coeficiente de determinação apontaram pequenas diferenças entre os modelos (OLIVEIRA et al., 2000; BEHR et al., 2001; MAZZINI et al., 2003; GARNERO et al., 2005).

Os valores de DIC indicaram melhor ajuste dos modelos quando a variância do erro de ajuste foi considerada heterogênea. A magnitude da diferença entre valores de DIC que representa evidência consistente de desigualdade quanto à qualidade de ajuste ainda não foi muito discutida. SPIEGELHALTER et al. (2002), ao proporem este critério, sugerem que modelos diferindo em até duas unidades podem ser considerados os mais adequados, enquanto que diferenças entre três e sete unidades representam, consideravelmente, menor evidência de ajuste semelhante. Cabe lembrar que estas diferenças representam variações medidas em escala logarítmica. Seguindo tais recomendações, foi observado que as diferentes funções apresentaram ajuste semelhante quando o desvio-padrão do erro de ajuste foi considerado constante. Por outro lado, diferenças entre os modelos foram detectadas quando a variação exponencial deste parâmetro em função do tempo foi assumida; o modelo de Brody representou melhor os dados nos conjuntos A2 e A3, e propiciou ajuste semelhante ao modelo de Von Bertalanffy no conjunto mais restrito, a função Logística apresentou pior qualidade de ajuste em todos os conjuntos de dados.

De acordo com os resultados obtidos neste e em outros estudos de curvas de crescimento de zebuínos (OLIVEIRA et al., 2000; GARNERO et al., 2005; SANTORO et al., 2005), as quatro funções avaliadas não apresentam grandes diferenças quanto à capacidade preditiva global e parecem ser apropriadas para estabelecer padrões médios de desenvolvimento e obter parâmetros individuais das curvas de crescimento.

Entretanto, pequenas vantagens são observadas com o emprego dos modelos de Brody e Von Bertalanffy, funções que diferem exclusivamente pela fixação do ponto de inflexão ao nascimento e aos 30% do peso maduro, respectivamente.

As médias das esperanças da função de comparação de Gelfand em diferentes pontos da trajetória de crescimento, obtidas nos três conjuntos de dados, são apresentadas a seguir (Figuras 1, 2 e 3). As quatro curvas avaliadas apresentaram padrões de predição semelhantes em uma mesma fase do processo de crescimento, sub ou superestimando os pesos em maior ou menor grau. Todas as funções apresentaram predições menos acuradas na fase inicial da curva de crescimento e foram capazes de representar com maior acurácia os pesos após os 48 meses de idade. Com o emprego do modelo de Brody foram obtidas estimativas mais acuradas do peso ao nascimento dos animais, o que também foi observado por GARNERO et al. (2005). É possível observar que, com a utilização dos demais modelos, a probabilidade de se obter estimativas maiores que os pesos reais ao nascimento foi bastante alta, especialmente com a função Logística. Este resultado dá suporte a teoria de que bovinos nascem com desenvolvimento fisiológico bastante avançado em relação a outras espécies, como se já tivessem superado a fase de aceleração de crescimento, sendo que, uma curva não-sigmóide seria mais adequada para descrever o crescimento desta espécie. Cabe lembrar que, o peso ao nascer é uma informação que pode ser obtida diretamente nos rebanhos de gado de corte em que se pratica seleção e, nestes casos, a utilização de curvas para predizê-lo é dispensável.

Os diferentes modelos apresentaram maior probabilidade de superestimar e subestimar os pesos, alternadamente, até próximo os 48 meses de idade, quando as esperanças da função de comparação começam a estabilizar próximas a 0,5. Na fase inicial do crescimento, maior dificuldade para o ajuste dos modelos era esperada uma vez que os pesos apresentam maior variação relativa.

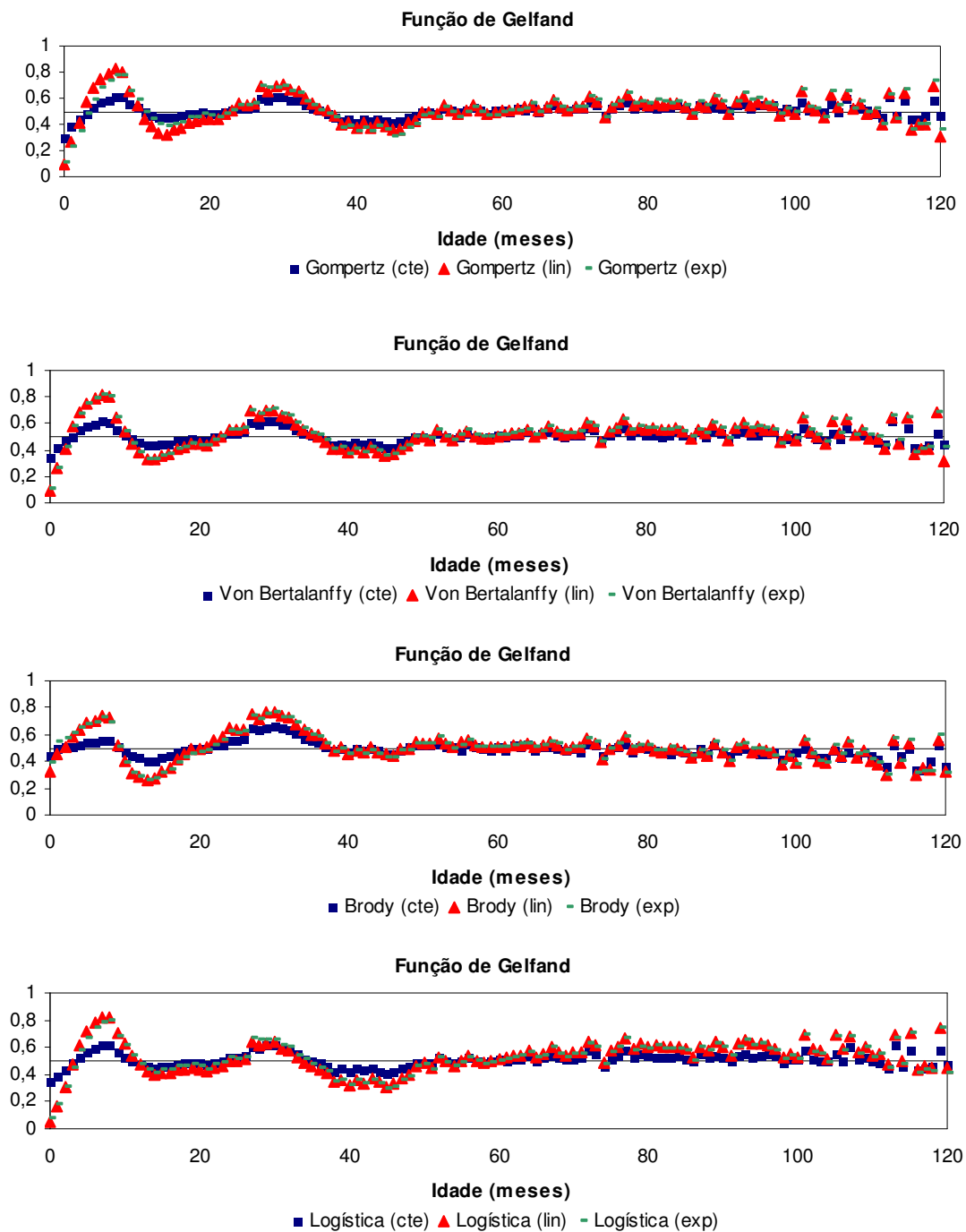


Figura 1. Médias das esperanças da função de comparação de Gelfand obtidas em diferentes modelos não-lineares, considerando o desvio-padrão do erro de ajuste constante (cte), variando de forma linear até os três anos de idade (lin) e não-linear (exp), de animais que apresentaram registros de pesos aos 4 anos de idade (A4).

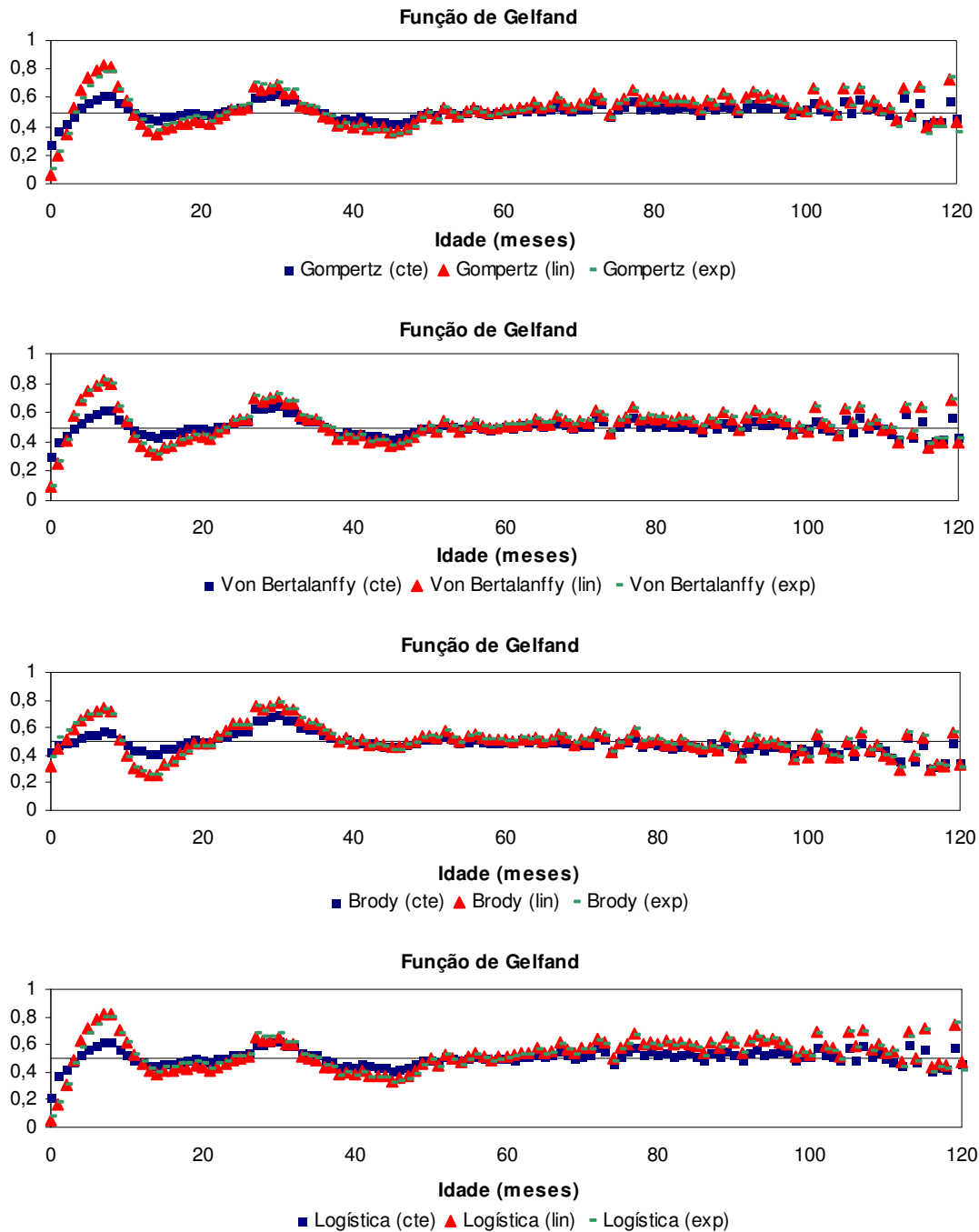


Figura 2. Médias das esperanças da função de comparação de Gelfand obtidas em diferentes modelos não-lineares, considerando o desvio-padrão do erro de ajuste constante (cte), variando de forma linear até os três anos de idade (lin) e não-linear (exp), de animais que apresentaram registros de pesos aos 3 anos de idade (A3).

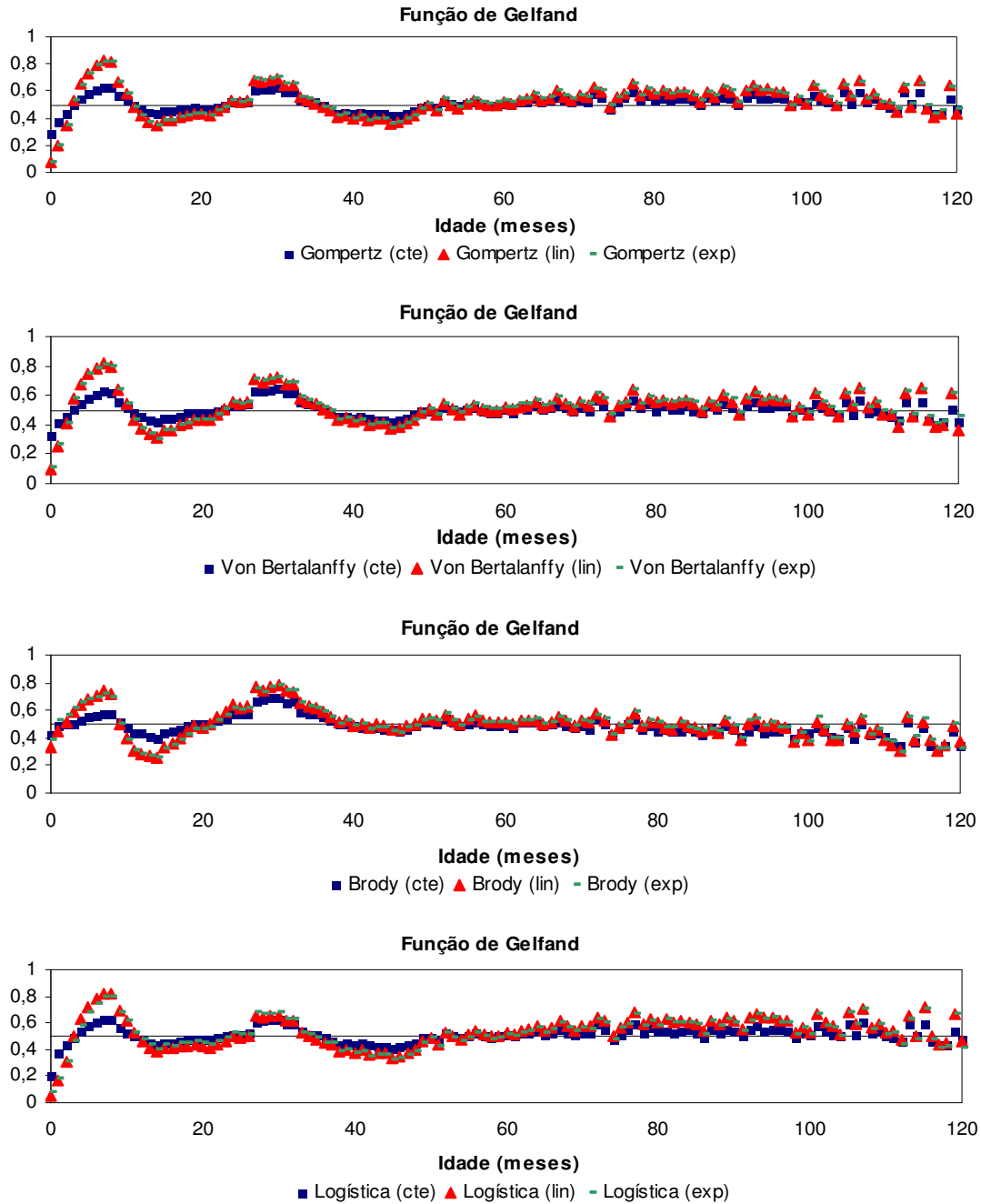


Figura 3. Médias das esperanças da função de comparação de Gelfand obtidas em diferentes modelos não-lineares, considerando o desvio-padrão do erro de ajuste constante (cte), variando de forma linear até os três anos de idade (lin) e não-linear (exp), de animais que apresentaram registros de pesos aos 2 anos de idade (A2).

Antes da maturidade, os modelos se alteraram como melhores e piores para representar os pesos observados, e nenhum deles apresentou vantagens em termos de qualidade de ajuste que os demais. Contudo, modelos em que a variância do erro de ajuste foi considerada constante apresentaram predições mais acuradas dos pesos iniciais que os modelos em que se assumiu heterogeneidade de variâncias. Os modelos empregados para descrever o erro de ajuste não representaram de forma adequada a variância deste parâmetro no início da curva. Estas deficiências em ajustar os dados no início da curva não foram apontadas pelos critérios globais de ajuste. Estes critérios são mais influenciados pela capacidade preditiva do modelo na parte final da curva do que ao princípio, devido a um efeito de escala, e não foram capazes de detectar as falhas de predição dos pesos iniciais.

Após os quatro anos de idade, as quatro funções apresentaram altas probabilidades de predizer os pesos dos animais corretamente, independente do modelo assumido para o erro de ajuste. As funções de Gompertz, Von Bertalanffy e Logística apresentaram pequena probabilidade de subestimar os pesos maduros, enquanto que a função de Brody apresentou pequena probabilidade de superestimar, o que explica as diferenças apresentadas anteriormente entre as estimativas de peso adulto das diferentes funções (Tabela 3). Entretanto, são probabilidades muito pequenas, os valores médios das esperanças da função de comparação entre 48 e 100 meses de idade variaram de 0,48 a 0,56. Os valores mais distantes de 0,5 foram apresentados pela função Logística. Nas figuras, é possível observar que este modelo apresentou tendência mais acentuada de subestimar os pesos após 60 meses de idade.

Quando o interesse ao utilizar curvas de crescimento centra-se em predizer o peso adulto de animais Nelore, as funções de Gompertz, Von Bertalanffy e Brody apresentam grande probabilidade de fornecer estimativas bastante acuradas. O aumento do número de parâmetros do modelo para assumir heterogeneidade de variâncias do erro de ajuste só deverá ser vantajoso caso o modelo seja adequado para descrever as alterações neste parâmetro de dispersão. ALBUQUERQUE & MEYER (2001), em análises fenotípicas de dados de crescimento de animais Nelore de até 630

dias de idade, relataram que assumir uma função de variância, aplicando um modelo linear logarítmico, para a variância do erro proporcionou melhor ajuste que assumir variância homogênea. MAZZINI et al. (2003) relataram melhor ajuste de funções não-lineares à dados de crescimento de bovinos Hereford ponderando os pesos pelo inverso de sua variância em classes de 40 dias de idade. Modelos que descrevam corretamente o aumento da variância do erro de ajuste no início da curva de crescimento destes animais precisam ser melhor analisados.

Os diferentes critérios de comparação de qualidade de ajuste mostraram que dificilmente poderia se chegar a uma conclusão definitiva quanto ao melhor modelo, o que foi concluído anteriormente por OLIVEIRA et al., 2000 e BEHR et al., 2001. Porém, a análise dos resultados da função de comparação de Gelfand demonstrou que é possível detectar falhas pontuais e escolher um modelo baseado na qualidade de ajuste aos dados em diferentes partes da curva de crescimento, considerando os objetivos que se tem ao utilizar estes modelos.

Os componentes de (co)variâncias das estimativas dos parâmetros das diferentes funções confirmaram os resultados relatados por FORNI et al. (2007). Entretanto, no presente trabalho foram utilizadas amostras do conjunto completo de dados, selecionadas em função do número de pesagens, o que implica em selecionar animais que permaneceram nos rebanhos por maior tempo. A estimação dos componentes de (co)variâncias dos parâmetros dos diferentes modelos utilizando matrizes de parentesco com maior número de animais é recomendável para confirmar os resultados anteriormente apresentados.

Conclusões

Os modelos de Gompertz, Von Bertalanffy e Brody são adequados para estabelecer padrões médios de crescimento e predizer o peso adulto de fêmeas da raça Nelore. O modelo de Brody é mais preciso em predizer o peso ao nascimento destes animais.

As funções de crescimento avaliadas apresentam pequenas diferenças quanto à qualidade de ajuste, portanto, as predições em diferentes pontos da trajetória devem ser avaliadas para a escolha de alguma delas.

O aumento do número de animais no conjunto de dados que não atingiram a maturidade não prejudica a predição dos pesos adultos quando os parâmetros da curva de crescimento e seus componentes de (co)variâncias são estimados conjuntamente. O modelo hierárquico empregado no presente estudo pode ser utilizado para prever pesos à maturidade em rebanhos nos quais parte dos animais são eliminados antes da idade adulta.

REFERÊNCIAS

ALBUQUERQUE, L. G.; MEYER, K. Estimates of covariance functions for growth from birth to 630 days of age in Nelore cattle. **Journal of Animal Science**, v. 79, p. 2776-2789, 2001.

ARANGO, J. A.; VAN VLECK, L. D. Size of beef cows: early ideas, new developments. **Genetics and Molecular Research**, v. 1, n. 1, p. 51-63, 2002.

BELTRAN, J. J.; BUTTS Jr., W. T.; OLSON, T. A.; KOGER, M. Growth patterns of two lines of Angus cattle selected using predicted growth parameters. **Journal of Animal Science**, v. 70, p. 734-741, 1992.

BEHR, V.; HORNICK, J. L.; CABARAUX, J. F.; ALVAREZ, A.; ISTASSE, L. Growth patterns of Belgian Blue replacement heifers and growing males in commercial farms. **Livestock Production Science**, v. 71, p. 121-130, 2001.

BLASCO, A.; PILES, M; VARONA, L. A Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. **Genetics Selection and Evolution**, v. 35, p. 21-41, 2003.

BRODY, S. **Bioenergetics and growth**. New York: Reinhold Publishing Corp., 1945.

BROWN, J. E.; FITZHUGH, H. A. Jr.; CARTWRIGHT, T. C. A comparison of nonlinear models for describing weight-age relationships in cattle. **Journal of Animal Science**, v. 42, p. 810-818, 1976.

BULLOCK, K. D.; BERTRAND, J. K.; BENYSHEK, L. L. Genetic and environmental parameters for mature weight and other growth measures in Polled Hereford. **Journal of Animal Science**, v. 71, p. 1737-1741, 1993.

CARRIJO, S. M.; DUARTE, F. A. M. Description and comparison of growth parameters in Chianina and Nelore cattle breeds. **Genetics and Molecular Biology**, v. 22, 187-196, 1999.

CASELLA, G.; GEORGE, E. I. Explaining the Gibbs Sampler. **The American Statistician**, v. 46, p. 167-174, 1992.

CHIB, S.; GREENBERG, E. Understanding the Metropolis-Hastings algorithm. **The American Statistician**, v. 49, p. 327-335, 1995.

DeNISE, R. S. K.; BRINKS, J. S. Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. **Journal of Animal Science**, v. 61, p. 1431-1440, 1985.

FORNI, S.; PILES, M.; BLASCO, A.; VARONA, L.; OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, R. B.; ALBUQUERQUE, L. G. Analysis of beef cattle longitudinal data applying a non-linear model. **Journal of Animal Science**. 2007. In press.

FORNI, S.; PILES, M.; BLASCO, A.; VARONA, L.; OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, R. B.; ALBUQUERQUE, L. G. Genetic analysis of growth curve parameters applying a Von

Bertalanffy function to beef cattle longitudinal data. In: World Congress of Genetics Applied to Livestock Production, 8, 2006, Belo Horizonte. **Anais...** Belo Horizonte: 8WCGALP, 2006.

GARNERO, A. V.; MARCONDES, C. R.; BEZERRA, L. A. F.; OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, H. N. Parâmetros genéticos da taxa de maturação e do peso assintótico de fêmeas da raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 57, p. 652-662, 2005.

GELFAND, A.; DEY, D. K.; CHANG, H. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods (with discussion). **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 147 – 167.

GELMAN, A.; CARLIN, J. B.; STERN, H. S.; RUBIN, D. B. **Bayesian data analysis**. London: Chapman & Hall, 1995.

GELMAN, A.; RUBIN, D. B. Inference from iterative simulation using multiple sequences. **Statistical Science**, v. 7, p. 457-472, 1992.

GEYER, C. J. Practical Markov Chain Monte Carlo. **Statistical Science**, v. 7, p. 473-511, 1992.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments (with discussion). In: **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 169 – 193.

KAPS, M.; HERRING, W. O.; LAMBERSON, W. R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody growth curve and their relationships with weaning weight in Angus cattle. **Journal of Animal Science**, v. 78, p. 1436-1442, 2000.

LAIRD, A. K. Dynamics of relative growth. **Growth**, v. 29, p. 249-263, 1965.

LÔBO, R. B.; BEZERRA, L. A. F.; OLIVEIRA, H. N.; MAGNABOSCO, C. U.; ZAMBIANCHI, A. R.; ALBUQUERQUE, L. G.; BERGMANN, J. A. G.; SAINZ, R. D. **Avaliação Genética de Touros e Matrizes da Raça Nelore**. Ribeirão Preto: ANCP, 2005. 128 p.

LÓPEZ de TORRE, G.; CANDOTTI, J. J.; REVERTER, A.; BELLIDO, M. M.; VASCO, P.; GARCÍA, L. J.; BRINKS, J. S. Effects of growth parameters on cow efficiency. **Journal of Animal Science**, v. 70, p. 2668-2672, 1992.

MAZZINI, A. R. A.; MUNIZ, J. A.; AQUINO, L. H.; SILVA, F. F. Análise da curva de crescimento de machos Hereford. **Ciência Agrotécnica**, v. 27, p. 1105-1112, 2003.

NELDER, J. A. The fitting of a generalization of the logistic curve. **Biometrics**, v. 17, p. 89-110, 1961.

OLIVEIRA, H. N.; LÔBO, R. B.; PEREIRA, C. S. Comparação de modelos não-lineares para descrever o crescimento de fêmeas da raça Guzerá. **Pesquisa Agropecuária Brasileira**, v. 35, n. 9, p. 1843-1851, 2000.

RAFTERY, A. E.; LEWIS, S. How many iterations in the Gibbs sampler? In: **Bayesian Statistics 4**. Oxford: Oxford University Press, 1992. p. 763 – 773.

ROSA, A. N.; LÔBO, R. B.; OLIVEIRA, H. N.; BEZERRA, L. A. F.; BORJAS, A. R. Variabilidade genética do peso adulto de matrizes em um rebanho Nelore do Estado de São Paulo. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 29, p. 1706-1711, 2000.

SANTORO, R. S.; BARBOSA, S. B. P.; BRASIL, L. H. A.; SANTOS, E. S. Estimativas de parâmetros de curvas de crescimento de bovinos zebu, criados no estado de Pernambuco. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v. 34, n. 6, p. 2262-2279, 2005.

SORENSEN, D.; GIANOLA, D. **Likelihood, Bayesian, and MCMC methods in quantitative genetics**. London: Springer-Verlag, 2002.

SPIEGELHALTER, D. J.; BEST, N. G.; CARLIN, B. P.; van der LINDE, A. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society**, Series B, v. 64, p. 583-639, 2002.

VARONA, L.; MORENO, C.; GARCÍA CORTÉS, L. A.; ALTARRIBA, J. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. **Livestock Production Science**, v. 47, p. 201-209, 1997.

VON BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. **The Quarterly Review of Biology**, v. 32, p. 217-230, 1957.