



YHAN CARLOS ROJAS DE LA CRUZ

**ANÁLISE GENÉTICA DE CURVAS DE CRESCIMENTO DE
BOVINOS DA RAÇA BRAHMAN POR MÉTODOS DE DUAS
ETAPAS E DE ANÁLISE CONJUNTA**

LAVRAS – MG

2023

YHAN CARLOS ROJAS DE LA CRUZ

**ANÁLISE GENÉTICA DE CURVAS DE CRESCIMENTO DE BOVINOS DA RAÇA
BRAHMAN POR MÉTODOS DE DUAS ETAPAS E DE ANÁLISE CONJUNTA**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Estatística e Experimentação Agropecuária, para a obtenção do título de Mestre

Prof. Dr. Renato Ribeiro De Lima
Orientador

**LAVRAS – MG
2023**

Ficha catalográfica elaborada pelo Sistema de Geração de Ficha Catalográfica da Biblioteca Universitária da UFLA, com dados informados pelo(a) próprio(a) autor(a).

De La Cruz, Yhan Carlos Rojas.

Análise genética de curvas de crescimento de bovinos da raça Brahman por métodos de duas etapas e de análise conjunta / Yhan Carlos Rojas De La Cruz. - 2023.

58 p.

Orientador(a): Renato Ribeiro De Lima.

Dissertação (mestrado acadêmico) - Universidade Federal de Lavras, 2023.

Bibliografia.

1. Modelo hierárquico bayesiano. 2. Parâmetros genéticos. 3. Curvas de crescimento. I. De Lima, Renato Ribeiro. II. Título.

YHAN CARLOS ROJAS DE LA CRUZ

**ANÁLISE GENÉTICA DE CURVAS DE CRESCIMENTO DE BOVINOS DA RAÇA
BRAHMAN POR MÉTODOS DE DUAS ETAPAS E DE ANÁLISE CONJUNTA**

**GENETIC ANALYSIS OF GROWTH CURVES OF BRAHMAN CATTLE BY TWO-
STEP AND JOINT ANALYSIS METHODS**

Dissertação apresentada à Universidade Federal de Lavras, como parte das exigências do Programa de Pós-graduação em Estatística e Experimentação Agropecuária, para a obtenção do título de Mestre

APROVADA em 21 de Junho de 2023.

Prof. Dr. Antonio Policarpo Souza Carneiro UFV
Prof. Dr. Rilke Tadeu Fonseca de Freitas UFLA
Prof. Dr. Julio Silvio de Sousa Bueno Filho UFLA

Prof. Dr. Renato Ribeiro De Lima
Orientador

**LAVRAS – MG
2023**

*Aos meus pais, Marcelo e Zenaida,
a meus irmãos e às minhas já
falecidas avós, Nicolasa e Delfina.*

DEDICO

AGRADECIMENTOS

A Deus por ter me dado saúde, força e coragem para a realização deste trabalho.

Aos meus pais, Marcelo e Zenaida, e a todos os meus irmãos por fazerem meus dias felizes com o constante carinho, amor e atenção que me dão.

Ao professor Renato pela valiosa orientação, confiança, paciência e pelos ensinamentos transmitidos durante esta etapa da minha formação.

À professora Sarah (DZO-UFLA) pelo fornecimento dos dados.

Aos professores e funcionários do Departamento de Estatística da UFLA.

À OEA-GCUB por ter me dado a oportunidade de realizar o mestrado no Brasil.

A CAPES pela concessão da bolsa de estudos.

RESUMO

O objetivo deste estudo foi utilizar dois métodos de análise genética de curvas de crescimento (método de duas etapas e método baseado em uma abordagem hierárquica bayesiana chamado neste estudo como análise conjunta) sob o modelo não linear que melhor descreve o crescimento de bovinos da raça Brahman, com idade variando desde o nascimento até os 24 meses. Quatro modelos não lineares foram ajustados e comparados usando o coeficiente de determinação (R^2), desvio padrão residual (DPR), critério de informação de Akaike (AIC) e critério de informação bayesiano (BIC). A estimação dos componentes de variância dos parâmetros da curva pelo método de duas etapas foi realizada usando o método de máxima verossimilhança restrita (REML), com o software BLUPF90. Para o método de análise conjunta foram utilizados amostragem de Gibbs e Metropolis-Hasting implementados em um script desenvolvido no software R. A análise comparativa com base nos critérios de qualidade de ajuste revelou que o modelo de Gompertz foi o modelo mais adequado. Os valores de herdabilidade estimados pelo método de duas etapas foram 0,41, 0,09 e 0,65 para o peso assintótico (a), constante de integração (b) e taxa de maturação (k), respectivamente. Os valores correspondentes do método de análise conjunta foram 0,50, 0,51 e 0,52 para o peso assintótico, constante de integração e taxa de maturação, respectivamente. As estimativas de herdabilidade tenderam a ser maiores pelo método de análise conjunta do que aquelas obtidas pelo método de duas etapas, exceto para o parâmetro k . Os resultados obtidos revelam que o método de duas etapas apresentou uma variância residual superior à variância residual obtida pelo método de análise conjunta, o que pode produzir estimativas menos precisas dos parâmetros genéticos.

Palavras-chave: Modelo hierárquico bayesiano. Parâmetros genéticos. Curvas de crescimento. Gado de corte.

ABSTRACT

The objective of this study was to use two methods of genetic analysis of growth curve (two-step method and method based on a Bayesian hierarchical approach called in this study as joint analysis) under the non-linear model that best describes the growth of Brahman cattle, with ages ranging from birth to 24 months. Four nonlinear models were fitted and compared using the coefficient of determination (R^2), residual standard deviation (RSD), Akaike information criterion (AIC) and Bayesian information criterion (BIC). The estimation of the variance component of the curve parameters by the two-step method was performed considering the restricted maximum likelihood method (REML), by using the BLUPF90 software. For the joint analysis method, Gibbs Sampling and Metropolis-Hasting were implemented in the R software. Comparative analysis based on the goodness of fit criteria revealed that the Gompertz model turned out to be the most suitable model. The heritability values estimated by the two-step method were 0.41, 0.09 and 0.65 for parameters a , b , and k , respectively. The corresponding values of the joint analysis method were 0.50, 0.51 and 0.52 for the parameter a , b and k , respectively. The heritability estimates tended to be higher by the joint analysis method than those obtained by the two-step method, except for the parameter k . The obtained results reveal that the two-step method presented a residual variance superior of the obtained by using the joint analysis method. Then, less precise estimates of the genetic parameters can be obtained with this first method.

Keywords: Bayesian hierarchical model. Parameters genetics. growth curve. Beef cattle.

LISTA DE FIGURAS

Figura 1 - Mudanças nos parâmetros da curva de crescimento.....	16
Figura 2 - Representação gráfica da curva de crescimento estimada do animal com maior peso corporal obtida com a abordagem frequentista (linha preto) e bayesiano (linha vermelho).	39
Figura 3 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro a	50
Figura 4 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro b	50
Figura 5 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro k	51
Figura 6 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro a	51
Figura 7 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro b	52
Figura 8 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro k	52
Figura 9 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro a	53
Figura 10 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro b	53
Figura 11 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro k	54
Figura 12 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros a e b	54
Figura 13 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros a y k	55
Figura 14 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros b e k	55
Figura 15 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros a y b	56

Figura 16 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros a y k	56
Figura 17 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros b y k	57

LISTA DE TABELAS

Tabela 1 - Principais modelos não lineares usados na descrição do crescimento de bovinos de corte.....	15
Tabela 2 - Médias, desvios padrão e amplitude para dados de peso corporal em classes de idade diferente de bovinos da raça Brahman.....	27
Tabela 3 - Modelos de regressão não linear ajustados aos dados de peso-idade de bovinos da raça Brahman.	28
Tabela 4 - Médias e erros padrão das estimativas dos parâmetros, e resultados de avaliadores de ajuste baseado na taxa de convergência (C%), coeficiente de determinação (R^2), desvio padrão residual (DPR), AIC e BIC.....	39
Tabela 5 - Estimativas das variâncias genéticas e residuais dos parâmetros da curva de Gompertz pelo método de duas etapas e análise conjunta.....	41
Tabela 6 - Estimativas dos parâmetros genéticos dos parâmetros da curva de Gompertz pelo método de duas etapas e análise conjunta.....	43
Tabela 7 - Fator de dependência, valor de Z e Erro de Monte Carlo associados às densidades marginais posteriores das variâncias genéticas, ambientais e dos parâmetros genéticos dos parâmetros da curva de Gompertz.....	49

SUMÁRIO

1	INTRODUÇÃO	12
2	REFERENCIAL TEÓRICO	14
2.1	Modelos de crescimento	14
2.2	Análise genética de curvas de crescimento.....	18
2.2.1	Método de duas etapas	18
2.2.2	Método de análise conjunta	20
2.3	Inferência bayesiana.....	22
2.4	Métodos MCMC	23
3	MATERIAL E MÉTODOS	27
3.1	Dados utilizados	27
3.2	Curvas de crescimento avaliadas	27
3.3	Critérios para seleção de modelos.....	28
3.4	Método de duas etapas	29
3.4.1	Primeira etapa.....	30
3.4.2	Segunda etapa	30
3.5	Método de análise conjunta	31
3.5.1	Primeiro estágio: avaliação da variação entre pesos da mesma curva.....	32
3.5.2	Segundo estágio: avaliação da variação entre as curvas individuais.....	32
3.5.3	Terceiro estágio: inclusão da informação a priori dos parâmetros	33
3.5.4	Distribuição a posteriori conjunta	33
3.5.5	Distribuições condicionais a posteriori.....	34
3.5.6	Algoritmo de amostragem.....	35
3.6	Coeficiente de precisão.....	37
4	RESULTADOS E DISCUSSÃO	38
5	CONCLUSÕES.....	45
	REFERÊNCIAS.....	46
	APÊNDICE A – Diagnostico de convergência	49
	APÊNDICE B – Traços da convergência e densidades a posteriori	50

1 INTRODUÇÃO

Em bovinos de corte, o peso corporal é frequentemente registrado em diferentes idades para o mesmo indivíduo, o que é um exemplo típico de dados longitudinais, em que a característica de interesse é alterada gradual e continuamente ao longo do tempo. O termo curva de crescimento é utilizado como uma designação geral para esses dados e reflete as interrelações ao longo da vida entre o potencial inerente de um indivíduo para crescer e amadurecer em todas as partes do corpo (FITZHUGH, 1976).

O crescimento é uma característica economicamente importante e um melhor conhecimento dessa característica é necessário para otimizar as práticas de manejo, alimentação e melhoramento genético dos animais. Entre os diferentes modelos de curva de crescimento, os modelos não lineares são os mais aplicados. Esses modelos permitem interpretar e compreender os padrões de crescimento e os períodos de crescimento subjacentes ao metabolismo. Vários modelos não lineares (Brody, Logístico, Von Bertalanffy, Gompertz, etc) são amplamente utilizados para descrever a curva de crescimento (AGUDELO; CERÓN; RESTREPO, 2008). Os parâmetros de crescimento derivados desses modelos podem ser usados na interpretação da curva de crescimento e prever o peso dos animais. Além disso, é importante salientar que pesquisas anteriores mostraram que os parâmetros de crescimento são hereditários e responsivos aos programas de seleção de bovinos (FORNI et al., 2007; SILVA et al., 2010; VARONA et al., 1997), ovinos (CHANG et al., 2001) e de aves (GOTUZZO et al., 2019).

As estimativas dos parâmetros genéticos dos parâmetros dos modelos de crescimento frequentemente são obtidas por meio de uma metodologia tradicional, que considera duas etapas: a primeira etapa corresponde ao ajuste individual dos modelos não-lineares, de forma a obter um conjunto de estimativas dos parâmetros para cada animal e a segunda etapa corresponde à caracterização dessas estimativas como variáveis dependentes em um modelo linear misto, contendo efeitos ambientais e genéticos. Dessa forma, nessa segunda etapa, as estimativas dos parâmetros da função não linear da etapa anterior são consideradas como valores verdadeiros, quando na realidade não é esse o caso.

Uma dificuldade com a abordagem frequentista é que ela ignora os erros de ajuste da primeira etapa. Da mesma forma, as informações sobre parentes não são consideradas quando os parâmetros da curva de crescimento são estimados, ou seja, nem todas as informações são utilizadas e animais com poucos registros não podem ser incluídos na análise. Uma solução para o problema citado é o uso do método de análise conjunta considerando um modelo

hierárquico bayesiano em três estágios, como o descrito por VARONA et al. (1997). Essa metodologia permite a estimação simultânea dos parâmetros da curva, componentes de variância e covariância, bem como os parâmetros genéticos associados a eles.

Portanto, o objetivo deste estudo foi utilizar os métodos de duas etapas e o de análise conjunta para a estimação dos componentes de variância e parâmetros genéticos dos parâmetros do modelo não linear que melhor descreve o crescimento de bovinos de corte da raça Brahman.

2 REFERENCIAL TEÓRICO

Neste capítulo são apresentados os fundamentos teóricos utilizados para o desenvolvimento deste trabalho. Esta seção inicia apresentando os conceitos dos principais modelos de crescimento utilizados em bovinos de corte para posteriormente abordar os métodos de análise genética das curvas de crescimento e finaliza com os princípios da inferência bayesiana.

2.1 Modelos de crescimento

Uma curva de crescimento é a representação gráfica do peso dos animais em função da idade, geralmente representada em dias ou meses. Quando um conjunto de pesos é medido no mesmo indivíduo desde o nascimento até a maturidade, é possível modelar uma curva de peso em função da idade, para representar o crescimento. Normalmente, o gráfico do peso vivo em função da idade ou do tempo resulta em uma curva de crescimento sigmoidal característica, composta por três partes diferenciadas: uma fase inicial de aceleração, uma fase linear intermediária e uma fase final de desaceleração, que desaparece à medida que o animal atinge a maturidade (FRANCE; KEBREAB, 2008).

A inflexão do padrão de crescimento parece ocorrer em muitas espécies animais logo após a puberdade. A taxa de crescimento varia com a idade, aumentando durante a fase de aceleração até atingir um máximo na fase intermediária, quando é relativamente constante. Na última fase, a taxa de crescimento diminui de forma progressiva até aproximadamente zero, atingindo um platô final, quando o animal atinge o peso corporal maduro ou assintótico, mantendo um peso relativamente estável com alterações atribuídas à disponibilidade de alimento, às demandas do ciclo reprodutivo e à estação do ano.

As curvas de crescimento proporcionam diversas aplicações na produção animal, como avaliação da resposta a tratamentos distintos ao longo do tempo, análise da interação entre subpopulações (ou tratamentos) e tempo, e identificação de animais mais pesados em idades mais jovens dentro de uma população. Em geral, pode-se dizer que as curvas de crescimento são importantes para entender a evolução das fases de crescimento e as características específicas de um sistema de produção.

Uma forma de descrever as curvas de crescimento é por meio de modelos de regressão não linear. Os principais modelos não lineares que descrevem o crescimento dos animais de

forma mais adequada são o Brody, Gompertz, Von Bertalanffy e Logístico (Tabela 1). Assim como em outros procedimentos de ajuste de curvas, o objetivo na regressão não linear consiste em obter estimativas dos parâmetros que minimizem os resíduos, ou seja, mais especificamente a soma dos quadrados das distâncias dos pontos observados à curva (FRANCE; KEBREAB, 2008). A estimação desses parâmetros geralmente não tem uma solução analítica direta, sendo necessário um procedimento iterativo. Para isso, é necessário fornecer os valores iniciais atribuídos aos parâmetros a serem estimados, calcular a soma de quadrado do erro, e a cada passo é obtido um conjunto de estimativas atualizadas até o procedimento convergir para um vetor final de estimativas, obtendo-se a soma mínima de quadrados do erro.

Tabela 1 - Principais modelos não lineares usados na descrição do crescimento de bovinos de corte.

Modelo	Função	Número de parâmetros
Brody	$a(1 - b \cdot \exp(-kt))$	3
Gompertz	$a \cdot \exp(-b \cdot \exp(-kt))$	3
Von Bertalanffy	$a(1 - b \cdot \exp(-kt)^3)$	3
Logístico	$a(1 + b \cdot \exp(-kt))^{-1}$	3

Fonte: Do autor (2023).

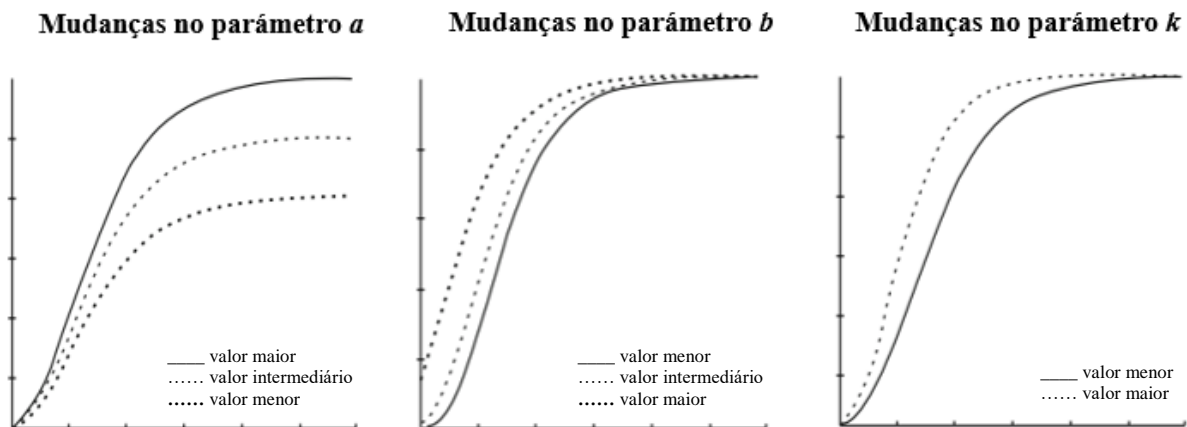
Considerando os modelos apresentados na Tabela 1, as interpretações dos componentes desses modelos de regressão não linear podem ser resumidas como descrito a seguir. O parâmetro a representa o peso assintótico, ou seja, quando a idade t tende ao infinito, que geralmente representa o peso adulto do animal. Esse peso não é o máximo que o animal atinge e sim o peso médio à maturidade, livre das flutuações devido aos efeitos climáticos ou disponibilidade de alimento. Deve-se salientar que o parâmetro a é o único cujas estimativas obtidas por diferentes modelos podem ser comparadas. Na figura 1 têm-se curvas de crescimento que diferem apenas no parâmetro a .

O parâmetro b ou constante de integração é utilizado para adequar o valor inicial do peso vivo, neste caso peso ao nascimento, fazendo com que a curva passe pela origem e ajuste a curva sigmoideal desde o nascimento até a idade adulta do animal. Este não possui interpretação biológica. Na figura 1 são apresentadas curvas de crescimento que diferem apenas no parâmetro b .

Por outro lado, o parâmetro k é uma função entre a taxa média de crescimento e o peso adulto do animal, normalmente referido como taxa de maturidade. A taxa de maturidade é uma

medida da velocidade com que o animal se aproxima do seu tamanho adulto. Valores baixos desse parâmetro sugerem que o animal é de maturação tardia e vice-versa. Na figura 1 têm-se curvas de crescimento que diferem apenas no parâmetro k .

Figura 1- Mudanças nos parâmetros da curva de crescimento.



Fonte: Modificada de BLASCO (2017)

Na equação de BRODY (1945), a é o valor de y conforme t tende ao infinito e b é uma constante de integração. Essa função caracteriza-se por descrever adequadamente a fase inicial do crescimento, sendo útil para animais que nascem a uma idade fisiológica relativamente tardia, como os bovinos.

A função proposta por Gompertz (LAIRD, 1965) para estudar leis de natalidade e mortalidade humanas é baseada no fato de que a taxa de crescimento relativo diminui exponencialmente. Esta função assume que a taxa de crescimento pós-natal aumenta monotonamente até atingir um máximo e depois diminui assintoticamente. A função de Gompertz é um sigmoide com um ponto de inflexão (que corresponde à taxa máxima de crescimento com a idade) e uma assíntota.

No caso da função de Von Bertalanffy (VON BERTALANFFY, 1957), a equação pode ser obtida a partir das taxas de anabolismo e catabolismo do animal, o que idealmente só poderiam ser obtidas por meio de experimentos de laboratório. O ponto de inflexão nesta função está situado em aproximadamente 30% do peso assintótico.

A curva logística, nomeada pela primeira vez por Verhulst em 1838, é uma curva sigmoide e simétrica em que o ponto de inflexão se encontra fixado no meio da curva. A aplicação da função logística para o estudo de crescimento de animais foi proposta por NELDER (1961).

Os modelos de crescimento são supostamente úteis porque apenas com alguns poucos parâmetros pode-se representar um fenômeno complexo como o crescimento. No entanto, BLASCO (1999) ressalta que, como a maioria dos modelos não lineares se ajusta bem aos dados observados, é comum encontrar diversos parâmetros cujo significado não é o mesmo, mas que descrevem o crescimento igualmente bem. Embora as letras utilizadas para designar cada um dos parâmetros coincidam nos diferentes modelos, podem existir variações quanto às suas interpretações. Por exemplo, em certos casos a interpretação dos parâmetros é imediata, mas em outros é necessário deduzir a equação para uma melhor compreensão de sua ligação com os fenômenos fisiológicos subjacentes.

Na literatura existem poucos estudos que descrevem o crescimento de bovinos da raça Brahman e praticamente todos eles encontraram uma tendência de melhor ajuste da função de Brody aos dados de crescimento dessa raça. CRISPIM et al. (2015), com o intuito de encontrar um modelo que descreva apropriadamente o crescimento de bovinos da raça Brahman até 24 meses de idade, ajustaram e compararam os modelos de Brody, Von Bertalanffy, Logístico, Gompertz e Richards. Esses autores encontraram que o modelo de Brody foi o que melhor se ajustou aos dados de peso-idade, sendo as estimativas dos seus parâmetros de 520,32, 0,92 e 0,06 para o peso assintótico, constante de integração e taxa de maturação, respectivamente.

AMRULLAH et al. (2019) descreveram o crescimento de fêmeas Brahman usando os modelos de Brody, Von Bertalanffy, Logístico e Gompertz. Os autores relataram que o modelo de Brody foi o mais adequado para descrever o crescimento das fêmeas e que os modelos Logístico e Gompertz foram os mais adequados para prever o peso adulto dos animais. As estimativas dos parâmetros do modelo Brody foram de 507,19, 0,92 e 0,03 para o peso assintótico, constante de integração e taxa de maturação, respectivamente.

MIGUEL et al. (2012) estudaram o crescimento de machos Brahman castrados nascidos em duas estações (seca e chuvosa) usando os modelos de Brody, Von Bertalanffy, Logístico, Gompertz e Richards. Os resultados encontrados por esses autores mostraram que o modelo de Brody foi o melhor para estimar o peso ao nascimento, peso ao desmame e o peso adulto. Ao mesmo tempo, também encontraram que os modelos Von Bertalanffy, Logístico, Gompertz e Richards superestimaram o peso ao nascimento e o peso ao final da engorda e subestimaram o peso ao desmame e peso adulto para ambas as épocas de nascimento.

2.2 Análise genética de curvas de crescimento

Os parâmetros da curva de crescimento de maior importância nos programas de melhoramento genético são o peso assintótico (a) e a taxa de maturação (k), que representam, o peso na idade adulta e a medida de precocidade, respectivamente. Segundo FORNI et al. (2007), o interesse no parâmetro a decorre da impossibilidade de mensurar o peso de todos os animais na idade adulta, uma vez que o peso ao abate é atingido antes da maturidade. Com relação ao parâmetro k , uma maturação menos tardia é uma característica desejável na produção de bovinos de corte, pois representa uma diminuição no tempo que o animal precisa para atingir as características desejáveis para o abate, melhorando assim a taxa de retorno da atividade pecuária (FITZHUGH, 1976).

Como o peso adulto e a taxa de maturação correspondem a características que são afetadas por efeitos genéticos e ambientais podem ser obtidas as estimativas dos seus componentes de variância e covariância. A partir dessas estimativas obtém-se os parâmetros genéticos, tais como as correlações e herdabilidades para cada parâmetro da curva. A herdabilidade (h^2) de uma característica quantitativa é definida como a razão entre a variância genética aditiva e a variância fenotípica dessa característica (FALCONER; MACKAY, 1996). A herdabilidade indica qual proporção da variação fenotípica total se deve à variação genética entre os indivíduos, portanto, é extremamente importante para a predição do grau de resposta à seleção (ganho genético) nos programas de melhoramento. Outro parâmetro genético importante é a correlação genética, que é a correlação entre os valores genéticos aditivos de duas características. Estamos interessados em conhecer a correlação genética por que se fizermos a seleção por uma característica, estamos interessados em saber como as outras características geneticamente correlacionadas serão modificadas. Dentre os métodos disponíveis para a estimação dos componentes de variância dos parâmetros da curva de crescimento, destacam-se os métodos de duas etapas e de análise conjunta, os quais foram utilizados no presente estudo.

2.2.1 Método de duas etapas

Grande parte dos trabalhos que estimaram os parâmetros genéticos dos parâmetros das curvas de crescimento em diferentes espécies animais utilizam o método tradicional de duas

etapas. Segundo BLASCO (2017) o método típico de análise genética de curvas de crescimento envolve as seguintes etapas:

Primeira etapa: ajustar curvas de crescimento individuais para cada animal usando um modelo não linear no qual a variância residual é considerada constante.

Segunda etapa: considerar as estimativas dos parâmetros do modelo não linear, a , b e k de cada animal como se fossem valores verdadeiros (valores fenotípicos) e estimar os componentes de variância mediante o ajuste de um modelo animal multicaracterística contendo efeitos genéticos e ambientais.

Pode-se notar que nessa segunda etapa, as estimativas dos parâmetros do modelo de crescimento ajustado na etapa anterior são consideradas como valores verdadeiros, quando na realidade não é esse o caso. Assim, os erros de estimação gerado na primeira etapa não são levados em conta na segunda etapa. Além disso, essa abordagem tradicional não utiliza todas as informações disponíveis, pois a informação de parentesco e de indivíduos que pertencem ao mesmo efeito sistemático não são considerados no ajuste do modelo não linear na primeira etapa (VARONA et al., 1997).

CRISPIM et al. (2015) descreveram o crescimento de bovinos da raça Brahman usando as funções de Brody, Gompertz, Von Bertalanffy e Logística. Com base na metodologia de duas etapas e considerando as estimativas dos parâmetros do modelo Brody como valores verdadeiros, os autores encontraram estimativas de herdabilidade de 0,23, 0,41 e 0,31 para os parâmetros a , b e k , respectivamente. Adicionalmente, obtiveram uma correlação genética de -0,84 entre os parâmetros a e k , de 0,78 entre os parâmetros a e b e de -0,88 entre os parâmetros b e k .

Utilizando a metodologia de duas etapas, GARNERO et al. (2005) estudaram o crescimento de fêmeas Nelore usando as funções de Brody, Gompertz, Von Bertalanffy e Logística, e obtiveram herdabilidades que variaram de 0,39 a 0,42 para o parâmetro a , e de 0,39 a 0,42 para o parâmetro k . Isso os levou a concluir que os parâmetros a e k poderiam ser incorporados em um índice de seleção. Esses autores também obtiveram correlações genéticas negativas entre os parâmetros a e k que variaram de -0,69 a -0,49.

LOPES et al. (2012) estudaram curvas de crescimento de bovinos Nelore Mocho, considerando as funções de Brody, Von Bertalanffy, Gompertz e Logístico. Estes autores encontraram que as estimativas médias das herdabilidades foram de 0,21 e 0,25, para os parâmetros a e k da função Von Bertalanffy, respectivamente. Ademais, também obtiveram uma correlação genética negativa (-0,57) entre ambos parâmetros. Os autores indicam que esses

parâmetros podem ser utilizados como critérios de seleção e que a seleção por animais precoces (k) pode resultar em animais com menor peso (a).

Por outro lado, DOMÍNGUEZ-VIVEROS et al. (2017) ajustaram a função de crescimento de Brody aos dados de peso-idade de bovinos de raça Tropicarne no México e estimaram a herdabilidade dos parâmetros a (0,23) e k (0,30), com correlação genética negativa de -0,54 entre os dois parâmetros. A partir das estimativas obtidas, estes autores sugerem que estes parâmetros podem ser incorporados num programa de melhoramento genético.

FELIPE et al. (2022) ajustaram e compararam os modelos não lineares de Brody, Von Bertalanffy, Logístico e Gompertz para descrever o crescimento de bovinos Nelore Mocho e estimaram os componentes de variância associados aos parâmetros do melhor modelo usando o método do amostrador de Gibbs. Os resultados mostraram herdabilidade baixa para os parâmetros a e b (0,11 e 0,16, respectivamente) e moderada para o parâmetro k (0,30). Da mesma forma, obtiveram, uma correlação genética negativa e alta entre os parâmetros a e k (-0,91) da função de Brody.

Como pode ser visto, todos os estudos citados anteriormente utilizaram o método de duas etapas na análise genética de curvas de crescimento e, portanto, não consideraram os erros de estimação ao estimar os componentes de variância dos parâmetros da curva. Uma solução a este problema é utilizar o método de análise conjunta, baseado num modelo hierárquico bayesiano.

2.2.2 Método de análise conjunta

O método de análise conjunta está baseado no uso de um modelo hierárquico bayesiano. Um modelo hierárquico é aquele que especifica estágios, com cada estágio sendo construído sobre outro. Segundo GIANOLA (2002), esse modelo consiste em uma série de especificações funcionais aninhadas, juntamente com uma série de suposições sobre as distribuições associadas. A vantagem da construção de um modelo em estágios é que cada um pode ser relativamente simples e de fácil entendimento, enquanto um único modelo pode ser mais complexo.

Os modelos de crescimento se encaixam naturalmente em uma estrutura hierárquica. No primeiro estágio temos nossa função de crescimento escolhida para a qual cada indivíduo tem seus próprios parâmetros, θ_i . Em seguida, modelamos θ_i como uma amostra de alguma distribuição populacional. Essa distribuição forma nosso segundo estágio. Os θ_i não são

quantidades observáveis, mas podemos usar os dados, y , para estimá-los e definir aspectos de sua distribuição populacional. Os parâmetros que definem a distribuição da população são novamente variáveis aleatórias, para as quais atribuímos distribuições a priori com base em outros parâmetros, conhecidos como hiperparâmetros (GILG, 2000).

WAKEFIELD e SMITH (1994) foram os primeiros a descrever uma análise bayesiana hierárquica de modelos lineares e não lineares e a apresentar sua implementação por meio do amostrador de Gibbs, focando o estudo nas variâncias e covariâncias residuais entre os parâmetros das curvas. Posteriormente, VARONA et al. (1997) generalizaram o procedimento de WAKEFIELD e SMITH (1994), abordando a análise de variáveis biológicas subjacentes de qualquer função não linear, pela inclusão da matriz de parentesco, considerando, assim, as variâncias e covariâncias genéticas e residuais. O processo de estimação utilizando o método de análise conjunta baseado num modelo hierárquico bayesiano consiste nos seguintes estágios: **Primeiro estágio:** avaliação da variação entre os pesos do mesmo indivíduo assumindo que a curva de crescimento individual é descrita por uma função não linear.

Segundo estágio: avaliação da variação entre as curvas individuais, assumindo que os parâmetros da curva são descritos por um modelo linear misto que contém efeitos genéticos e ambientais.

Terceiro estágio: atribuição de distribuições a priori a todos os parâmetros desconhecidos.

A abordagem hierárquica bayesiana permite a inclusão da informação dos efeitos ambientais sistemáticos, das relações de parentesco entre animais e das correlações com outras características, na estimação de parâmetros genéticos e fatores não genéticos dos parâmetros de modelos lineares ou não lineares, inerentes a processos produtivos longitudinais, tais como a curva de lactação e a curva de crescimento (VARONA et al., 1997).

No estudo de curvas de crescimento de bovinos de corte da raça Nelore utilizando a análise conjunta por meio de um modelo não linear, FORNI et al. (2007) avaliaram os parâmetros do modelo de von Bertalanffy, em um procedimento hierárquico bayesiano, e estimaram a distribuição a posteriori conjunta dos parâmetros da curva, seus componentes de variância e covariância e os efeitos genéticos aditivos e sistemáticos que os afetam. Os autores relataram estimativas médias a posteriori de herdabilidade de 0,52, 0,03 e 0,06 para os parâmetros da curva a , b e k , respectivamente. A estimativa média a posteriori da correlação genética entre os parâmetros a e b , a e k e b e k foi de -0,38, 0,82 e -0,24, respectivamente.

Utilizando a mesma metodologia de estimação em bovinos machos e fêmeas da raça Nelore com idade variando desde o nascimento até os 500 dias, SILVA et al. (2010), obtiveram

as distribuições marginais a posteriori dos parâmetros da função von Bertalanffy e dos seus componentes de variância. Esses autores relataram estimativas médias de herdabilidade de 0,21 e 0,14 para os parâmetros a e k , respectivamente. Junto com isso, encontraram uma correlação genética praticamente nula (0,02) entre os dois parâmetros. Finalmente, os autores indicaram que os esses parâmetros poderiam ser usados para fins de seleção.

Com a finalidade de comparar os métodos de duas etapas e o de análise conjunta VARONA et al. (1999) realizaram um estudo de simulação considerando um modelo de von Bertalanffy. Os autores observaram deficiências associadas ao método de duas etapas, que produziu estimativas viesadas de variâncias residuais e herdabilidades subestimadas. Estimativas viesadas de correlações genéticas e principalmente residuais também foram observadas. Praticamente todas as correlações foram negativas e de baixa magnitude enquanto os valores das correlações estabelecidas na simulação foram todos nulos. Além disso, esses autores observaram que as deficiências do método de duas etapas tornaram-se mais evidentes quando a quantidade de informação por indivíduo era menor.

Outros autores também utilizaram a abordagem hierárquica bayesiana em curvas de lactação de vacas (JAMROZIK; GIANOLA; SCHAEFFER, 2001) e de ovelhas (CHANG et al., 2001) e em curvas de crescimento de coelhos (BLASCO; PILES; VARONA, 2003; PILES et al., 2003) e codornas (GOTUZZO et al., 2019).

2.3 Inferência bayesiana

A escola bayesiana foi, na prática, instituída pelo aristocrata e político francês Marquis Pierre-Simon Laplace através de várias obras publicadas de 1774 a 1812, e teve um papel preponderante na inferência científica durante o século XIX. No entanto, antes de Laplace, e aparentemente sem seu conhecimento, um artigo póstumo atribuído a um obscuro clérigo, o reverendo Thomas Bayes, foi apresentado na Royal Statistical Society em Londres, formalizando o mesmo princípio de inferência. O trabalho de Fisher sobre a verossimilhança na década de 1920 e o da escola frequentista nas décadas de 1930 e 1940 fizeram à escola bayesiana quase desaparecer, até que um renascimento começou em meados da década de 1950 (BLASCO, 1998), com grande desenvolvimento até os dias atuais.

Na abordagem bayesiana, um parâmetro não é uma constante desconhecida, mas uma variável aleatória à qual podemos associar uma distribuição de probabilidade a priori, que reflete nosso conhecimento do problema. A inferência a respeito de seus possíveis valores é

obtida aplicando o cálculo de probabilidades para combinar as informações iniciais (distribuição a priori) com as informações da amostra (verossimilhança) e, assim, obter a distribuição do parâmetro condicionada à informação disponível (distribuição a posteriori).

Na inferência bayesiana supõe-se que, antes de tomar a amostra, certa informação esteja disponível sobre o parâmetro e esta é representada por uma distribuição a priori. Em seguida, a amostra $\mathbf{X} = (x_1, \dots, x_n)$ é tomada, e a probabilidade de obter a amostra para cada valor possível do parâmetro é dada pela função densidade conjunta das observações $f(\mathbf{X}|\theta)$. Assim, quando a amostra é observada, $f(\mathbf{X}|\theta) = \ell(\theta|\mathbf{X})$, é a função de verossimilhança. Portanto, a partir do momento que se opta por uma distribuição a priori, $p(\theta)$, seja ela informativa ou não, e obtém-se a função de verossimilhança, $\ell(\mathbf{X}|\theta)$, torna-se possível, por meio do Teorema de Bayes, obter a distribuição a posteriori de θ , $p(\theta|\mathbf{X})$, de forma que qualquer conclusão é feita a partir dessa distribuição (BOX; TIAO, 1973). A combinação das duas informações para obter a distribuição a posteriori é representada pelo seguinte teorema:

$$p(\theta|\mathbf{X}) \propto \ell(\mathbf{X}|\theta)p(\theta),$$

ou seja, *Posteriori* \propto *Verossimilhança* x *Priori*, em que \propto indica a proporcionalidade.

A distribuição a posteriori contém todas as informações necessárias para realizar inferências sobre o parâmetro desconhecido. Consequentemente, uma vez obtida a distribuição marginal a posteriori do parâmetro, o problema de estimação é resolvido de forma automática e simples.

No melhoramento genético animal, os métodos bayesianos foram introduzidos por Daniel Gianola na década de 1980, mas levaram a integrais complicadas que não podiam ser resolvidas mesmo com métodos aproximados. A redescoberta de métodos numéricos que compõem os denominados Métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) possibilitaram a superação desse problema e a utilização de métodos bayesianos, o que levou ao seu alto desenvolvimento e extensão no melhoramento genético animal (BLASCO, 2017).

2.4 Métodos MCMC

Os Métodos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) são uma família de métodos iterativos baseados em simulação probabilística, que produzem uma cadeia de Markov

da distribuição de interesse como sua única distribuição estacionária. Os métodos MCMC fornecem uma alternativa pela qual amostramos diretamente a posteriori e obtemos estimativas amostrais das quantidades de interesse, realizando assim a integração implicitamente, ou seja, com ele obtemos um conjunto de números amostrais aleatórios extraídos de uma função de densidade de probabilidade, ao invés de usar a expressão matemática dessa função. Diante disso, os métodos MCMC tem desfrutado de um enorme aumento de interesse nos últimos anos.

Os métodos MCMC são computacionalmente intensivos, nos quais uma cadeia estocástica dos valores dos parâmetros é gerada de maneira que, após um número de iterações, chamado aquecimento (do inglês *burn-in*), os valores dessa cadeia assumem-se serem amostras de uma distribuição de probabilidade específica. Essas cadeias podem ser construídas de várias formas, normalmente por meio dos métodos de amostragem de Gibbs (GEMAN; GEMAN, 1984) e de Metropolis- Hasting (HASTINGS, 1970), utilizados neste estudo.

Gibbs Sampler (Amostrador de Gibbs)

O amostrador de Gibbs é um algoritmo para aproximar uma distribuição multivariada tomando amostras apenas de distribuições univariadas. O valor disso com a inferência bayesiana, é que torna relativamente fácil amostrar de uma distribuição a posteriori multivariada, mesmo quando o número de parâmetros envolvidos é muito grande.

Consiste essencialmente em simular iterativamente a partir da distribuição condicional de um componente do vetor aleatório a ser simulado dado os valores atuais dos outros componentes (RAFTERY; LEWIS, 1992).

Suponhamos que uma distribuição a posteriori tenha a função densidade $f(\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_p)$ com os p parâmetros $\theta_1, \theta_2, \dots, \theta_p$. Seja $f(\theta_i | \theta_1, \dots, \theta_{i-1}, \theta_{i+1}, \dots, \theta_p)$ a função densidade condicional para o parâmetro θ_i , dado os valores dos outros parâmetros. A dificuldade, então, é gerar um grande número de amostras aleatórias a partir da distribuição a posteriori para aproximar tanto a própria distribuição quanto a distribuição de várias funções dos parâmetros. Segundo MANLY (2007), isso é feito escolhendo valores iniciais $\{\theta_1(0), \theta_2(0), \dots, \theta_p(0)\}$ para os p parâmetros e, em seguida, alterando-os um a um selecionando novos valores da seguinte maneira:

$$\theta_1(1) \text{ é escolhido de } f(\theta_1 | \theta_2(0), \theta_3(0), \dots, \theta_p(0))$$

$$\theta_2(1) \text{ é escolhido de } f(\theta_2 | \theta_1(1), \theta_3(0), \dots, \theta_p(0))$$

$$\theta_3(1) \text{ é escolhido de } f(\theta_3 | \theta_1(1), \theta_2(1), \theta_4(0), \dots, \theta_p(0))$$

•
•
•

$\theta_p(1)$ é escolhido de $f(\theta_p|\theta_1(1), \theta_2(1), \dots, \theta_{p-1}(1))$

Nesse estágio, todos os valores arbitrários foram substituídos, o que completa um ciclo do algoritmo. O processo é então repetido várias vezes para gerar a sequência $\{\theta_1(1), \theta_2(1), \dots, \theta_p(1)\}, \{\theta_1(2), \theta_2(2), \dots, \theta_p(2)\}, \dots, \{\theta_1(N), \theta_2(N), \dots, \theta_p(N)\}$, que é chamada de cadeia de Markov, uma vez que, a cada passo do algoritmo, a alteração feita depende só dos valores atuais de θ , em vez de qualquer valor anterior.

Então, para obter amostras aleatórias por meio do algoritmo *Gibbs Sampler*, deve-se basicamente ter as distribuições univariadas de cada parâmetro condicionadas aos demais parâmetros e funções que permitam extrair amostras aleatórias dessas distribuições condicionais. Quando temos distribuições condicionais que são representadas por funções desconhecidas, outros métodos MCMC, como o algoritmo de Metropolis-Hastings podem ser utilizados.

Metropolis-Hastings (MH)

O algoritmo de Metropolis-Hastings consiste em dois estágios, geração e seleção. Esse algoritmo extrai amostras a partir de uma distribuição proposta, que são aceitas ou rejeitadas por meio de um critério probabilístico imposto pelo pesquisador. Se $f(\theta)$ é a distribuição proposta, θ^n é o valor de θ na iteração n , θ^{n+1} é o valor na próxima iteração, e θ^* é um valor possível de θ , denominamos a $q(\theta^n, \theta^*)$ como a função de probabilidade de transição tal que $q(\theta^n, \theta^*) = \Pr[\text{gerar } \theta^* | \theta^n]$. Depois de obter uma amostra θ^* de $q(\theta^n, \theta^*)$, a razão r , é calculada.

$$r = r(\theta^n, \theta^*) = \begin{cases} \min \left[\frac{f(\theta^*)q(\theta^n, \theta^*)}{f(\theta^n)q(\theta^n, \theta^*)}, 1 \right], & \text{si } f(\theta^n)q(\theta^n, \theta^*) > 0 \\ 1, & \text{si } f(\theta^n)q(\theta^n, \theta^*) \leq 0 \end{cases}$$

Então, as seguintes desigualdades são estabelecidas

$$\theta^{n+1} = \theta^* \text{ com probabilidade } r$$

$$\theta^{n+1} = \theta^n \text{ com probabilidade } 1 - r$$

Em resumo, um ciclo do algoritmo Metropolis-Hastings consiste nas seguintes etapas:

- (1) Uma amostra de θ^* é obtida de $q(\theta^n, \theta^*)$;
- (2) Calcula-se a razão r ;
- (3) Um valor amostral, u , é obtida de uma distribuição Uniforme (0,1);
- (4) Se $r \geq u$, $\theta^{n+1} = \theta^*$; se $r < u$, $\theta^{n+1} = \theta^n$.

Um ciclo do Metropolis-Hastings consiste nas etapas 1 a 4 e gera uma amostra de θ . Deve-se ressaltar que no passo 2, $f(\theta)$ precisa ser especificada apenas como uma constante multiplicativa o que representa uma grande vantagem do algoritmo, pois as constantes se anulam no cálculo da razão (WANG, 1998).

Convergência

Os métodos MCMC são uma ferramenta poderosa para realizar análises bayesianas. No entanto, deve-se avaliar a convergência das cadeias após um certo número de iterações. Dentre os métodos de diagnóstico de convergência mais usuais, destacamos o de RAFTERY e LEWIS (1992) e o de GEWEKE (1992), os quais foram utilizados neste trabalho.

O critério de GEWEKE (1992) é fundamentado em técnicas de análise espectral, e fornece um diagnóstico para a ausência de convergência. Este propõe o diagnóstico de convergência para Cadeias de Markov baseados no teste de igualdade de médias da primeira e última parte da Cadeia de Markov, geralmente dos primeiros 10% e dos últimos 50%.

O critério de RAFTERY e LEWIS (1992) fornece estimativas do número de iterações necessárias para se obter a convergência, do número de iterações iniciais que devem ser descartadas (*burn-in*) e da distância mínima de uma iteração à outra para se obter uma amostra independente (*thin*). Esses valores são calculados mediante especificações para garantir que um quantil de uma determinada função seja estimado com uma precisão predefinida. Uma revisão comparativa de diversos testes de diagnóstico pode-se encontrar em COWLES e CARLIN, (1996) e NOGUEIRA et al. (2004) .

3 MATERIAL E MÉTODOS

Nesta seção são apresentados a descrição dos dados de peso-idade utilizados, os modelos não lineares ajustados e os métodos de estimação dos componentes de variância associados aos parâmetros do modelo não linear.

3.1 Dados utilizados

Os dados de pesagens ao longo do tempo utilizados neste trabalho foram oriundos de uma base de dados da Casa Branca Agropastoril. Correspondem a pesos de machos e fêmeas de bovinos de corte da raça Brahman, com idade variando desde o nascimento até os 24 meses e nascidos entre os anos de 2008 e 2016. O resumo contendo a estatística descritiva dos dados de peso corporal é mostrado na Tabela 2.

Tabela 2 - Médias, desvios padrão e amplitude para dados de peso corporal em classes de idade diferente de bovinos da raça Brahman.

Classe (dias)	Média	DP	mínimo	máximo
0-180	119.1	48.76	40	258
181-360	267.8	71.60	130	540
361-540	379.4	100.58	172	628
541-730	461.5	114.86	273	766

Fonte: Do autor (2023).

Um total de 1110 medições de peso corporal de 185 animais foi utilizado. Para que o ajuste dos modelos de crescimento não fosse comprometido por irregularidades das pesagens dos dados, foram usados um mesmo número de dados (seis pesagens) para cada animal, conforme considerado por CRISPIM et al. (2015) e SILVA et al. (2010).

3.2 Curvas de crescimento avaliadas

No ajuste das curvas de crescimento foram considerados quatro dos modelos não lineares mais utilizados (Brody, Logístico, Von Bertalanffy e Gompertz), cujas parametrizações estão apresentadas na Tabela 2. O ajuste foi feito utilizando o algoritmo Gauss-Newton, implementado na função *nls* do software R (R Core Team, 2021).

Tabela 3 - Modelos de regressão não linear ajustados aos dados de peso-idade de bovinos da raça Brahman.

Modelo	Função	Número de parâmetros
Brody	$y_t = a(1 - b \exp^{-kt})$	3
Logístico	$y_t = a(1 + b \exp^{-kt})^{-1}$	3
Von Bertalanffy	$y_t = a(1 - b \exp^{-kt})^3$	3
Gompertz	$y_t = a \exp(-b \exp^{-kt})$	3

y_t : peso corporal; t : idade em dias; a : peso assintótico; b : parâmetro de integração; k : taxa de maturação

Fonte: Do autor (2023).

3.3 Critérios para seleção de modelos

Quando lidamos com vários modelos, surge a questão de como encontrar o melhor modelo entre os modelos ajustados. Portanto, com o objetivo de determinar o modelo não linear que melhor descreve o crescimento da população de bovinos Brahman estudada, os seguintes critérios de qualidade de ajuste foram utilizados: taxa de convergência (C%), coeficiente de determinação (R^2), desvio padrão residual (DPR), critério de informação de Akaike (AIC) e critério de informação bayesiano (BIC). O R^2 , DPR, AIC e BIC foram calculados para cada animal levando em consideração as estimativas dos parâmetros individuais (a , b e k) postuladas como desvios da curva de crescimento da população (CRISPIM et al., 2015).

Coefficiente de determinação (R^2)

O coeficiente de determinação (R^2) é uma medida que indica o quanto da variação dos dados é explicada pelo modelo. Varia entre 0 e 1 onde 1 indica um perfeito ajuste do modelo aos dados, ou seja, os valores preditos são iguais aos valores observados. Existem várias formas de calcular o R^2 . Duas maneiras recomendadas para modelos não lineares são: o quadrado da correlação entre valores preditos e observados e o R^2 para a média geral.

$$R^2 = 1 - \frac{SQR_{\hat{y}}}{SQR_{\bar{y}}}$$

em que $SQR_{\hat{y}}$ é a soma de quadrados dos resíduos do modelo não linear e $SQR_{\bar{y}} = (n - 1)s^2$ é a soma de quadrados de um modelo com apenas o intercepto (média).

Desvio padrão residual (DPR)

O DPR indica a distância entre os valores preditos e observados, é calculado da seguinte maneira:

$$\text{DPR} = \sqrt{\frac{\text{SQR}}{n - p}},$$

em que SQR é a soma de quadrados dos resíduos, n é o número total de observações e p é o número de parâmetros do modelo. Um menor valor dele indica que o modelo apresenta um melhor ajuste.

Critério de informação de Akaike e Bayesiano (AIC e BIC)

Outra abordagem para a seleção de modelos envolve o cálculo dos valores AIC e BIC para cada modelo separadamente:

$$\begin{aligned} \text{AIC} &= -2\text{LogL} + 2p, \\ \text{BIC} &= -2\text{LogL} + p\text{Log}n, \end{aligned}$$

em que L e p são a verossimilhança e o número de parâmetros do modelo, respectivamente, e n é o número de observações. Para ambos critérios estatísticos, um valor mais baixo indica um modelo preferível. O BIC difere do AIC apenas no segundo termo, que depende do número de observações.

3.4 Método de duas etapas

Nesta seção é apresentado o processo de estimação da metodologia clássica de análise genética de curvas de crescimento.

3.4.1 Primeira etapa

Na primeira etapa do método tradicional, o modelo não linear foi ajustado independentemente para cada animal. Nesta etapa os efeitos residuais foram considerados independentes entre os indivíduos e normalmente distribuídos com media 0 e variância σ_e^2 .

O ajuste individual do modelo não linear foi feito usando o método iterativo dos mínimos quadrados não lineares a través do algoritmo Gauss-Newton implementado na função *nls* do software R (R Core Team, 2021).

3.4.2 Segunda etapa

Na segunda etapa, os componentes de variância para os parâmetros do modelo não linear foram estimados usando o método de máxima verossimilhança restrita (REML) (PATTERSON; THOMPSON, 1971), levando em conta um modelo animal de três características utilizando o software BLUPF90 (MISZTAL et al., 2022). As herdabilidades e correlações genéticas foram obtidas a partir das estimativas dos componentes de variância e covariância. Um efeito fixo de grupo contemporâneo foi definido considerando os fatores de sexo, estação e ano de nascimento.

O modelo animal de três características foi descrito da seguinte forma:

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \boldsymbol{\epsilon},$$

em que \mathbf{y} é o vetor de observações (a , b y k estimativas para cada animal), $\boldsymbol{\beta}$ é o vetor de efeitos fixos (grupo contemporâneo), \mathbf{u} é o vetor de efeitos genéticos aditivos, \mathbf{X} e \mathbf{Z} são as matrizes de incidência para efeitos fixos e aleatórios, respectivamente, e $\boldsymbol{\epsilon}$ é o vetor de efeito aleatório residual. Foi assumido que $\mathbf{u} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$ e $\boldsymbol{\epsilon} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R} \otimes \mathbf{I}_N)$, em que \otimes é uma operação de produto de Kronecker, \mathbf{G} e \mathbf{R} são as matrizes de variâncias e covariâncias genéticas e residuais, respectivamente, \mathbf{A} é a matriz de parentesco e \mathbf{I}_N é uma matriz identidade, sendo N o número total de observações.

As herdabilidades para os três parâmetros (características) da curva de crescimento foram calculadas da seguinte forma:

$$h^2 = \frac{\sigma_u^2}{\sigma_p^2},$$

em que h^2 é a herdabilidade, σ_u^2 é a variância genética aditiva e σ_p^2 é a variância fenotípica.

As correlações genéticas foram obtidas por:

$$r_{G_{12}} = \frac{COV_{u(1,2)}}{\sigma_{u1} \cdot \sigma_{u2}}, r_{G_{13}} = \frac{COV_{u(1,3)}}{\sigma_{u1} \cdot \sigma_{u3}}, r_{G_{23}} = \frac{COV_{u(2,3)}}{\sigma_{u2} \cdot \sigma_{u3}},$$

e as ambientais por:

$$r_{r_{12}} = \frac{COV_{r(1,2)}}{\sigma_{r1} \cdot \sigma_{r2}}, r_{r_{13}} = \frac{COV_{r(1,3)}}{\sigma_{r1} \cdot \sigma_{r3}}, r_{r_{23}} = \frac{COV_{r(2,3)}}{\sigma_{r2} \cdot \sigma_{r3}},$$

em que r_G e r_r são as correlações genéticas e ambientais; $COV_{u(1,2)}$, $COV_{u(1,3)}$, $COV_{u(2,3)}$, são as covariâncias genéticas; $COV_{r(1,2)}$, $COV_{r(1,3)}$, $COV_{r(2,3)}$ são as covariâncias ambientais entre as estimativas dos parâmetros do modelo ajustado, σ_{u1} , σ_{u2} , σ_{u3} são os desvios padrão genéticos; σ_{r1} , σ_{r2} , σ_{r3} são os desvios padrão residuais dos três parâmetros (características) do modelo de crescimento selecionado. Nessas definições, os subscritos 1, 2 e 3 referem-se, respectivamente, às estimativas dos parâmetros a , b e k .

3.5 Método de análise conjunta

Para o método de análise conjunta, um modelo hierárquico bayesiano em três estágios foi usado na estimação conjunta dos parâmetros da curva de crescimento e seus respectivos componentes de variância e covariância. No primeiro estágio foi assumido que a curva de crescimento individual é descrita corretamente pela função não linear. O segundo estágio descreve como as curvas variam entre os indivíduos, assumindo-se que os parâmetros das curvas de crescimento são adequadamente descritos por um modelo misto que inclui efeitos genéticos e ambientais. No terceiro estágio, distribuições a priori foram atribuídas a todos os parâmetros desconhecidos.

Antes da aplicação deste método, a transformação logarítmica foi aplicada aos dados originais e posteriormente esses dados transformados foram pré-ajustadas para o efeito de grupo contemporâneo (sexo, estação e ano de nascimento) mediante o uso de um modelo linear. A transformação foi aplicada devido ao fato de que os pesos ao nascimento da base de dados original de alguns animais apresentavam valores anormais no momento de fazer o pré-ajuste para o efeito de grupo contemporâneo.

3.5.1 Primeiro estágio: avaliação da variação entre pesos da mesma curva

No primeiro estágio da hierarquia, a curva de crescimento de cada animal foi descrita por um modelo não linear assumindo-se que os resíduos são independentes entre indivíduos e normalmente distribuídos com media 0 e variância σ_e^2 .

No próximo estágio, as estimativas dos parâmetros do modelo que descrevem o crescimento são consideradas como fenótipos, para serem ajustadas mediante um modelo misto.

3.5.2 Segundo estágio: avaliação da variação entre as curvas individuais

No segundo estágio do modelo hierárquico, um modelo animal englobando três características foi ajustado para descrever os efeitos genéticos e ambientais sobre os parâmetros da função de crescimento. O modelo animal foi definido por:

$$\mathbf{p} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}\mathbf{u} + \boldsymbol{\epsilon},$$

em que:

\mathbf{p} é um vetor de parâmetros $3N \times 1$, sendo $\mathbf{p} = [a_1 a_2, \dots, a_n, b_1, b_2, \dots, b_n, k_1 k_2, \dots, k_n]'$, sendo n o número de animais;

\mathbf{X} é uma matriz, $3N \times 3f$, de incidência dos efeitos fixos, sendo f o número de efeitos fixos;

$\boldsymbol{\beta}$ é o vetor, $3f \times 1$, de efeitos fixos, sendo f o número de efeitos fixos;

\mathbf{Z} é uma matriz, $3N \times 3N$, de incidência dos efeitos genéticos aditivos;

\mathbf{u} é o vetor, $3N \times 1$, de efeitos genéticos aditivos, tal que $\mathbf{u} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{G} \otimes \mathbf{A})$;

$\boldsymbol{\epsilon}$ é um vetor, $3N \times 1$, de resíduos referentes ao modelo, tal que $\boldsymbol{\epsilon} \sim N(\mathbf{0}, \mathbf{R} \otimes \mathbf{I}_N)$.

A distribuição do vetor dos parâmetros da curva pode ser representada por:

$$\begin{bmatrix} \mathbf{a} \\ \mathbf{b} \\ \mathbf{k} \end{bmatrix} \sim N \left(\begin{array}{c} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}_a + \mathbf{Z}\mathbf{u}_a \\ \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}_b + \mathbf{Z}\mathbf{u}_b \\ \mathbf{X}\boldsymbol{\beta}_k + \mathbf{Z}\mathbf{u}_k \end{array}, \mathbf{R} \otimes \mathbf{I}_N \right),$$

em que \mathbf{a} , \mathbf{b} e \mathbf{k} são os vetores com as estimativas dos parâmetros a , b e k para cada animal, respectivamente; \mathbf{u}_a , \mathbf{u}_b e \mathbf{u}_k são os vetores de valores genéticos dos animais para as estimativas dos parâmetros a , b e k , respectivamente; $\boldsymbol{\beta}_a$, $\boldsymbol{\beta}_b$, $\boldsymbol{\beta}_k$ são os vetores de efeitos fixos

para os parâmetros a , b e k , respectivamente; \mathbf{I} é uma matriz identidade de ordem N , que é o número total de observações; \mathbf{X} e \mathbf{Z} são as matrizes de incidência dos efeitos fixos e aleatórios, respectivamente; \mathbf{R} é uma matriz 3x3 de variâncias e covariâncias residuais dos parâmetros.

3.5.3 Terceiro estágio: inclusão da informação a priori dos parâmetros

O terceiro estágio consistiu na inclusão das informações a priori dos parâmetros de interesse. Para os vetores $\boldsymbol{\beta}$, \mathbf{u} e \mathbf{p} foram atribuídas distribuições normais multivariadas, para as matrizes \mathbf{R} e \mathbf{G} , distribuições de Wishart invertida e para σ_e^2 uma distribuição uniforme como mostrado a seguir (BLASCO; PILES; VARONA, 2003; FORNI et al., 2007; SILVA et al., 2010).

$$\begin{aligned}
 f(\boldsymbol{\beta}) &\propto |\mathbf{V}|^{-1/2} \exp \left[-\frac{1}{2} (\boldsymbol{\beta} - \mathbf{m})' \mathbf{V}^{-1} (\boldsymbol{\beta} - \mathbf{m}) \right] \\
 f(\mathbf{u}|\mathbf{G}) &\propto |\mathbf{G}|^{-q/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \mathbf{u}' (\mathbf{G} \otimes \mathbf{A})^{-1} \mathbf{u} \right] \\
 f(\mathbf{p}|\boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}) &\propto |\mathbf{R}|^{-N/2} \exp \left[-\frac{1}{2} (\mathbf{p} - \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} - \mathbf{Z}\mathbf{u})' (\mathbf{R} \otimes \mathbf{I})^{-1} (\mathbf{p} - \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} - \mathbf{Z}\mathbf{u}) \right] \\
 f(\mathbf{R}) &\propto |\mathbf{R}|^{-(n_R+d+1)/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \text{tr}(n_R \mathbf{R}^{-1} S_R^2) \right] \\
 f(\mathbf{G}) &\propto |\mathbf{G}|^{-(n_G+d+1)/2} \exp \left[-\frac{1}{2} \text{tr}(n_G \mathbf{G}^{-1} S_G^2) \right] \\
 \sigma_e^2 &\sim \text{U}[0, \sigma_{max}^2]
 \end{aligned}$$

em que os termos \mathbf{m} , \mathbf{V} , $S_R^2 = 0$, $n_R = -4$, $S_G^2 = 0$, e $n_G = -4$, são hiperparâmetros, d é o número de parâmetros da curva de crescimento ($d = 3$) e σ_{max}^2 é constante. \mathbf{A} é a matriz de parentesco entre os animais. \mathbf{G} e \mathbf{R} são as matrizes de variâncias e covariâncias genéticas e residuais entre os parâmetros da curva de crescimento, respectivamente.

3.5.4 Distribuição a posteriori conjunta

Para construir a distribuição a posteriori conjunta precisamos, de acordo com o teorema de Bayes, da função de verossimilhança e da distribuição a priori. A função de verossimilhança do indivíduo i é dado por:

$$f(y_i|\mathbf{p}) \propto (\sigma_e^2)^{-\sum_{i=1}^N n/2} \exp \left[-\frac{1}{2\sigma_e^2} (y_i - a_i \mathbf{h}_i)' (y_i - a_i \mathbf{h}_i) \right],$$

em que,

$\mathbf{h}_i = [\exp(-b_i \exp(-k_i t_{ij}))]$, no caso do modelo Gompertz.

$\mathbf{h}_i = [(1 - b_i \exp(-k_i t_{ij}))]$, no caso do modelo Brody.

$\mathbf{h}_i = [1 - b_i \exp(-k_i t_{ij})]^3$, no caso do modelo von Bertalanffy.

$\mathbf{h}_i = [1 + b_i \exp(-k_i t_{ij})]^{-1}$, no caso do modelo Logístico.

A distribuição a posteriori conjunta foi definida conforme apresentado por SILVA et al. (2010). Assim, tem-se:

$$f(\mathbf{p}, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{G}, \mathbf{R}, \sigma_e^2 | \mathbf{y}_i) \propto f(\mathbf{y}_i | \mathbf{p}) f(\mathbf{p} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}) f(\boldsymbol{\beta}) f(\mathbf{u} | \mathbf{G}) f(\mathbf{G}) f(\mathbf{R}) f(\sigma_e^2),$$

em que $f(\mathbf{y}_i | \mathbf{p})$ é a verossimilhança das observações dado o vetor de parâmetros \mathbf{p} ; $f(\mathbf{p} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R})$ corresponde à distribuição a priori dos parâmetros da curva, dado os efeitos fixos, genéticos aditivos e a variância residual; $f(\boldsymbol{\beta})$ corresponde à distribuição a priori dos efeitos fixos; $f(\mathbf{u} | \mathbf{G})$ corresponde à distribuição a priori dos efeitos genéticos aditivos, dado as variâncias e covariâncias genéticas aditiva; $f(\mathbf{G}) f(\mathbf{R}) f(\sigma_e^2)$ correspondem às distribuições a priori das variâncias e covariâncias genéticas aditivas, residuais e residual do segundo estágio da modelagem, respectivamente.

3.5.5 Distribuições condicionais a posteriori

A partir da distribuição a posteriori conjunta foram obtidas as distribuições condicionais a posteriori dos parâmetros de interesse, necessárias na implementação do processo iterativo via MCMC.

As matrizes de variâncias e covariâncias genética (\mathbf{G}) e ambiental (\mathbf{R}) seguiram distribuições de Wishart invertida, ou seja.

$$\begin{aligned} \mathbf{G} &\sim IW_3 \{ (\mathbf{U}' \mathbf{A}^{-1} \mathbf{U} + n_G \mathbf{S}_G^2)^{-1}, n_G + q \} \\ \mathbf{R} &\sim IW_3 \{ (\mathbf{E}' \mathbf{I}_N \mathbf{E} + n_R \mathbf{S}_R^2)^{-1}, n_R + N \} \end{aligned}$$

em que

$$\mathbf{U}' \mathbf{A}^{-1} \mathbf{U} = \begin{bmatrix} \mathbf{u}'_a \\ \mathbf{u}'_b \\ \mathbf{u}'_k \end{bmatrix} \mathbf{A}^{-1} [\mathbf{u}_a \ \mathbf{u}_b \ \mathbf{u}_k] \quad \text{e} \quad \mathbf{E}' \mathbf{I}^{-1} \mathbf{E} = \begin{bmatrix} \mathbf{e}'_a \\ \mathbf{e}'_b \\ \mathbf{e}'_k \end{bmatrix} \mathbf{I}_N [\mathbf{e}_a \ \mathbf{e}_b \ \mathbf{e}_k]$$

Seguindo as definições de FORNI et al. (2007) e SILVA et al. (2010), o parâmetro a e os vetores $\boldsymbol{\beta}$ e \mathbf{u} serão normalmente distribuídos, ou seja,

$$a_i | b_i, k_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \mathbf{y} \sim N[\hat{a}_i, (\mathbf{h}_i' \sigma_e^{-2} \mathbf{h}_i + r^{aa})^{-1}]$$

em que

$$\hat{a}_i = \frac{\mathbf{h}_i' \sigma_e^{-2} + r^{aa} m_{a,i} - r^{ab}(b_i - m_{b,i}) - r^{ak}(k_i - m_{k,i})}{\mathbf{h}_i' \sigma_e^{-2} \mathbf{h}_i + r^{aa}},$$

$$\boldsymbol{\beta} | \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \mathbf{p} \sim N[(\mathbf{X}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} \mathbf{X} + \mathbf{V}^{-1})^{-1} \mathbf{X}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} (\mathbf{p} - \mathbf{Z} \mathbf{u}), (\mathbf{X}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} \mathbf{X} + \mathbf{V}^{-1})^{-1}],$$

$$\mathbf{u} | \boldsymbol{\beta}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \mathbf{p} \sim N[(\mathbf{Z}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} \mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \otimes \mathbf{A}^{-1})^{-1} \mathbf{Z}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} (\mathbf{p} - \mathbf{X} \boldsymbol{\beta}), (\mathbf{Z}' \mathbf{R}^{-1} \otimes \mathbf{I} \mathbf{Z} + \mathbf{G}^{-1} \otimes \mathbf{A}^{-1})^{-1}],$$

Para a variância residual foi atribuída uma gama inversa, ou seja,

$$\sigma_e^2 | \mathbf{p}, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \mathbf{y} \sim GI\left\{\left(\frac{N}{2}\right) - 1, \frac{1}{2} \sum_{i=1}^N \sum_{j=1}^n [y_{ij} - a_i(\mathbf{h}_i)]^2\right\},$$

Para os parâmetros b e k , as distribuições não são representadas por distribuições conhecidas, ou seja,

$$\begin{aligned} f(b_i | a_i, k_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \sigma_e^2, \mathbf{y}) &\propto \exp\left[-\frac{1}{2} (\mathbf{y}_i - a_i \mathbf{h}_i)' \sigma_e^{-2} (\mathbf{y}_i - a_i \mathbf{h}_i)\right] \times \exp\left\{\frac{1}{2r^{bb}} [r^{bb} b_i - (r^{bb} m_{b,i} - r^{ab}(a_i - m_{a,i}) - r^{bk}(k_i - m_{k,i}))]\right\}, \\ f(k_i | a_i, b_i, \boldsymbol{\beta}, \mathbf{u}, \mathbf{R}, \mathbf{G}, \mathbf{y}) &\propto \exp\left[-\frac{1}{2\sigma_e^2} (\mathbf{y}_i - a_i \mathbf{h}_i)' (\mathbf{y}_i - a_i \mathbf{h}_i) - \frac{1}{2r^{kk}} [r^{kk} k_i - (r^{kk} m_{k,i} - r^{ak}(a_i - m_{a,i})) - r^{bk}(b_i - m_{b,i})]^2\right], \end{aligned}$$

em que $[m_{a,i}, m_{b,i}, m_{k,i}]' = \mathbf{X}_i \boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_i \mathbf{u}$ e $r^{bb}, r^{kk}, r^{ab}, r^{ak}, r^{bk}$ são elementos da inversa da matriz \mathbf{R} , dada por;

$$r = \mathbf{R}^{-1} = \begin{bmatrix} r^{aa} & r^{ab} & r^{ac} \\ r^{ab} & r^{bb} & r^{bc} \\ r^{ac} & r^{bc} & r^{cc} \end{bmatrix},$$

3.5.6 Algoritmo de amostragem

Para os parâmetros a , \mathbf{G} , \mathbf{R} , $\boldsymbol{\beta}$, \mathbf{u} e σ_e^2 foi utilizado o amostrador de Gibbs e para os parâmetros b e k , foi utilizado o algoritmo de Metropolis-Hastings. Todo o processo de estimação foi implementado em R (R Core Team, 2021). Para a obtenção das amostras

aleatórias foram executadas 55.991 iterações. O período de *burn-in* foi de 1000, maior do que o *burn-in* mínimo exigido de acordo com o método de Raftery e Lewis, e o intervalo de amostragem (*thin*) foi de 10, de modo que um total de 5000 amostras foram utilizadas nas inferências. A convergência da cadeia foi avaliada pelos critérios propostos por GEWEKE (1992) e RAFTERY e LEWIS (1992), disponíveis no pacote *boa* (SMITH, 2007) do software R (R Core Team, 2021).

Para a implementação do algoritmo Metropolis-Hasting foram utilizadas cadeias de passeios aleatórios, conforme descrito por LIMA (2005), com a finalidade de garantir que as amostras obtidas para b e k se mantivessem restritos aos seus intervalos paramétricos, isto é $b \in [0,4]$ e $k \in [0,1]$.

O valor candidato a b^{i+1} , b^* , é gerado a partir de b_i , utilizando-se:

$$\text{logit}(b^*) = \text{logit}(b_i) + w_i,$$

em que $\text{logit}(b) = \ln\left(\frac{b}{1-b}\right)$ e w_i é um valor obtido da variável aleatória W , tal que $W \sim N(0, \sigma_b^2)$, em que $\sigma_b^2 = 0,03$ é um hiperparâmetro. Esse processo também foi utilizado para o parâmetro k com $\sigma_k^2 = 0,15$.

Assim, a partir da equação anterior, tem-se $b^* = 4 \left(1 + \frac{4-b_i}{b_i e^{w_i}}\right)^{-1}$ e de forma semelhante para $k^* = \left(1 + \frac{1-k_i}{k_i e^{w_i}}\right)^{-1}$.

Após de gerar os valores de b^* e k^* é necessário verificar se estes serão aceitos o não. Portanto, o valor candidato, b^* será aceito com probabilidade dada por:

$$\delta(b_i, b^*) = \min \left\{ 1, \frac{f(b^* | a_i, k_i, \mu, u, R, G, y)}{f(b_i | a_i, k_i, \mu, u, R, G, y)} \times \frac{q(b^*, b_i)}{q(b_i, b^*)} \right\}$$

$$\delta(b_i, b^*) = \min \left\{ 1, \frac{f(b^* | a_i, k_i, \mu, u, R, G, y)}{f(b_i | a_i, k_i, \mu, u, R, G, y)} \times \frac{b^*(1-b^*)}{b_i(1-b_i)} \right\},$$

em que $q(b_i, b^*)$ é a função de probabilidade de transição, que é obtida por meio do conceito de transformação de variáveis aleatórias.

3.6 Coeficiente de precisão

GOMES (2009) propôs uma medida relativa da variabilidade das medias amostrais em torno da media populacional chamada de índice de variação. Essa medida de variabilidade relativa foi chamada de coeficiente de precisão por FERREIRA (2009). O coeficiente de precisão é definido por:

$$CP = \frac{S_{\bar{X}}}{\bar{X}} \times 100\%,$$

em que $S_{\bar{X}}$ é o erro padrão da média e \bar{X} é o estimador da média populacional. Em outras palavras o CP expressa o erro padrão em porcentagem da média e seu uso é recomendado quando se quer comparar as estimativas de erros padrão da média que apresentam escalas ou unidades de medida diferentes, uma vez que o erro padrão da média é uma medida absoluta de variabilidade das medias amostrais em torno da média populacional.

4 RESULTADOS E DISCUSSÃO

Neste capítulo são apresentados os resultados e discussões do ajuste dos modelos não lineares, componentes de variância e parâmetros genéticos associados aos parâmetros do modelo que melhor descreve o crescimento da população de bovinos considerada neste estudo.

Ajuste das curvas de crescimento

As estimativas dos parâmetros da curva de crescimento para todos os modelos considerados neste estudo, bem como a análise de qualidade do ajuste que foi utilizada para determinar o modelo mais adequado para descrever a curva de crescimento de bovinos de corte da raça Brahman são apresentadas na Tabela 3.

Com exceção da função de Brody todos os modelos apresentaram altas taxas de convergência. O modelo de Gompertz apresentou um valor elevado de coeficiente de determinação (R^2), um menor desvio padrão residual, um menor Critério de Informação de Akaike e um menor Critério de Informação Bayesiana. Assim, o modelo Gompertz foi escolhido como o mais apropriado para descrever a curva de crescimento da população de animais da raça Brahman considerados no presente estudo. Embora existam poucos estudos sobre a análise da curva de crescimento em bovinos da raça Brahman, diferentes autores relataram o melhor ajuste do modelo de Brody para analisar os dados de peso-idade dessa raça (AMRULLAH; MAHARANI; TRI WIDAYATI, 2019; CRISPIM et al., 2015; MENCHACA et al., 1996; MIGUEL et al., 2012). Provavelmente, isso se deve ao fato de que, na maioria desses trabalhos, os critérios de avaliação utilizados para definir o melhor modelo não foram calculados para cada animal, ou seja, eles foram calculados simplesmente levando em consideração as medidas do ajuste da curva geral.

Tabela 4 - Médias e erros padrão das estimativas dos parâmetros, e resultados de avaliadores de ajuste baseado na taxa de convergência (C%), coeficiente de determinação (R^2), desvio padrão residual (DPR), AIC e BIC.

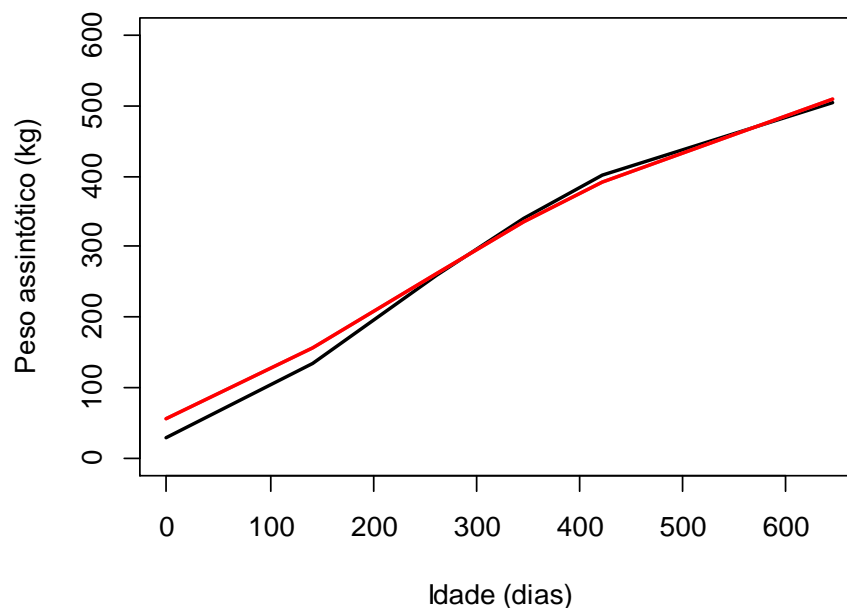
Parâmetro	Modelo			
	Brody	Von Bertalanffy	Gompertz*	Logístico
a	606,637 (18,425)	439,870 (8,532)	550,002 (11,438)	502,016 (9,841)
b	0,938 (0,002)	0,846 (0,002)	2,539 (0,025)	8,579 (0,175)
k	0,002 (0,00008)	0,003 (0,00007)	0,005 (0,0001)	0,008 (0,0001)
Critério				
C%	65,50	100	97,82	97,82
R^2	0,988 (0,002)	0,960 (0,002)	0,987 (0,001)	0,982 (0,001)
DPR	16,977 (1,129)	37,808 (1,148)	16,672 (0,781)	21,358 (0,818)
AIC	53,200 (0,759)	63,089 (0,432)	52,197 (0,587)	55,587 (0,512)
BIC	52,367 (0,759)	62,256 (0,432)	51,364 (0,587)	54,753 (0,512)

* Gompertz descreve melhor o crescimento dos bovinos da raça Brahman

Fonte: Do autor (2023).

A curva de crescimento estimada para o animal que apresentou maior peso corporal ao longo do tempo obtida tanto na abordagem frequentista quanto no bayesiano é mostrado na Figura 2. Pode-se notar que as curvas estimadas para esse animal tenderam a ser praticamente iguais, com uma pequena diferença entre os valores preditos a uma idade mais curta.

Figura 2 - Representação gráfica da curva de crescimento estimada do animal com maior peso corporal obtida com a abordagem frequentista (curva preto) e bayesiano (curva vermelho).



Fonte: Do autor (2023).

Diagnóstico de convergência

Associado ao método de análise conjunta que está baseado na abordagem hierárquica bayesiana, a Tabela 6 do Apêndice A mostra os valores de z do teste Geweke, fator de dependência do teste de Raftery e Lewis e Erro de Monte Carlo das variâncias genéticas, variâncias residuais, herdabilidades e correlações genéticas e residuais entre os parâmetros da curva de crescimento.

Avaliando os coeficientes z do teste de convergência de Geweke, pode-se verificar que praticamente todos seus valores foram menores que 1,96 no nível de significância de 0,05, o que significa estacionaridade da cadeia gerada. Além disso, os valores obtidos do fator de dependência foram todos menores que 5. Os valores de *burn-in* e *thin* aconselhados pelo teste de Raftery e Lewis foram bastante inferiores ao utilizado neste estudo. Em geral, os Erros de Monte Carlo foram de baixa magnitude. Os traços da convergência para todos os parâmetros de interesse são mostrados no apêndice B.

Componentes de variância

Como a análise comparativa com base nos critérios de qualidade de ajuste revelou que o modelo de Gompertz foi o mais adequado, neste estudo são apresentadas as estimativas dos componentes de variância e parâmetros genéticos dos parâmetros desse modelo, considerando as metodologias de duas etapas e análise conjunta.

As estimativas dos componentes de variância genéticas e residuais dos parâmetros da curva de crescimento de Gompertz utilizando os métodos de duas etapas e análise conjunta são mostrados na Tabela 4. As estimativas da variância genética aditiva para os parâmetros a , b e k pelo método de duas etapas foram de 9148,3, 0,01 e 0,0000014, respectivamente. As estimativas correspondentes pelo método de análise conjunta foram de 5377,9, 0,0003 e 0,00000001, respectivamente. Os baixos valores das estimativas das variâncias genética e residual do parâmetro k coincidem com o relatado por outros autores em outras raças bovinas de corte (CHO et al., 2002; LOPES et al., 2012) sendo assim porque a variância fenotípica desse parâmetro apresenta um valor de magnitude baixa. As densidades marginais a posteriori dos

componentes de variância genética e residuais dos parâmetros da curva de crescimento são apresentadas nas Figuras 2 a 7 do Apêndice B.

Por outro lado, pode-se perceber que as estimativas das variâncias residuais obtidas com o método de duas etapas foram superiores às do método de análise conjunta, especialmente para a variância residual do parâmetro a . VARONA et al. (1999), em um estudo de simulação encontraram essa mesma tendência ao comparar as variâncias residuais obtidas para ambos os métodos. No mesmo contexto SILVA et al. (2012), também encontraram maiores variâncias residuais dos parâmetros associados ao método de duas etapas quando este foi comparado com outro método de análise genética baseado numa extensão do algoritmo EM. Os dois autores anteriormente citados atribuíram esse resultado à subestimação da variância residual dado os parâmetros do modelo de regressão não linear, que não é considerada no método de duas etapas. Afirmaram que esse resultado é produzido por causa de que o erro de estimação da primeira etapa não é levado em consideração na segunda etapa do método tradicional.

Tabela 5 - Estimativas das variâncias genéticas e residuais dos parâmetros da curva de Gompertz pelo método de duas etapas e análise conjunta.

Parâmetro	Duas etapas			Análise conjunta			
	Estimativa	EP	CP	Estimativa	EP	HPD (95%)	CP
$\sigma_g^2(a)$	9148,3	136,42	1,49	5377,9	562,83	4255,69; 6438,48	10,47
$\sigma_g^2(b)$	0,01	0,013	130	0,0003	0,000037	0,00028; 0,00042	12,33
$\sigma_g^2(k)$	0,0000014	0,0000004	28,57	0,0000001	0,00000001	0,00000010; 0,00000016	14
$\sigma_r^2(a)$	13049	136,42	1,045	4992,7	538,48	4043,22; 6116,84	10,79
$\sigma_r^2(b)$	0,099	0,0078	7,879	0,0003	0,000036	0,00027; 0,00041	12
$\sigma_r^2(k)$	0,0000007	0,0000003	42,86	0,0000001	0,00000001	0,00000010; 0,00000015	13

$\sigma_g^2(a)$, $\sigma_g^2(b)$, $\sigma_g^2(k)$, $\sigma_r^2(a)$, $\sigma_r^2(b)$, $\sigma_r^2(k)$, são as variâncias genéticas e residuais associadas aos parâmetros da curva. EP é o erro padrão. HPD é o intervalo de maior densidade a posteriori. CP é o coeficiente de precisão.

Fonte: Do autor (2023).

Apenas para efeito de comparação entre as estimativas pontuais de ambos os métodos, utilizou-se uma medida relativa da variabilidade das médias amostrais em torno da média populacional proposto por GOMES (2009), o qual foi chamado de coeficiente de precisão por FERREIRA (2009). Pode-se observar que os coeficientes de precisão para as estimativas da variância genética do parâmetro b e da variância residual do parâmetro k pelo método de duas etapas foram bem superiores aos valores do método de análise conjunta. A diferença dos valores dos coeficientes de precisão de um componente de variância para outro tornou-se mais evidente no caso do método de duas etapas. Pode-se notar que em geral, os coeficientes de precisão das

estimativas das variâncias genéticas e residuais dos parâmetros da curva de crescimento tenderam a ser mais consistentes quando se utilizou o método de análise conjunta.

Parâmetros genéticos

As estimativas de herdabilidades para os parâmetros a , b e k obtido com o método de duas etapas foram de 0,41, 0,09 e 0,65 respectivamente (Tabela 5). A exceção do parâmetro k , essas estimativas são superiores às obtidas por CRISPIM et al. (2015), que encontraram magnitudes de herdabilidade para a raça Brahman de 0,23, 0,41 e 0,31 para os parâmetros a , b e k respectivamente. Outros autores relataram valores de herdabilidade que variam de 0,11 a 0,44 para o parâmetro a , de 0,16 a 0,22 para o parâmetro b e de 0,03 a 0,39 para o parâmetro k , usando o método de duas etapas (CARRIJO; DUARTE, 1999; CHO et al., 2002; DENISE; BRINKS, 1985; FELIPE et al., 2022). As diferenças em estimativas de herdabilidade é causado, em geral, por vários fatores, como raça do animal, variação genética dentro da população, manejo e condições ambientais, o método de estimação, dentre outros fatores (HOSSEIN-ZADEH; ARDALAN, 2010).

As medias a posteriori das herdabilidades obtidas com o método de análise conjunta foram de 0,51, 0,50 e 0,52 para o parâmetro a , b e k , respectivamente. Esses valores indicam que grande parte da variação fenotípica nesses parâmetros é devida à variação dos valores genéticos aditivos. As distribuições marginais a posteriori das estimativas de herdabilidade para os parâmetros da curva de crescimento são apresentadas nas Figuras 8 a 10 do apêndice B.

O valor de herdabilidade obtido para o parâmetro a foi similar ao valor encontrado por FORNI et al. (2006), que também utilizaram o método de análise conjunta baseado na abordagem hierárquica bayesiana e obtiveram uma estimativa de herdabilidade de 0,52 para esse parâmetro. No entanto, as estimativas de herdabilidade para os parâmetros b e k obtidos no presente estudo foram superiores aos obtidos por esses autores, que relataram herdabilidades quase nulas para tais parâmetros. Por outro lado, as magnitudes das herdabilidades para todos os parâmetros encontrados neste estudo estão de acordo com os valores obtidos por VARONA et al. (1999), que trabalharam com simulação aplicando o método de análise conjunta.

Tabela 6 - Estimativas dos parâmetros genéticos dos parâmetros da curva de Gompertz pelo método de duas etapas e análise conjunta.

Parâmetro	Duas etapas			Análise conjunta			
	Estimativa	EP	CP	Estimativa	EP	HPD (95%)	CP
h_a^2	0,41	0,004	0,98	0,51	0,036	0,44; 0,58	7,06
h_b^2	0,09	0,01	11,11	0,50	0,037	0,43; 0,58	7,40
h_k^2	0,65	0,00	0,00	0,52	0,037	0,44; 0,59	7,12
$r_g(a, b)$	-0,28	0,08	-28,57	0,04	0,075	-0,09; 0,19	187,50
$r_g(a, k)$	-0,62	0,06	-9,68	0,01	0,074	-0,12; 0,16	740
$r_g(b, k)$	0,69	0,04	5,80	0,04	0,074	-0,10; 0,18	185
$r_r(a, b)$	0,93	0,03	3,23	-0,09	0,074	-0,23; 0,05	-82,22
$r_r(a, k)$	-0,59	0,06	-10,17	0,03	0,073	-0,10; 0,18	243,33
$r_r(b, k)$	-0,65	0,10	-15,38	0,09	0,073	-0,05; 0,23	81,11

h_a^2 , h_b^2 , h_k^2 , são as herdabilidades dos parâmetros a , b e k . $r_g(a, b)$, $r_g(a, k)$, $r_g(b, k)$. $r_r(a, b)$, $r_r(a, k)$, $r_r(b, k)$, são as correlações entre os parâmetros a , b e k . EP é o erro padrão. HPD é o intervalo de maior densidade a posteriori. CP é o coeficiente de precisão.

Fonte: Do autor (2023).

As correlações genéticas entre as estimativas dos parâmetros a e b , a e k , e b e k pelo método de duas etapas foi de -0,28, -0,62 e 0,69, respectivamente. Do ponto de vista prático, a correlação genética mais importante entre os parâmetros da curva é a correlação entre o parâmetro associado ao peso assintótico (a) e o parâmetro associado à forma da curva (k), ou seja, à inclinação da curva de crescimento. Os parâmetros a e k apresentaram correlação genética alta e negativa (-0,62), ao utilizar o método de duas etapas. Esse resultado sugere que a seleção de animais com maiores taxas de maturação deveria levar a uma diminuição do peso adulto.

Grande parte dos estudos que utilizaram o método de duas etapas encontraram esse comportamento antagônico entre os parâmetros a y k (GARNERO et al., 2005; CARRIJO; DUARTE, 1999; CHO et al., 2002; DENISE; BRINKS, 1985; FELIPE et al., 2022). LOPES et al. (2012) descreveram que esse antagonismo pode ser explicado pela relação que existe entre o peso e tamanho corporal dos animais sendo que animais maiores possuem maiores exigências nutricionais para sua manutenção, sendo assim de desenvolvimento tardio, tendo menor taxa de crescimento e, conseqüentemente, maturidade mais tardia. Por outro lado, VARONA et al. (1999), atribuíram esse antagonismo ao fato de se utilizar as estimativas dos parâmetros da curva de crescimento em vez de seus verdadeiros valores no momento de calcular as correlações.

As médias a posteriori das correlações genéticas entre os parâmetros obtidas com o método de análise conjunta foram praticamente nulas. Esses resultados concordam com os valores encontrados num estudo de simulação feito por VARONA et al. (1999), mas difere do de FORNI et al. (2006), que encontraram valores de -0,38, 0,82 e -0,24 para as correlações genéticas entre a e b , a e k , e b e k , respectivamente, utilizando a mesma metodologia. As faixas de variação de todos os intervalos de credibilidade para as correlações genéticas entre os parâmetros da curva de crescimento incluem o zero, indicando que não temos evidências de que essas correlações são estatisticamente diferentes de zero. As médias a posteriori das correlações residuais entre os parâmetros da curva variaram de -0,09 (entre a e b) a 0,09 (entre b e k). As distribuições marginais a posteriori das correlações genéticas e residuais entre os parâmetros são apresentadas nas Figuras 11 a 16 do Apêndice B.

As diferenças nas estimativas de herdabilidades e correlações genéticas dos parâmetros do modelo Gompertz, obtidas pelos dois métodos de estimação utilizados no presente trabalho, não são muito surpreendentes. Foram utilizadas duas metodologias bastante distintas, pois uma considera os erros de ajuste na estimação dos componentes de variância e a outra não. Além disso, o conjunto de dados utilizado é relativamente pequeno, o que pode causar resultados diferentes (BLASCO, 1998).

5 CONCLUSÕES

Dentre os modelos não lineares ajustados para cada animal, o modelo Gompertz foi considerado como o modelo que melhor descreve o crescimento da população dos bovinos da raça Brahman considerada neste estudo.

De acordo com os resultados encontrados, pode-se constatar que, as variâncias residuais dos parâmetros da curva obtidas com o método de duas etapas foram superiores às aquelas obtidas com o método de análise conjunta, o que pode produzir estimativas menos precisas dos parâmetros genéticos quando se utiliza o método de duas etapas.

As estimativas de herdabilidade obtidas com ambos os métodos de estimação sugere que a seleção para os parâmetros a e k pode ser viável.

REFERÊNCIAS

- AGUDELO, D.; CERÓN, M.; RESTREPO, L. Modelación de las funciones de crecimiento aplicadas a la producción animal. **Revista Colombiana de Ciencias Pecuarias**, v. 21, n. 1, p. 39–58, 2008.
- AMRULLAH, A. H. K.; MAHARANI, D.; TRI WIDAYATI, D. **Determination of the Best Nonlinear Function in order to Estimate Brahman Female Cattle Growth**. KnE Life Sciences. **Anais...**2019.
- BLASCO, A. La controversia bayesiana en mejora animal. **ITEA**, v. 94, n. 1, p. 5–41, 1998.
- BLASCO, A. **La descripción del crecimiento. Informe Técnico Ocasional N°6**. Valencia, España: [s.n.].
- BLASCO, A. **Bayesian data analysis for animal scientists: The basics**. 1. ed. [s.l.] Springer Cham, 2017.
- BLASCO, A.; PILES, M.; VARONA, L. A Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. **Genetics Selection Evolution**, v. 35, p. 21–41, 2003.
- BOX, G. E. P.; TIAO, G. C. **Bayesian Inference in Statistical Analysis**. New York: John Wiley, 1973.
- BRODY, S. **Bioenergetics and Growth**. New York: Reinhold Publishing Corporation, 1945.
- 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, n. 2, p. 187–196, 1999.
- CHANG, Y. M. et al. Genetic variation of lactation curves in dairy sheep: A Bayesian analysis of Wood's function. **Livestock Production Science**, v. 71, p. 241–251, 2001.
- CHO, Y. M. et al. **Estimation of genetic relationship among growth curve parameters of hanwoo (Korean Brown Cattle)**. Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. **Anais...**Montpellier, France: 2002.
- COWLES, M. K.; CARLIN, B. P. Markov Chain Monte Carlo Convergence Diagnostics: A Comparative Review. **Journal of the American Statistical Association**, v. 91, n. 434, p. 883–904, 1996.
- CRISPIM, A. C. et al. Multi-trait GWAS and new candidate genes annotation for growth curve parameters in brahman cattle. **PLoS ONE**, v. 10, n. 10, p. 1–19, 2015.
- DE LIMA, R. . **Modelagem espaço temporal para dados de incidência de doenças em plantas**. [s.l.] Universidade de São Paulo, Piracicaba, SP., 2005.
- 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, n. 6, p. 1431–1440, 1985.
- DOMÍNGUEZ-VIVEROS, J. et al. Parámetros genéticos para caracteres asociados a la curva de crecimiento de bovinos Tropicarne. **Ecosistemas y Recursos Agropecuarios**, v. 4, n. 10, p. 81–88, 2017.
- FALCONER, D. .; MACKAY, T. F. . **Introduction to Quantitative Genetics**. 4. ed. England: Longman Group Ltd, 1996.
- FELIPE, E. A. et al. Fit and genetic parameters of the growth curve of Polled Nellore cattle.

Revista Brasileira de Saude e Producao Animal, v. 23, p. 1–16, 2022.

FITZHUGH, H. A. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. **Journal of Animal Science**, v. 42, n. 4, p. 1036–1051, 1976.

FORNI, S. et al. Analysis of beef cattle longitudinal data applying a nonlinear model. **Journal of Animal Science**, v. 85, n. 12, p. 3189–3197, 2007.

FRANCE, J.; KEBREAB, E. **Mathematical modelling in animal nutrition**. [s.l.: s.n.].

GARNERO, A. D. V. et al. Parâmetros genéticos da taxa de maturação e do peso assintótico de fêmeas da raça Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 57, n. 5, p. 652–662, 2005.

GEMAN, S.; GEMAN, D. Stochastic Relaxation, Gibbs Distributions, and the Bayesian Restoration of Images. **IEEE Transactions on Pattern Analysis and Machine Intelligence**, v. 6, n. 6, p. 721–741, 1984.

GEWEKE, J. **Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments**. In J. M. Bernardo, J. O. Berger, A. P. David, and A. F. M. Smith (Eds.), **Bayesian Statistics (Vol. 4)**. **Bayesian Statistics**, 1992. Disponível em: <<http://www.mpls.frb.org/research/SR/SR148.pdf>>

GIANOLA, D. **Los Métodos Estadísticos en el Mejoramiento Genético**. Montevideo: "Genética Animal: Contribuciones en homenaje al Profesor Ing. Agr. Jaime Rovira". Hemisferio Sur, 2002.

GILG, J. A. **Hierarchical Bayesian models for linear and non-linear animal growth curves**. [s.l.] University of London, 2000.

GOTUZZO, A. G. et al. Bayesian hierarchical model for comparison of different nonlinear function and genetic parameter estimates of meat quails. **Poultry Science**, v. 98, p. 1601–1609, 2019.

HASTINGS, W. K. Monte Carlo Sampling Methods Using Markov Chains and their applications. **Biometrika**, v. 57, n. 1, p. 97–109, 1970.

HOSSEIN-ZADEH, N. G.; ARDALAN, M. Estimation of genetic parameters for body weight traits and litter size of Moghani sheep, using a Bayesian approach via Gibbs sampling. **Journal of Agricultural Science**, v. 148, n. 3, p. 363–370, 2010.

JAMROZIK, J.; GIANOLA, D.; SCHAEFFER, L. R. Bayesian estimation of genetic parameters for test day records in dairy cattle using linear hierarchical models. **Livestock Production Science**, v. 71, p. 223–240, 2001.

LAIRD, A. K. Dynamics of relative growth. **Growth**, v. 29, p. 449–263, 1965.

LOPES, F. B. et al. Analysis of longitudinal data of beef cattle raised on pasture from northern Brazil using nonlinear models. **Tropical Animal Health and Production**, v. 44, p. 1945–1951, 2012.

MANLY, B. F. J. **Randomization, Bootstrap and Monte Carlo Methods in Biology**. [s.l.] CRC press, 2007.

MENCHACA, M. A. et al. Evaluation of Growth Curves of Brahman Cattle of Various Frame Sizes. **Journal of Animal Science**, v. 74, p. 2140–2151, 1996.

MIGUEL, J. A. et al. Growth modeling of castrated Brahman males raised in tropical conditions and born in different seasons. **Ciencia e investigación agraria**, v. 39, n. 2, p. 279–288, 2012.

- MISZTAL, I. et al. **Manual for BLUPF90 family of programs**. Athens, USA: [s.n.]. Disponível em: <http://nce.ads.uga.edu/wiki/lib/exe/fetch.php?media=blupf90_all2.pdf>.
- NELDER, J. A. The fitting of a generalization of the logistic curve. **Biometrics**, v. 17, n. 1, p. 89–110, 1961.
- NOGUEIRA, D. A.; SÁFADI, T.; FERREIRA, D. F. Avaliação de critérios de convergência univariados para o método de Monte Carlo via Cadeias de Markov. **Revista Brasileira de Estatística**, v. 65, n. 224, p. 59–88, 2004.
- PATTERSON, H. D.; THOMPSON, R. Recovery of Inter-Block Information when Block Sizes are Unequal. **Biometrika**, v. 58, n. 3, p. 545–554, 1971.
- PILES, M. et al. 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. M. One long run with diagnostics: Implementation strategies for Markov chain Monte Carlo. **Statistical Science**, v. 7, n. 4, p. 493–497, 1992.
- SILVA, N. A. M. et al. Modelo hierárquico bayesiano aplicado na avaliação genética de curvas de crescimento de bovinos de corte. **Arq. Bras. Med. Vet. Zootec**, v. 62, n. 2, p. 409–418, 2010.
- SILVA, N. A. M. et al. Proposta de análise genética de curvas de crescimento de bovinos por meio do algoritmo SAEM. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v. 64, n. 5, p. 1256–1264, 2012.
- SMITH, B. J. boa : An R Package for MCMC Output Convergence. **Journal of Statistical Software**, v. 21, n. 11, p. 1–37, 2007.
- VARONA, L. et al. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. **Livestock Production Science**, v. 47, p. 201–209, 1997.
- VARONA, L. et al. Two-step versus joint analysis of Von Bertalanffy function. **Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 116, n. 5, p. 331–338, 1999.
- VON BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. **The Quarterly Review of Biology**, v. 32, n. 3, p. 217–231, 1957.
- WAKEFIELD, J. C.; SMITH, A. F. M. Bayesian Analysis of Linear and Non-Linear Population Models by Using the Gibbs Sampler. **Applied Statistics**, v. 43, n. 1, p. 201–221, 1994.
- WANG, C. S. **Implementation issues in bayesian analysis in animal breeding**. Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production. **Anais...**1998.

APÊNDICE A – Diagnostico de convergência

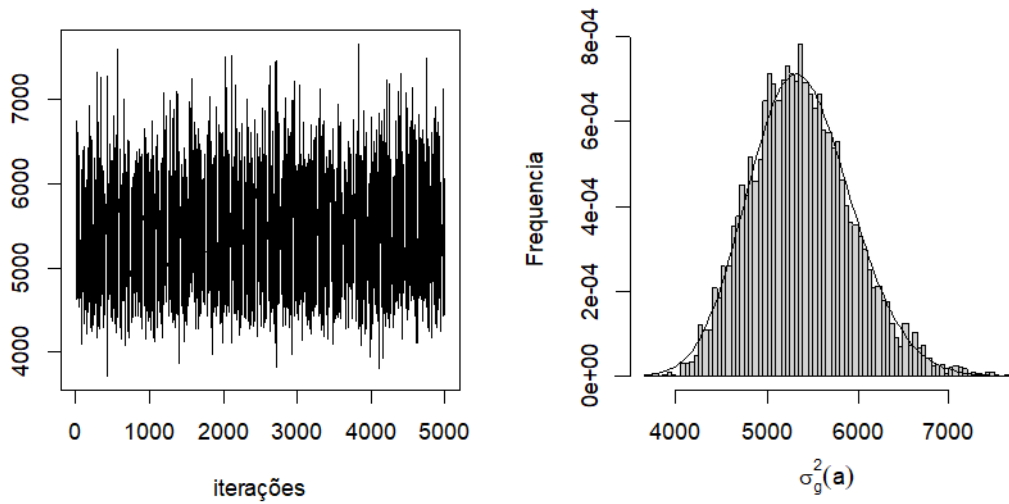
Tabela 7 - Fator de dependência, valor de Z e Erro de Monte Carlo associados às densidades marginais posteriores das variâncias genéticas, ambientais e dos parâmetros genéticos dos parâmetros da curva de Gompertz.

Parâmetro	FD	Z	EMC
$\sigma_g^2(a)$	0,98	-0,59	7,53
$\sigma_g^2(b)$	0,95	0,18	0,0000005
$\sigma_g^2(k)$	1,03	0,27	0,000000001
$\sigma_r^2(a)$	0,96	-0,81	7,88
$\sigma_r^2(b)$	0,97	-2,4	0,0000005
$\sigma_r^2(k)$	1,03	0,63	0,0000000001
h_a^2	0,98	0,26	0,0004
h_b^2	1,04	1,81	0,0005
h_k^2	1,04	-0,65	0,0005
$r_g(a, b)$	0,99	0,02	0,001
$r_g(a, k)$	1,01	-0,42	0,0008
$r_g(b, k)$	0,95	0,1	0,001
$r_r(a, b)$	0,98	1,97	0,001
$r_r(a, k)$	0,95	0,74	0,001
$r_r(b, k)$	0,96	0,51	0,001

Fonte: Do autor (2023).

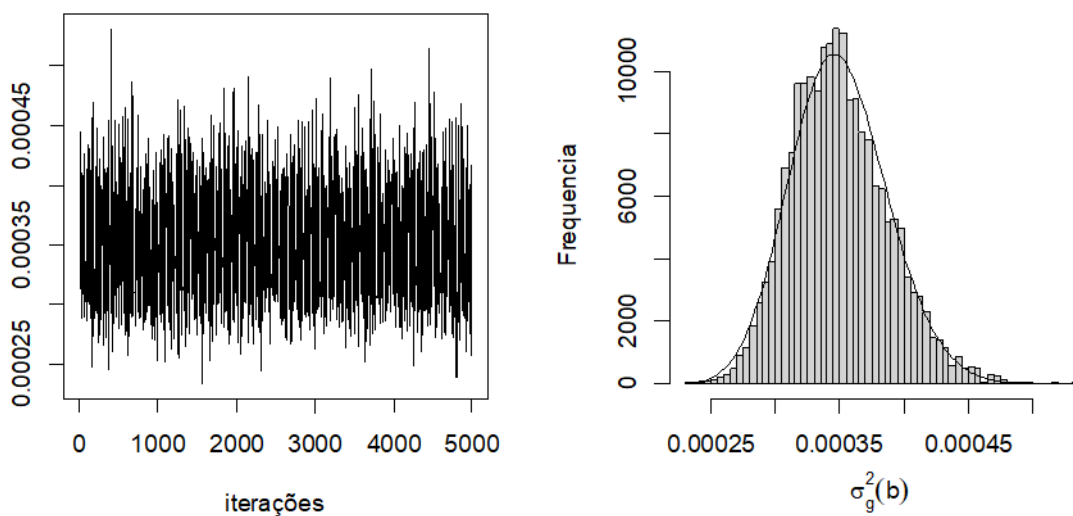
APÊNDICE B – Traços da convergência e densidades a posteriori

Figura 3 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro a .



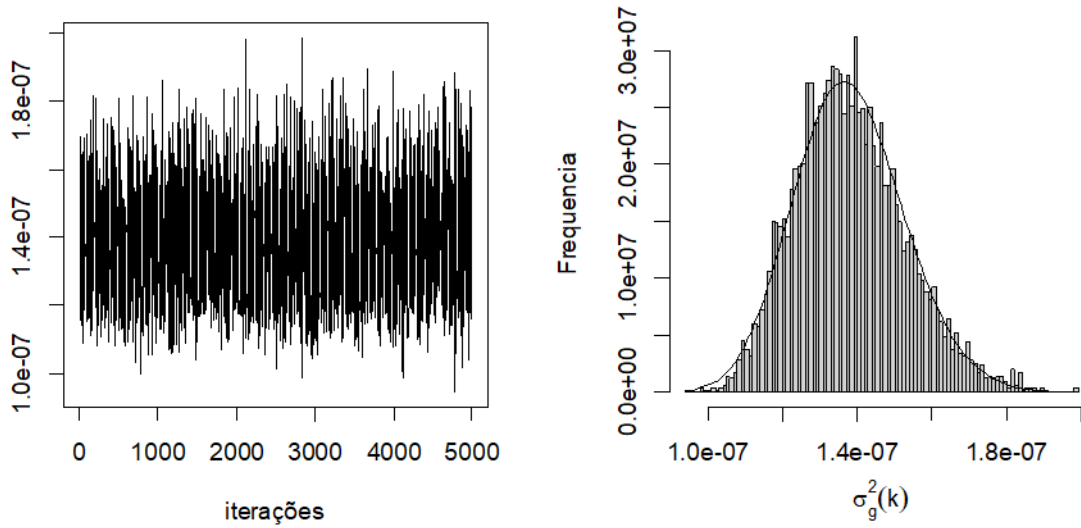
Fonte: Do autor (2023).

Figura 4 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro b .



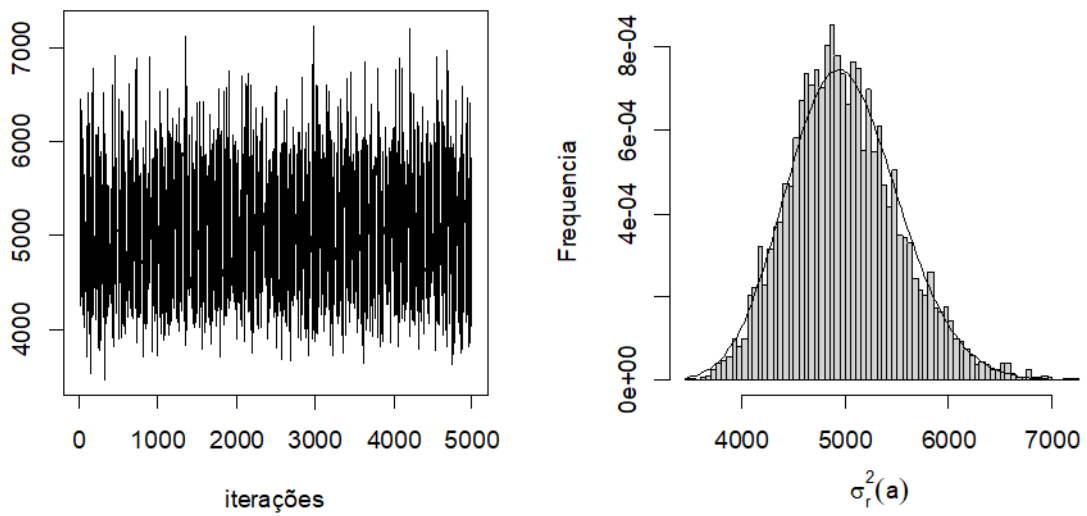
Fonte: Do autor (2023).

Figura 5 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância genética aditiva do parâmetro k .



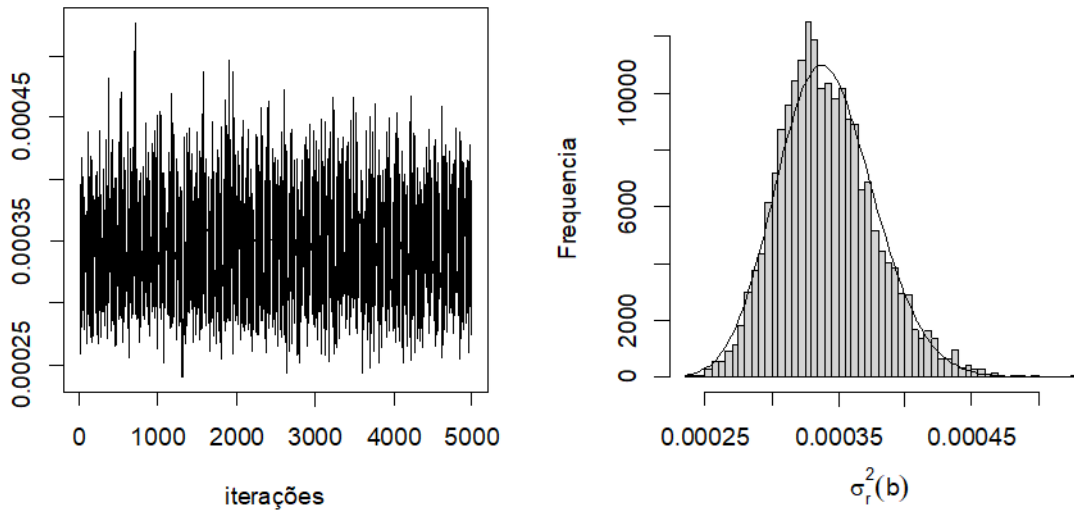
Fonte: Do autor (2023).

Figura 6 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro a .



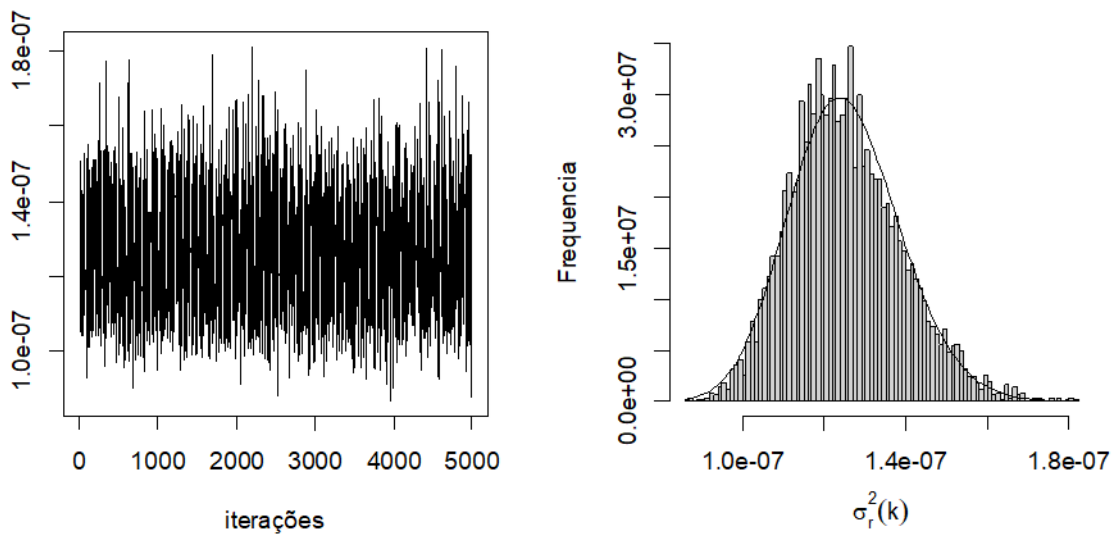
Fonte: Do autor (2023).

Figura 7 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro b .

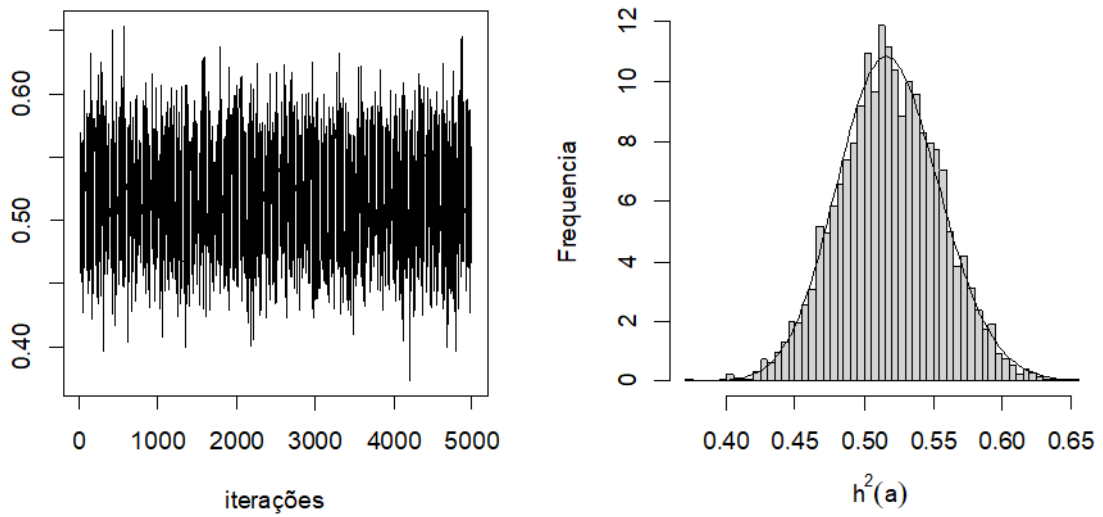


Fonte: Do autor (2023).

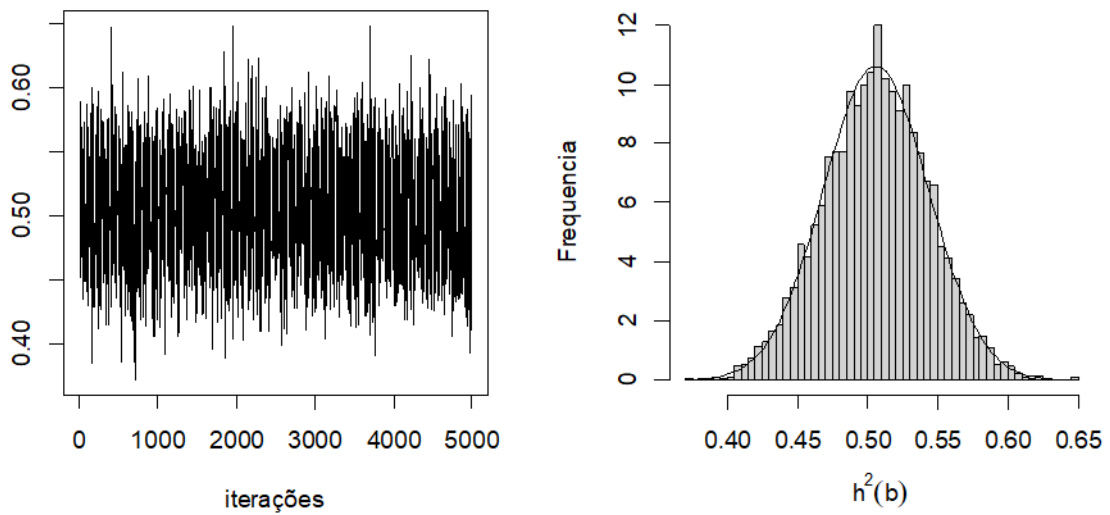
Figura 8 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a variância residual do parâmetro k .



Fonte: Do autor (2023).

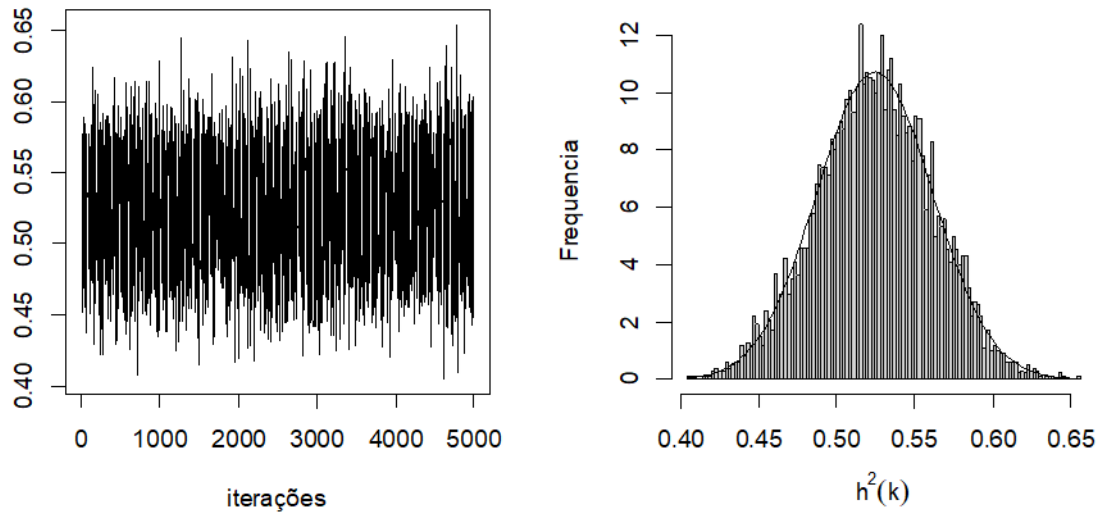
Figura 9 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro a .

Fonte: Do autor (2023)

Figura 10 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro b .

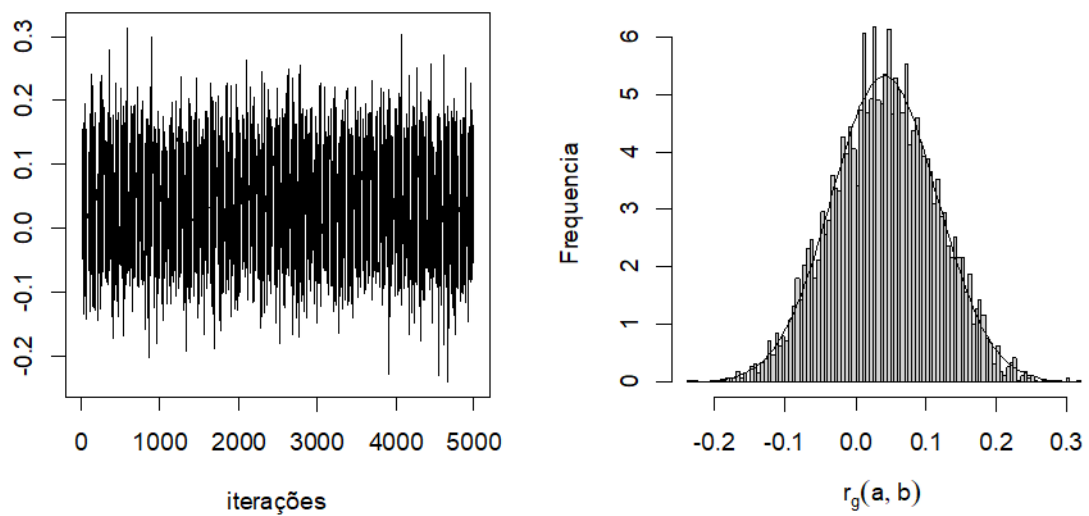
Fonte: Do autor (2023).

Figura 11 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a herdabilidade do parâmetro k .



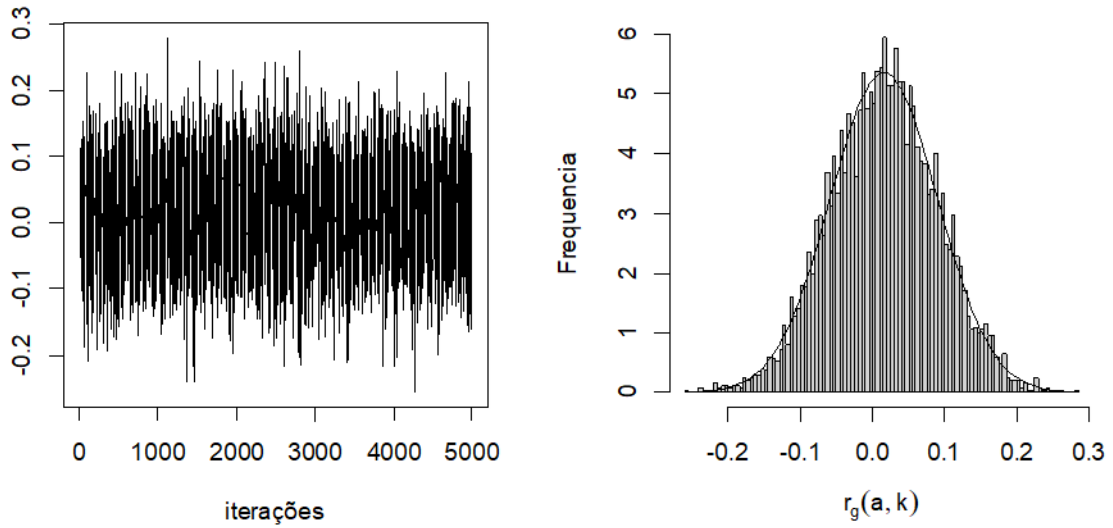
Fonte: Do autor (2023).

Figura 12 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros a e b .



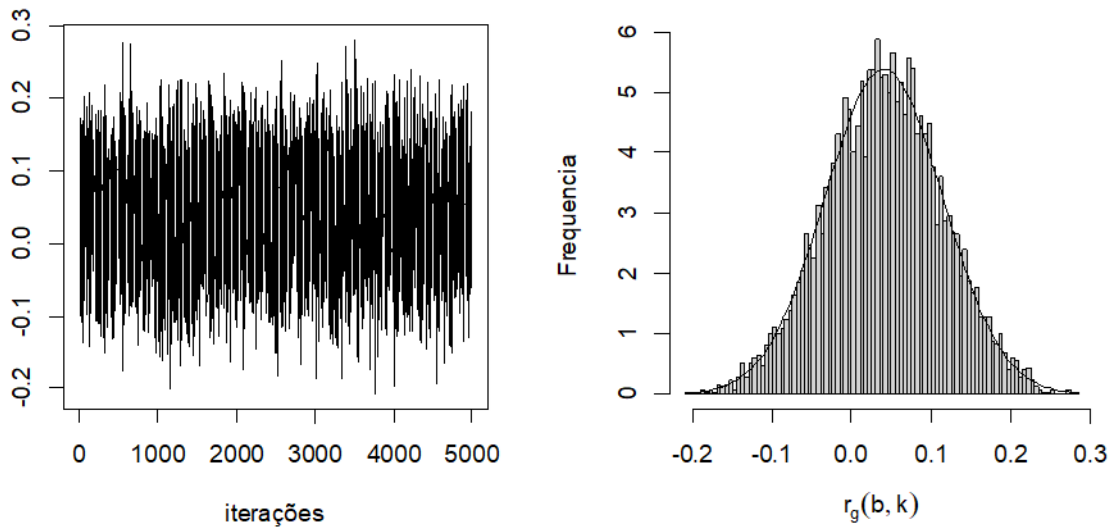
Fonte: Do autor (2023).

Figura 13 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros a e k .



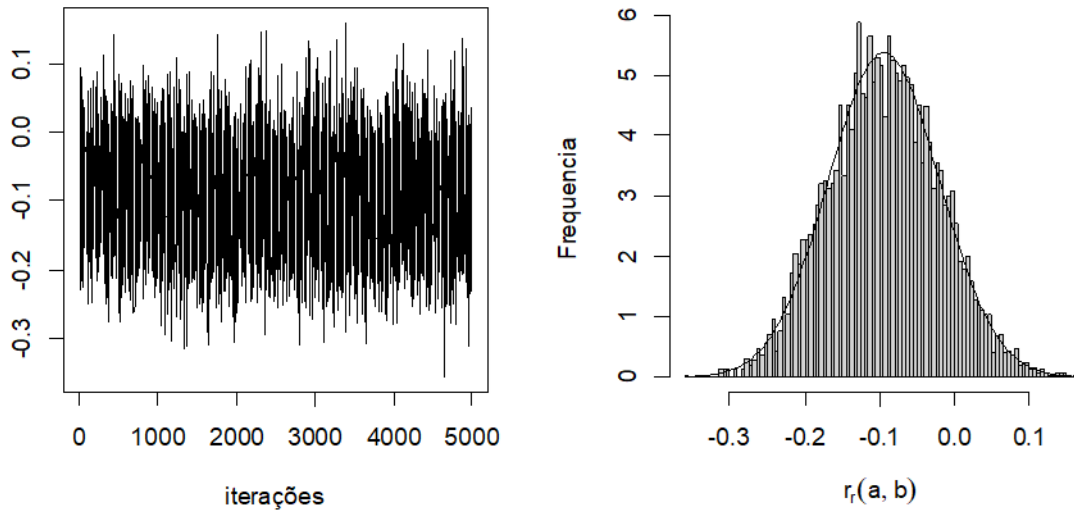
Fonte: Do autor (2023).

Figura 14 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação genética entre os parâmetros b e k .



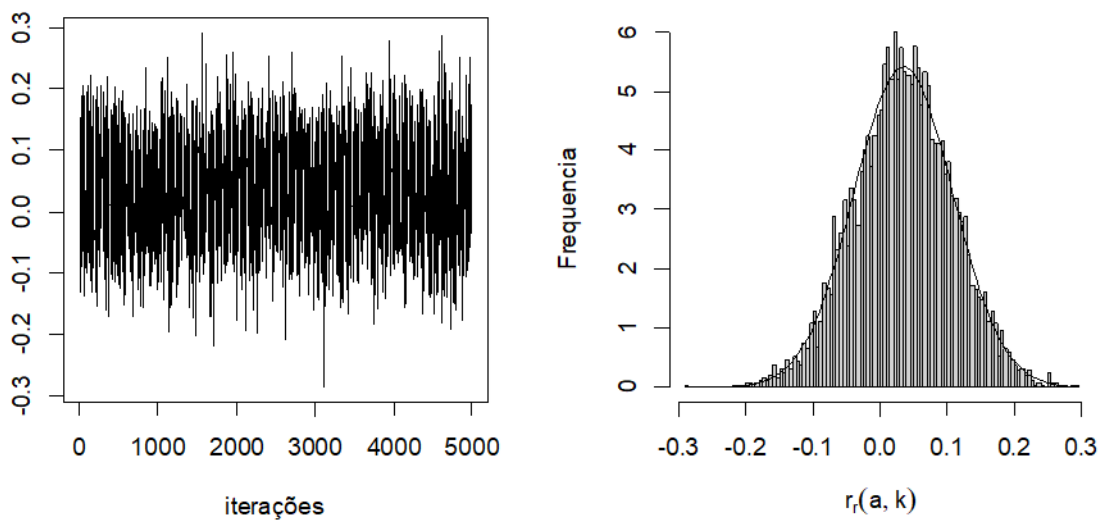
Fonte: Do autor (2023).

Figura 15 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros a y b .



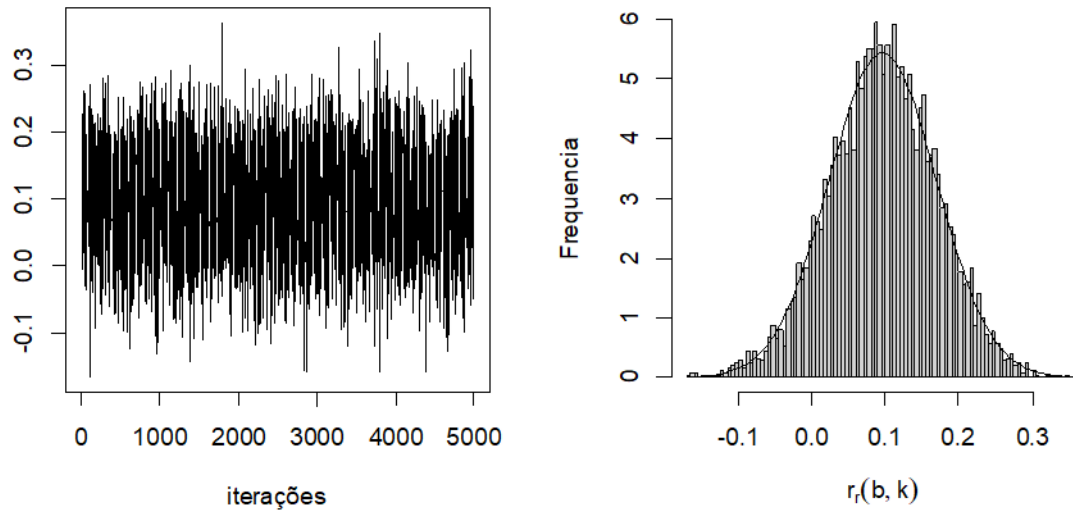
Fonte: Do autor (2023).

Figura 16 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros a y k .



Fonte: Do autor (2023).

Figura 17 - Traço da convergência e densidade a posteriori para a correlação residual entre os parâmetros b y k .



Fonte: Do autor (2023).