UNIVERSIDADE FEDERAL DE PELOTAS

Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel

Programa de Pós-Graduação em Zootecnia

Tese

Modelagem não linear de curvas de crescimento em codornas de corte

Ariane Gonçalves Gotuzzo

Pelotas, 2018

Ariane Gonçalves Gotuzzo

Modelagem não linear de curvas de crescimento em codornas de corte

Tese apresentada ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia da Universidade Federal de Pelotas, como requisito parcial à obtenção do título de Doutora em Ciências (área do conhecimento: Melhoramento Animal).

Orientador: Professor Dr. Nelson José Laurino Dionello.

Co-Orientador (es): Ph.D. Fernando Cardoso

Co-Orientador extrangeiro: Dra. Miriam Piles

Pelotas, 2018

Universidade Federal de Pelotas / Sistema de Bibliotecas
Catalogação na Publicação

G683m Gotuzzo, Ariane Gonçalves

Modelagem não linear de curvas de crescimento em codornas de corte / Ariane Gonçalves Gotuzzo ; Nelson José Laurino Dionello, orientador ; Miriam Piles, Fernando Cardoso, coorientadores. — Pelotas, 2018.

91 f.

Tese (Doutorado) — Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, 2018.

1. Curvas de crescimento. 2. Bayesiana. 3. Codornas de corte. I. Dionello, Nelson José Laurino, orient. II. Piles, Miriam, coorient. III. Cardoso, Fernando, coorient. IV. Título.

CDD : 636.59

Elaborada por Gabriela Machado Lopes CRB: 10/1842

Ariane Gonçalves Gotuzzo

Modelagem não linear de curvas de crescimento em codornas de corte

Tese aprovada, como requisito parcial, para obtenção do grau de Doutora em Ciências, Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas.

Data da Defesa: 27 de fevereiro de 2018.

Banca examinadora:

.....
Prof. Dr. Nelson José Laurino Dionello (orientador)
Doutor em Biotecnologia Agrícola pela Universidade Federal de Pelotas.

.....
Dr. Gabriel Campos
Doutor em Zootecnia pela Universidade Federal de Pelotas.

.....
Profa. Dra. Arione Boligon
Doutora em Genética e Melhoramento Animal pela Universidade Estadual Paulista Júlio de Mesquita Filho

.....
Prof. Dr. Marcos Antonio Anciuti
Doutor em Zootecnia pela Universidade Federal de Pelotas.

.....
Profa. Dra. Fernanda Medeiros Gonçalves
Doutora em Zootecnia pela Universidade Federal de Pelotas.

Aos meus pais, Eriana e Paulo Roberto;
Aos meus irmãos, Natália, Filipi e Mateus;
Aos meus sobrinhos Davi, Giovana e Lara;
Ao meu amor Rafael;
A minha grande família, sempre presente.

Dedico

Agradecimento

À Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão da bolsa de doutorado no Brasil e de sanduíche no exterior (PDSE).

Ao Programa de Pós-Graduação em Zootecnia pela oportunidade de estudo e qualificação em minha profissão.

À Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel por todos os anos como discente desta casa.

Ao meu orientador Professor Dr. Nelson José Laurino Dionello por todos estes anos de orientação, amizade, paciência e ajuda.

À Dra. Miriam Piles por aceitar me orientar e generosamente me receber por seis meses no IRTA-Torre Marimon em Barcelona-ES, juntamente com toda a equipe de pesquisadores e demais doutorandos que fizeram minha experiência mais produtiva e enriquecedora.

Aos demais professores do DZ por todos os ensinamentos e disciplinas que ajudaram na minha formação profissional, em especial aos Professores Ph.D. Fernando Rutz e Ph.D. Fernando Cardoso.

Aos componentes da banca de defesa de tese, Professora Dra. Arione Boligon, Professor Dr. Marcos Anciuti, Professora Dra. Fernanda Gonçalves, Professora Dra. Débora Nichelle e Dr. Gabriel Campos, obrigada por aceitarem a tarefa me auxiliar nesta etapa final, todos são profissionais e pessoas que admiro muito e me espelho para o futuro.

Ao funcionário do Laboratório de Ensino e Experimentação Zootecnia Professor Renato Peixoto, sem a ajuda do “Seu Juca” teria sido impossível realizar todos os trabalhos e experimentos.

Aos amigos e colegas do DZ, em especial a Janaina Reis, Raquel Pillon Della-Flora, Jerusa Germano, Darilene Tyska e todos os estagiários e alunos que de alguma forma colaboraram com meu trabalho ao longo dos anos.

À todos que colaboraram para este momento, em especial minha família que me apoia, torce e me dá muita força em todos os momentos.

Ao meu noivo Rafael, por todo companheirismo, amor, amizade e carinho.

Por último e mais importante a Deus, essa força de amor, paz, bondade e caridade que a todo momento zela por mim e é o responsável por minhas conquistas. Não foi fácil, não foi sem lágrimas ou sorrisos.

“Deus não escolhe os capacitados, capacita os escolhidos.
Fazer ou não fazer algo só depende de nossa vontade e perseverança”.

Albert Einstein

Resumo

GOTUZZO, Ariane Gonçalves. **Modelagem não linear de curvas de crescimento em codornas de corte.** 2018. 91f. Tese (Doutorado em Zootecnia) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2018.

Objetivou-se avaliar diferentes funções não lineares de crescimento a dados de codornas de corte europeias selecionadas durante 15 gerações sucessivas para maior peso corporal aos 42 dias de idade, assim como, estimar os parâmetros genéticos e efeitos genéticos e ambientais que afetaram a curva de crescimento. Duas metodologias foram utilizadas para modelagem da curva de crescimento: a tradicional em dois passos em abordagem bayesiana e a hierárquica bayesiana de estimação conjunta. No primeiro estudo aplicou-se a metodologia em dois passos, em que no primeiro passo por método de Gauss Newton estimou-se os parâmetros da curva de crescimento individualmente nos modelos de Brody, Gompertz, Logístico e von Bertalanffy. O modelo Gompertz apresentou melhor ajuste aos dados, segundo os critérios de qualidade de ajuste utilizados: quadrado médio do resíduo (QMR), Critério de informação de Akaike (AIC), Critério de informação Bayesiano (BIC) e Erro de predição médio (EPM), o modelo Brody superestimou o peso assintótico (A). Os valores de A, maturação ao nascimento (b) e taxa de maturidade (k) estimados pelo modelo Gompertz foram considerados como registros no segundo passo para estimação dos parâmetros genéticos por inferência bayesiana, sob um modelo animal em análises bi-características utilizando A, b e k entre si e com os pesos nas diferentes idades. Os parâmetros matemáticos estimados pela curva Gompertz ± erro padrão, foram: A (346,90±0,95), b (3,82±0,015) e k (0,0725±0,00035). As herdabilidades estimadas para os pesos variaram de 0,30 a 0,46 e foram para os parâmetros A, b e k de 0,15, 0,19 e 0,10, respectivamente. As correlações genéticas entre os pesos nas idades e os parâmetros variaram de: A (0,20 a 0,88), b (0,17 a -0,61) e k (0,03 a 0,51). As correlações genéticas entre os parâmetros da curva foram: A e b, 0,32; A e k, -0,33; e b e k, 0,71. As seleções visando maior peso adulto (A), maior maturidade ao nascimento (b) e maior taxa de maturidade (k) por resposta correlacionada com os pesos são recomendadas, respectivamente, nas idades de 42, 7 e 21 dias. No segundo estudo, utilizou-se a metodologia hierárquico bayesiano que permite a estimação conjunta dos parâmetros da curva de crescimento e componentes de (co)variâncias. Os modelos comparados foram Gompertz, Logistico e von Bertalanffy. Os critérios de qualidade de ajuste *Deviance Information Criterion* (DIC), QMR e a função de verificação de Gelfand, que avalia os modelos em diferentes pontos da curva de crescimento, definiram o modelo Gompertz como de melhor ajuste ao crescimento das codornas de corte. Os valores dos parâmetros da curva ± erro padrão, foram: A (361,29±0,74), b (3,86±0,0027) e k (0,0727±0,00014). As

herdabilidades de A, b e k foram de 0,32, 0,29 e 0,18, respectivamente. As correlações genéticas entre os parâmetros da curva foram: A e b, 0,25; A e k, -0,50; e b e k, 0,03. A comparação dos valores dos efeitos sistemáticos para gerações (primeira e última) revelaram que as codornas possuem maiores valores de peso adulto (A), de peso no ponto de inflexão (WPOI) e ao nascimento (b), maior idade no ponto de inflexão (APOI) e estão menos precoces (k) após as 15 gerações de seleção. Em relação ao sexo, as fêmeas possuem maior A, WPOI e APOI que os machos de acordo as diferenças no intervalo de máxima densidade *a posteriori* (HPD). Os resultados indicam que a curva de Gompertz é a que melhor descreve o crescimento das codornas de corte, e que os parâmetros da curva estimados podem ser usados em um índice de seleção, apesar da dificuldade em selecionar aves com maior taxa de crescimento e peso corporal. A comparação entre as duas metodologias permite inferir que os parâmetros estimados pelas duas metodologias foram próximos, no entanto com erro padrão maior no primeiro procedimento, assim como, a herdabilidade dos parâmetros é subestimada significativamente. O segundo procedimento forneceu estimativas dos parâmetros da curva e seus componentes de (co)variâncias com menor erro padrão, além disso, o estudo revelou como os efeitos sistemáticos atuam sobre a curva de crescimento após sucessivas seleções.

Palavras-chave: codorna europeia; funções não lineares; análise bayesiana; modelo hierárquico bayesiano.

Abstract

GOTUZZO, Ariane Gonçalves. **Nonlinear modeling of growth curves in meat quails.** 2018. 91p. Thesis (Doctor in Animal Science) - Programa de Pós-Graduação em Zootecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, 2018.

The objective of this study was to evaluate different nonlinear growth functions of European quail data selected during 15 successive generations for greater body weight at 42 days of age, as well as to estimate the genetic parameters and genetic and environmental effects that affected the growth curve. Two methodologies were used for modeling the growth curve: the traditional two-step Bayesian approach and the Bayesian hierarchical joint estimation. In the first study the methodology was applied in two steps, in which in the first step by Gauss Newton method the parameters of the growth curve were estimated individually in the Brody, Gompertz, Logistic and von Bertalanffy models. The Gompertz model presented better adjustment to the data according to the quality of fit criteria used: mean square of residue (QMR), Akaike Information Criterion (AIC), Bayesian Information Criterion (BIC) and Mean Prediction Error (SEM), the Brody model overestimated the asymptotic weight ($\boldsymbol{A}$). The values of $\boldsymbol{A}$, maturation at birth ($\boldsymbol{b}$) and maturity rate ($\boldsymbol{k}$) estimated by the Gompertz model were considered as records in the second step for estimation of genetic parameters by Bayesian inference, under an animal model in two-trait analysis using $\boldsymbol{A}$, $\boldsymbol{b}$ and $\boldsymbol{k}$ among themselves and with weights at different ages. The mathematical parameters estimated by the Gompertz curve ± standard error were: $\boldsymbol{A}$ (346.90 ± 0.95), $\boldsymbol{b}$ (3.82 ± 0.015) and $\boldsymbol{k}$ (0.0725 ± 0.00035). The estimated heritabilities for weights varied from 0.30 to 0.46 and were for the parameters $\boldsymbol{A}$, $\boldsymbol{b}$ and $\boldsymbol{k}$ of 0.15, 0.19 and 0.10, respectively. Genetic correlations between curve parameters were: $\boldsymbol{A}$ and $\boldsymbol{b}$ 0.32; $\boldsymbol{A}$ and $\boldsymbol{k}$ -0.33; and $\boldsymbol{b}$ and $\boldsymbol{k}$ 0.71. Genetic correlations between weights at ages and parameters ranged from: $\boldsymbol{A}$ (0.20 to 0.88), $\boldsymbol{b}$ (0.17 to -0.61) and $\boldsymbol{k}$ (0.03 to 0.51). The selections for greater adult weight ($\boldsymbol{A}$), higher maturity at birth ($\boldsymbol{b}$) and higher maturity ($\boldsymbol{k}$) by response correlated with weights are recommended, respectively, at the ages of 42, 7 and 21 days. In the second study, we used the Bayesian hierarchical methodology that allows the joint estimation of growth curve parameters and (co)variance components. The models compared were Gompertz, Logistico and von Bertalanffy. The Deviance Information Criterion (DIC), QMR and Gelfand's verification function, which evaluates the models at different points in the growth curve, defined the Gompertz model as the best adjustment to the growth of meat quails. The values of the parameters of the curve ± standard error were: $\boldsymbol{A}$ (361,29 ± 0,74), $\boldsymbol{b}$ (3,86 ± 0,0027) and $\boldsymbol{k}$ (0,0727 ± 0,00014). The heritabilities of $\boldsymbol{A}$, $\boldsymbol{b}$ and $\boldsymbol{k}$ were 0.32, 0.29 and 0.18, respectively. Genetic correlations between curve parameters were: $\boldsymbol{A}$ and $\boldsymbol{b}$ 0.25; $\boldsymbol{A}$ and $\boldsymbol{k}$ -0.50; and $\boldsymbol{b}$ and $\boldsymbol{k}$ 0.03. Comparison of the systematic effect values for generations (first and last) revealed that quails have higher values of adult weight ($\boldsymbol{A}$), inflection point weight (WPOI) and birth weight ($\boldsymbol{b}$), higher age at inflection point (APOI)

and are less precocious ($\boldsymbol{k}$) after the 15 selection generations. In relation to sex, females have larger, WPOI and APOI than males according to differences in the Highest Posterior Density (HPD). The results indicate that the Gompertz curve best describes the growth of meat quails and that the estimated curve parameters can be used in a selection index despite the difficulty in selecting birds with higher growth rate and body weight. The comparison between the two methodologies allows to infer that the parameters estimated by the two methodologies were close, however with a higher standard error in the first procedure, as well as the heritability of the parameters are significantly underestimated. The second procedure provided estimates of the parameters of the curve and its components of (co)variances with the lowest standard error, in addition, the study revealed how the systematic effects act on the growth curve after successive selections.

Keywords: Bayesian hierarchical model; Bayesian analysis; European quail; nonlinear functions.

Lista de Figuras

ARTIGO 1

Figura 1. Pesos médios e desvio padrões ao nascimento (PN), sete (P7), quatorze (P14), vinte e um (P21), vinte e oito (P28), trinta e cinco (P35) e quarenta e dois dias (P42)..... 47

Figura 2. Resíduos entre os valores observados e estimados nos modelos Brody, Gompertz, Logístico e von Bertalanffy 49

ARTIGO 2

Figure 1. Mean expectations of the Gelfand's check function $E(g|\mathbf{y}_{-r})$ for Gompertz, Logistic and von Bertalanffy growth curve..... 81

Figure 2. Posterior means and standard deviation (shadow) for parameters of the Gompertz curve A (a), b (b) and k (c), APOI (d) and WPOI (e) by sex and generation.82

Lista de Tabelas

Tabela 1. Modelos não lineares 19
Tabela 2. Peso e a idade no ponto de inflexão para modelos não lineares..... 20
ARTIGO 1
Tabela 1. Estimativas dos parâmetros a posteriori (A , b e k) e erro padrão (EP), coeficiente de determinação (R^2), quadrado médio do resíduo (QMR), Critério de informação de Akaike (AIC), critério bayesiano de Schwartz (BIC) e erro de predição médio (EPM), de acordo com os modelos estudados..... 48
Tabela 2. Herdabilidades (diagonal), correlações genéticas (abaixo da diagonal) e correlações fenotípicas (acima da diagonal) a posteriori dos parâmetros da curva de crescimento de codornas de corte.....50
Tabela 3.Distribuição a posteriori das herdabilidades (h^2) e componentes de variância, com respectivos, desvio padrão (SD) e intervalo de maior densidade a posteriori (HDP) para as idades de Peso ao nascer (PN) aos sete (P7), 14 (P14), 21 (P21), 28 (P28), 35 (35) e 42 dias (P42) para codornas de corte..... 51
Tabela 4.Correlação genética e residual entre o parâmetro k e as idade de peso ao nascimento, sete, 14, 21, 28, 35 e 42 dias, desvio padrão (SD) e intervalo de máxima densidade a posteriori (HPD). 52
ARTIGO 2
Table 1. Summary of weights data of European quail per generation 74
Table 2. Age (APOI) and weight (WPOI) at inflexion point in Gompertz, Logistic and von Bertalanffy functions. 75
Table 3. Goodness of fit of growth function of meat quails 76
Table 4. Estimating growth curve parameters for meat quails 77
Table 5. Mean of the systemic effects of parameters A, b, k, APOI and WPOI, high posterior density interval at a 95% probability (HPD) and Monte Carlo error (MCse) for sex effect 78
Table 6. Marginal posterior distributions of variance components of Gompertz growth curve parameters for meat quails 79
Table 7. Marginal posterior distributions of correlation between Gompertz growth curve parameters of meat quails 80

Sumário

1. Introdução 14
2. Revisão de literatura 17
2.1. Modelos não lineares 17
2.2. Inferência Bayesiana 21
2.3. Estimação dos parâmetros matemáticos e genéticos da curva de crescimento 22
3. Artigo 1 33
Estudo da curva de crescimento de codornas de corte e estimação dos parâmetros genéticos em análise bicaracterística com a taxa de maturidade (**k**) 33
Resumo 34
Abstract 34
Introdução 35
Materiais e Métodos 36
Dados, instalações e manejo 36
Ajustamento dos modelos aos dados 37
Critérios de qualidade do ajuste 37
Componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos 38
Resultados e Discussão 39
Conclusões 43
Referências 43
4. Artigo 2 53
Bayesian hierarchical model for comparison of different nonlinear function and genetic parameter estimates of meat quails 53
Abstract 54
Introduction 55
Materials And Methods 57
Animals and Data 57
Models 58
Statistical analysis 60
Goodness of fit 61

Results and discussion 62
Acknowledgements 68
References 68
5. Considerações Finais 83
Referências 84

1. Introdução

A coturnicultura no Brasil vem ganhando espaço e se tornando uma atividade atrativa e rentável, devido ao rápido retorno de capital investido, a qualidade e o valor nutritivo da carne e ovos. As duas espécies mais criadas no país são as codornas japonesas (*Coturnix coturnix japonica*), especializadas em ovos, e as codornas europeias (*Coturnix coturnix coturnix*), especializadas em produzir carne, mas que servem muito bem ao duplo propósito, carne e ovos (MARTINS, 2002; TEIXEIRA et al., 2012). Um dos fatores que inviabiliza o aumento da atividade é a falta de material genético especializado no mercado.

Nos programas de melhoramento de aves a seleção normalmente ocorre em função do peso corporal em uma idade fixa, tornando esta uma característica a ser melhorada para obtenção dos genótipos desejáveis. Para formação de linhagens de alto desempenho, de acordo com o objetivo do programa, a seleção ocorre por comparação dos animais. Linhagens atuais de frango de corte são exemplos da importância do peso corporal na seleção de aves (RIBEIRO, 2014a). O mesmo autor relata que ao efetuarmos a seleção somente em função do peso, podemos selecionar biótipos diferentes, ou seja, dois animais de mesmo peso, podem alcançar a maturidade em diferentes momentos, um mais tardio, ainda em fase de crescimento, e o outro precoce, que já atingiu a maturidade. Por outro lado, nenhuma outra característica é de tão fácil mensuração e esta tão diretamente relacionada a produção de carne, justificando a importância do conhecimento da curva de crescimento nos programas de melhoramento.

Segundo Martins (2002), o procedimento de obtenção de material genético em codornas deve ocorrer em programas de melhoramento a partir do desenvolvimento de linhagens por seleção, o mesmo praticado para galinhas de postura e frangos de corte. Inicialmente, visando ganhos devido aos efeitos genéticos aditivos e o posterior cruzamento para explorar a heterose e recuperar os efeitos de uma possível depressão causada pela endogamia.

Em melhoramento genético a adoção da estrutura de dados longitudinais (medidas repetidas) e inclusão do parentesco entre indivíduos são comumente utilizadas nos estudos (ROSSI et al., 2009). A regressão sobre o tempo utilizando os modelos não lineares é uma das formas de analisar as características relacionadas

ao crescimento, com pesos em diferentes idades. A vantagem dos modelos não lineares é resumir informações das pesagens em poucos parâmetros de interpretação biológica (BONAFÉ et al., 2010), além disso, o significado biológico dos parâmetros oferece uma oportunidade para desenvolver estratégias de melhoramento, modificando práticas de manejo ou a composição genética da forma das curvas de crescimento (SEZER & TARHAN, 2005).

Muitos modelos não lineares podem ser utilizados para descrever a curva de crescimento dos animais e os critérios de qualidade de ajuste são adotados para auxiliar na escolha do modelo que melhor descreve o crescimento da espécie, linhagem ou raça. A escolha do modelo ideal irá garantir que os parâmetros genéticos sejam estimados com maior acurácia nos programa de melhoramento genético.

Silva et al. (2010) afirmam que a obtenção das estimativas dos parâmetros matemáticos das curvas de crescimento são uma das formas de avaliar o crescimento animal. Du Preez (1991) descreve as curvas de crescimento como valiosas ferramentas em estudos genéticos e úteis no conhecimento sobre o crescimento das aves. O mesmo autor destacou o uso das informações para formular hipóteses sobre os requerimentos nutricionais das aves.

Nos estudos realizados sobre curvas de crescimento em codornas de corte europeias são estimados apenas os parâmetros matemáticos dos modelos não lineares (DRUMOND et al., 2013; MOTA et al., 2013; MOTA et al., 2015; BONAFÉ et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2008). No entanto, para os programas de melhoramento genético é essencial estimar os parâmetros genéticos (herdabilidades e correlações) das funções de crescimento (NARİNÇ et al., 2010a). As estimativas de herdabilidade dos parâmetros da curva de crescimento são necessárias nos programas de melhoramento por indicarem a taxa de melhoramento que pode ser atingida pela seleção, além disso, as herdabilidades auxiliam no tipo de seleção que deve ser adotada, visando maior e ou mais rápido ganho genético. Correlações genéticas e fenotípicas tem sua importância nos programas por permitirem aos melhoristas predizerem as respostas correlacionadas que podem ser obtidas nos caracteres produtivos e reprodutivos, quando a seleção ocorrer com base nos parâmetros da curva (BRACCINI, 1993).

Barbato et al. (1991) relataram que as curvas de crescimento de frangos podem ser passíveis de manipulação genética e que isso pode ser realizado através de

seleção independente ou direta para parâmetros herdáveis da curva ou selecionando indiretamente com base em características correlacionadas.

Informações sobre parâmetros genéticos de codornas somente foram encontradas para codornas japonesas na metodologia em dois passos (AKBAS & OGUZ, 1998; AKBAS & YAYLAK, 2000; NARİNÇ et al., 2010a; NARİNÇ et al., 2014). Neste procedimento no primeiro passo as estimativas individuais dos parâmetros da curva são obtidas, e no segundo passo um modelo misto é aplicado para obtenção dos componentes de (co)variâncias entre as estimativas dos parâmetros. Métodos de máxima verossimilhança restrita ou bayesiano são utilizados no segundo passo e, segundo Forni et al. (2008), no método tradicional informações de pais não são consideradas no ajuste da curva de cada animal, animais com poucos dados necessitam ser excluídos da análise e os erros de ajuste do primeiro passo não são considerados no segundo. Varona et al. (1997) propuseram um método alternativo que permite fazer a estimação conjunta dos parâmetros da curva, componentes de (co)variâncias e valores genéticos, evitando os problemas da estimação em dois passos.

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de utilizar as funções não lineares Brody, Gompertz, Logística e von Bertalanffy para descrever o crescimento corporal de codornas de corte europeias, estimando os parâmetros das curvas de crescimento e componentes de (co)variâncias através das metodologias tradicional em dois passos e hierárquica bayesiana de estimação conjunta.

2. Revisão de literatura

2.1. Modelos não lineares

Em pesquisa na área avícola é comum o uso de modelos matemáticos para descrição de fenômenos biológicos como crescimento, produção de ovos, incubação, digestão, absorção de nutrientes, etc. As variáveis quantitativas são tomadas para representar fatores que influenciam o fenômeno (RONDON et al., 2002). O desenvolvimento do animal do nascimento a idade adulta segue uma curva sigmóide, que tem uma aceleração até a puberdade e, posteriormente, uma inibição regulada pelo sistema hormonal. O crescimento é influenciado por vários fatores, como condições ambientais e sexo (OLIVEIRA et al., 2013).

Segundo Mazucheli & Achcar (2002), avaliar a possível relação entre uma variável dependente com uma ou mais variáveis independentes é uma das tarefas mais comuns em análise estatística. Pode-se atingir este objetivo por meio dos conhecidos modelos de regressão, os quais se dividem em duas classes distintas segundo sua resolução matemática: os lineares e os não lineares.

Forni et al. (2007) relataram a possibilidade de avaliar características que se repetem descrevendo a trajetória por meio de um modelo matemático que considera sua não linearidade, ou seja, por uma regressão não linear das medidas sobre o tempo. Rondon et al. (2002) e Tholon & Queiroz (2009) caracterizam os modelos lineares por todos os seus parâmetros estarem dispostos linearmente e na maioria das vezes apresentarem somente uma solução para cada um dos parâmetros, obtidos por uma matriz de informação que possui somente elementos numéricos, as vezes o modelo precisa ser reparametrizado ou sofrer alguma restrição para obtenção de uma única solução. Segundo esses autores, nos modelos não lineares a matriz de informação possui todos ou algum parâmetro que deverá ser estimado para a solução dos parâmetros, os mesmos são substituídos por valores prováveis em um processo iterativo que busca um valor mínimo para a soma de quadrados do erro ou resíduo. Este processo indica a solução teórica ideal e é dependente dos valores iniciais ("*priors*") que influenciam a velocidade e a própria convergência.

Os modelos não lineares têm sido desenvolvidos de forma a relacionar os dados de peso-idade (OLIVEIRA et al., 2000; GARNERO et al., 2005) e têm se mostrado adequados para descrever curvas de crescimento de diversas espécies animais (MAZZINI et al., 2005; GARNERO et al., 2005; SILVA et al., 2010). As curvas

de crescimento também são classificadas como: dinâmicas, que podem variar no tempo; empíricas, quando os dados são obtidos ignorando passos intermediários que ocasionaram a resposta final; e determinísticas, quando para uma determinada idade (t) é obtida apenas uma resposta, representada pelo peso médio esperado de uma linhagem para a idade (t). Porém, um modelo estocástico pode ser obtido quando adicionamos um fator aleatório de variação, permitindo a estimação dos parâmetros de dispersão, e estes sendo capazes de medir a variabilidade dos indivíduos que compõem a população. Por essa razão, estudar a curva de crescimento de cada animal, por meio de modelos estocásticos, tem se mostrado bastante útil, principalmente nas pesquisas em melhoramento genético animal. As curvas de crescimento podem dar suporte a seleção e no progresso genético em programas de melhoramento, por permitirem comparar animais considerando efeitos como o sexo, não controlado por grupos de manejo (THOLON & QUEIROZ, 2009).

Como vantagens os modelos não lineares apresentam simplicidade e facilidade na interpretação dos seus três ou quatro parâmetros, um número reduzido em relação aos modelos lineares, e a interpretação biológica dos mesmos, o que possibilita um maior entendimento do processo de crescimento dos animais (AMARAL, 2008; SILVA et al., 2010; OLIVEIRA et al., 2000). Os parâmetros de maior importância nos programas de melhoramento são o peso à maturidade (A) e velocidade de crescimento (k), que representam, o peso na idade adulta e a medida de precocidade do animal, respectivamente (SILVA et al., 2010).

Os modelos matemáticos não lineares podem avaliar fatores genéticos e de ambiente que influenciam na forma da curva de crescimento, e assim altera-lá por meio da identificação e seleção de animais com maior velocidade de crescimento, sem alterar o peso adulto, ao invés de selecionar animais cada vez maiores, aumentando os custos de mantença (GARNERO et al., 2005; SARMENTO et al., 2006). Conhecer a curva de crescimento dos animais permite adotar práticas de manejo que otimizem a produção de carne, cada fase de desenvolvimento pode ser priorizada em suas necessidades nutricionais, além de ser possível predizer a idade ótima de abate, em função da taxa de máximo crescimento (BRACCINI et al., 1996).

A velocidade de crescimento é de grande importância em programas de melhoramento genético de codornas, porque quanto mais rápido a codorna cresce, menor o intervalo de tempo para que atinja a idade adulta e, com isso, pode-se reduzir gastos com a alimentação, diminuir os intervalos de geração, e consequentemente,

aumentar o ganho genético a cada geração (DRUMOND et al., 2013). Embora as curvas de crescimento tenham sido estudadas por uma variedade de razões, as mudanças na forma da curva de crescimento resultantes da seleção para peso corporal receberam apenas investigação limitada (AGGREY et al.,2003).

Existe uma infinidade de funções não lineares disponíveis para modelar as curvas de crescimento dos diversos animais. As cinco funções não lineares mais utilizados para aves são: Brody, Gompertz, Logístico, von Bertalanffy e Richards (BRACCINI et al., 1996; AKBAZ & OGUZ, 1998; NARINÇ et al., 2017), as quatro primeiras possuem três parâmetros e são modificações do modelo Richards (tabela 1), que possui um quarto parâmetro, o ponto de inflexão variável enquanto que, os demais modelos possuem ponto de inflexão fixo. No entanto, o modelo Richards é de difícil convergência devido a dificuldade de estimação do ponto de inflexão, caracterizado por ser o momento em que as taxas de crescimento passam de crescentes para decrescentes (BRACCINI et al., 1996).

Tabela 1. Modelos não lineares

Modelo não linear	Equação	Referência
Brody	$\mathrm{Y} = \mathrm{A}\left(1 - \mathrm{be}^{-\mathrm{kt}}\right) + \varepsilon$	BRODY (1945)
Gompertz	$\mathrm{Y} = \mathrm{Ae}^{-\mathrm{be}^{-\mathrm{kt}}} + \varepsilon$	LAIRD (1965)
Logística	$\mathrm{Y} = \mathrm{A}(1 - \mathrm{be}^{-\mathrm{kt}})^{-1} + \varepsilon$	NELDER (1961)
von Bertalanffy	$\mathrm{Y} = \mathrm{A}\left(1 - \mathrm{be}^{-\mathrm{kt}}\right)^{3} + \varepsilon$	VON BERTALANFFY (1957)
Richards	$\mathrm{Y} = \mathrm{A}[1 - \mathrm{be}^{(-\mathrm{kt})}]^{\mathrm{M}} + \varepsilon$	RICHARDS (1959)

Segundo Braccini (1993) e Forni (2007), os parâmetros das curvas de crescimento possuem os seguintes significados e interpretações biológicas:

A = valor assintótico ou peso assintótico, quando t tende a $+\infty$. Interpretado como o peso adulto do animal;

k = relacionado a taxa da maturação (um indicador da velocidade com que o animal se aproxima do seu tamanho adulto), é referido como índice de maturidade pois estima a taxa de maturação da curva, a taxa relativa na qual A é alcançado. Graficamente determina a inclinação da curva, valores altos indicam maturidade precoce (BROWN et al., 1976);

b = constante de integração que está relacionada aos pesos iniciais dos animais (parâmetro escalar). Reflete o grau de maturação ao nascimento, maiores valores estão relacionados a menores pesos ao nascer nos modelos de Brody, Gompertz, von Bertalanffy e Richards;

M = determina o ponto de inflexão da curva e reflete o grau da curvatura sigmoide (maiores valores de M representam um "S" mais acentuado). Marca o fim do crescimento acelerado e inicio da fase de auto inibição até o peso adulto, pode ser útil para definir o momento mais vantajoso para o abate.

ε = erro aleatório.

As modificações que ocorrem da função Richards são devido a atribuição de diferentes valores fixos para o parâmetro inflexão. Assim, quando o M = 0 a curva é Brody; quando tende a 1 a curva é Gompertz (M = 1 não tem solução); quando o M = 2 a curva é a Logística; e se M = 2/3 a curva é von Bertalanffy (BRACCINI, 1993; SARMENTO et al., 2006).

Segundo Forni (2007), os parâmetros da curva, além de descreverem o processo de crescimento em vários aspectos e serem utilizados como critérios de seleção, podem predizer outras medidas de interesse em produção animal, como o peso e idade no ponto de inflexão da curva. Importantes características que também podem ser utilizadas como critérios de seleção (tabela 2).

Tabela 2. Peso e a idade no ponto de inflexão para modelos não lineares

Modelo não linear	Idade no ponto de inflexão	Peso no ponto de inflexão
Richards	$k^{-1}\ln(MA)$	$A((M-1)/M)^{M}$
von Bertalanffy	$\ln(3b)/k$	$8A/27$
Gompertz	$\ln(b)/k$	A/e
Logistica	$-\ln(1/b)/k$	$A/2$

O modelo Brody é um caso particular por não possuir ponto de inflexão (M=0), sendo comum utilizar este modelo para descrever o crescimento pós-natal ou fase de auto-inibição do crescimento (FREITAS, 2005).

2.2. Inferência Bayesiana

A inferência bayesiana fundamenta-se no uso da probabilidade de expressar incerteza. A informação *a priori* é a informação que temos sobre os parâmetros que queremos estimar antes de realizarmos nossa pesquisa (BLASCO et al., 2003; BLASCO, 2017). A inferência bayesiana combina a informação *a priori* e a função de verossimilhança. Esta combinação é feita por meio do Teorema de Bayes, originando a distribuição *a posteriori* (OLIVEIRA et al., 2015).

Uma das principais vantagens da inferência bayesiana é a possibilidade de marginalização. Isso implica que, em um modelo com várias variáveis e parâmetros, podemos examinar a incerteza de cada variável e parâmetro um a um, levando em consideração os erros de estimação de todas as outras incógnitas. As inferências em um contexto bayesiano são feitas a partir da distribuição posterior marginal de um efeito ou um parâmetro, tendo integrado todas as outras incógnitas, ou seja, dando-lhes todos os seus valores possíveis, multiplicando pela probabilidade de cada valor (BLASCO, 2017). Em geral, a integração da distribuição conjunta *a posteriori* para a obtenção das marginais não é analítica, sendo necessário o uso de algoritmos iterativos especializados como os algoritmos de Monte Carlo via Cadeias de Markov (MCMC) (SILVA et al, 2010; MACEDO, 2013).

No passado, a falta de capacidade computacional em resolver as integrais barrou o desenvolvimento da estatística bayesiana em muitos campos do conhecimento (BLASCO et al., 2003). O método numérico MCMC nos permite encontrar uma estimativa precisa das distribuições marginais posteriores sem a necessidade de resolver as integrais necessárias para a marginalização. O procedimento MCMC usado mais comumente em produção animal é de *Gibbs Sampler* (amostragem de Gibbs), para isso a distribuição condicional completa obtida a partir da distribuição conjunta *a posteriori* necessita apresentar uma distribuição conhecida, como Normal ou Wishart Invertida. Caso não apresente uma distribuição condicional conhecida é utilizado o algoritmo de Metropolis-Hastings (BLASCO et al., 2003; SILVA et al., 2010).

Por se tratarem de processos iterativos os algoritmos MCMC necessitam métodos para a avaliação de suas convergências, ou melhor, que garantam não existirem indícios da falta de convergência (BLASCO et al. 2017; SILVA et al., 2010), dentre os métodos de avaliação mais utilizados estão: Geweke (1992), Gelman &

Rubin (1992), Raftery & Lewis (1992) e Heidelberger & Welch (1993) (MACEDO, 2013; BLASCO et al., 2017)

2.3. Estimação dos parâmetros matemáticos e genéticos da curva de crescimento

Segundo Sarmento et al. (2006), nos modelos não lineares não é possível a solução direta do sistema de equações, já que esta é dependente dos próprios parâmetros a serem estimados. Sendo necessário um método iterativo para obtenção das estimativas dos parâmetros, para isso, é necessário fornecer os valores inicias atribuídos aos parâmetros a serem estimados, calcula-se 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. O critério de convergência é alcançado quando o valor da estimativa passa a não variar depois de um número específico de decimais, usualmente 10^{-8}, a cada nova rodada.

O método de Gauss Newton é o mais utilizado para estimar parâmetros dos modelos não lineares. A metodologia consiste em aplicar uma aproximação por uma expansão da série de Taylor e aproximar o modelo de regressão não linear aos termos lineares, a estimação dos parâmetros ocorre por quadrados mínimos ordinários. Este método é dependente dos valores iniciais dos parâmetros que devem ser obtidos por estudos prévios, outras pesquisas ou conhecimento teórico sobre a espécie (THOLON & QUEIROZ, 2009). Essa metodologia permite estimar os parâmetros matemáticos da curva, no entanto, quando o objetivo é estimar os parâmetros genéticos das curvas de crescimento outras metodologias são adotadas.

No procedimento tradicionalmente utilizado, em dois passos, para estimar os parâmetros genéticos da curva de crescimento e componentes de (co)variância, no primeiro passo é utilizado o método de Gauss Newton e no segundo passo as estimadas dos parâmetros da curva são consideradas variáveis dependes em um modelo ANOVA por metodologia da máxima verossimilhança restrita (REML). No entanto, nos últimos anos devido ao desenvolvimento computacional, a aplicação da metodologia bayesiana no segundo passo também é uma realidade.

Segundo Forni et al. (2007) no método tradicional de obtenção dos parâmetros genéticos em dois passos, no primeiro, os parâmetros são estimados para cada

animal individualmente e, em um segundo passo, os efeitos genéticos e ambientais que atuam sobre estes parâmetros são preditos. Assim, o erro de ajuste do primeiro passo não é considerado na estimação dos componentes de (co)variâncias e na predição dos valores genéticos. Outro aspecto negativo relatado pelos autores é que neste método somente informações do próprio animal são utilizadas para a estimação dos parâmetros da curva, deste modo os animais que têm seus pesos registrados somente até a idade ao abate nem sempre podem ter sua curva de crescimento bem ajustada, principalmente no caso de bovinos e outras espécies onde no momento do abate os animais não atingiram a idade adulta. Animais que possuem poucas pesagens também necessitam ser retirados na análise.

Como uma solução para os problemas da análise em dois passos Varona et al. (1997) propôs modelo hierárquico Bayesiano que permite a estimação conjunta dos parâmetros das funções e seus componentes de (co)variâncias. Este método permite estimar os parâmetros da função não linear utilizando todos os registros de peso do animal e de todos os seus parentes, assim como a informação proveniente dos animais que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos. Desta forma, os parâmetros podem ser estimados com maior acurácia, animais com poucos registros não necessitam ser excluídos das análises e o erro de ajuste dos parâmetros é considerado na estimação dos componentes de (co)variâncias.

Varona et al. (1997) complementam que o modelo hierárquico também permite a predição das diferenças entre níveis de efeitos sistemáticos sobre os parâmetros da curva, possibilitando assim quantificar diferenças entre sexos ou gerações selecionadas. Outra importante propriedade deste procedimento é a possibilidade de reduzir a influência de “outliers”, uma vez que a informação a priori de parentes e animais que estiveram sob os mesmos efeitos sistemáticos obriga que a amostragem dos parâmetros ocorra em uma região do espaço paramétrico de alta probabilidade a priori.

Blasco et al. (2003) e Silva et al. (2010) descreveram um modelo hierárquico bayesiano como: primeiro estágio do modelo sendo a trajetória, e assumindo que a curva de crescimento individual é descrita corretamente usando uma dada função não linear. O segundo estágio descreve como as trajetórias variam entre os indivíduos, e assume-se que os parâmetros da curva de crescimento são adequadamente descritos por um modelo linear misto que inclui efeitos sistemáticos e genéticos. É necessário então, um terceiro estágio, uma vez que um modelo de probabilidade bayesiano exige

a atribuição de distribuições *a priori* a cerca de todos os parâmetros considerados nos estágios anteriores.

No estudo de Varona et al. (1999) são comparadas as aplicações de um modelo hierárquico bayesiano proposto por Varona et al. (1997) e o procedimento em dois passos utilizando a metodologia bayesiana no segundo passo. No procedimento em dois passos: no primeiro passo foram obtidos por quadrados mínimos as estimativas para todos os parâmetros da função von Bertalanffy. No segundo passo: as estimativas dos parâmetros ($\hat{A}$, $\hat{b}$ e $\hat{k}$) foram analisadas como registros em um modelo animal multivariado, então um algoritmo de Gibbs Sampler é utilizado para obter as distribuições marginais dos componentes de (co)variância e valores genéticos. O método proposto por Varona et al. (1997) se resume a utilizar uma análise conjunta para obter simultaneamente os parâmetros da curva de crescimento, componentes de variâncias e valores genéticos.

No estudo realizado por Varona et al. (1999) ainda foram discutidos os resultados das estimativas de componentes de (co)variância, herdabilidades e correlações genéticas e residuais para os dois procedimentos. Segundo os autores a metodologia em dois passos subestimou significativamente as herdabilidades, as possíveis causas são: o efeito da variação dos desempenhos dados os parâmetros da função de produção (σ_r^2), que não são considerados na análise, e os ruídos das estimativas produzidas que foram absorvidos pelas variações residuais. Outro resultado importante dos autores foi o viés na estimativa de correlações genéticas e residual. Divergências mais fortes entre as metodologias de dois passos e hierárquica aparecem quando poucos registros estão disponíveis para cada animal; à medida que a quantidade de informações por indivíduo aumenta, os resultados para ambos os procedimentos se assemelham. No entanto, para fins práticos, uma grande quantidade de informações por indivíduo só está disponível em alguns casos.

Segundo Rekaya et al. (2000) os modelos hierárquicos em uma análise Bayesiana permitem estimar parâmetros em modelos não lineares, usando todas as informações disponíveis e respondendo por todas as fontes de incerteza. As inferências são baseadas em distribuições posteriores marginais dos parâmetros e a marginalização é conseguida através do amostrador de Gibbs.

Mignon-Grasteau & Beaumont (2000) revisando trabalhos sobre curvas de crescimento de aves, relataram que a metodologia hierárquica bayesiana utilizando o Amostrador de Gibbs de Varona et al. (1997) consegue com o mesmo número de

medidas, realizar uma estimação mais precisa dos parâmetros. Para aves esta metodologia foi aplicada somente por Mignon-Grasteau et al. (2000) em frangos de corte para quantificar diferenças de gênero e seleção sobre os parâmetros da curva.

Avaliadores de qualidade de ajuste e comparações entre modelos

Os avaliadores de qualidade de ajuste são ferramentas estatísticas utilizadas para comparar os valores observados e estimados quando modelos de regressão não lineares são ajustados a um conjunto de dados. A existência de um grande número de avaliadores de qualidade de ajuste na literatura, o que dificulta a escolha do que melhor realiza esta tarefa (SILVA et al., 2011; SILVEIRA, 2010), levando em consideração que cada um preconiza uma determinada característica como, por exemplo, a minimização dos erros de ajuste, a habilidade de predição e a simplicidade do modelo (SILVEIRA, 2010). Esta escolha é ainda mais difícil quando se tem diferentes populações ou cruzamentos, pois muitas vezes o modelo que melhor representou o crescimento dos animais de uma população pode não ser o melhor para as demais.

A curva Gompertz frequentemente é apresentada como a de melhor ajuste para dados de crescimento de codornas (AKBAS & AYLAYK, 2000; OLIVEIRA et al., 2008; AKBAS & OGUZ, 1998; NARİNÇ et al., 2010a; NARİNÇ et al., 2010b; NARİNÇ et al., 2014; DU PREEZ & SALES, 1997; RAJI et al., 2014; RIBEIRO, 2014b; ROSSI & SANTOS, 2014) e de outras aves (MIGNON-GRASTEAU & BEAUMONT, 2000).

Oliveira et al. (2008) ajustaram as curvas Gompetz e Logístico a dados de codornas de corte para avaliar a influência da proteína bruta (PB) na dieta sobre o peso adulto (A) e a taxa de maturidade (k) para cada sexo, do nascimento aos 42 dias. Os autores concluíram que os níveis de PB alteram o formato da curva de crescimento das codornas de cortes, o ajuste de dados de peso-idade permitiu estudar o crescimento de codornas por nível de PB e que modelos não-lineares poderiam ser usados para avaliar o crescimento de codornas de corte alimentadas com diferentes níveis de PB em várias fases. O modelo Gompertz foi sugerido para ajuste de dados de peso-idade segundo os critérios de qualidade de ajuste adotados: coeficiente de determinação (R^2), quadrado médio do resíduo (QMR) e desvio médio absoluto (DMA).

Em codornas japonesas, Narinç et al. (2010b) utilizaram o proc NLIN do SAS através do algoritmo de Marquardt para comparar 10 diferentes funções não lineares

(Gompertz, Richards, Logístico, Bertalanffy, Brody, Negativo Exponencial, Morgan-Mercer Flodin e três modelos Hyperbolastic). A conclusão dos autores foi que o modelo Gompertz era mais adequado por apresentar, no geral, melhores resultados nos critérios de qualidade de ajuste adotados, principalmente pelos valores dos critérios de informação de Akaike (AIC) e Bayesiano (BIC) que foram os menores entre os modelos testados. Os critérios de qualidade de ajuste utilizados foram: coeficiente de determinação (R^2), coeficiente de determinação ajustado (R^2aj), AIC, BIC, quadrado médio do erro (QME). Akbas & Oguz (1998) estimaram as curvas de crescimento de codornas japonesas individualmente com algoritmo iterativo do método de Levenberg-Marquardt, utilizando quadrados mínimos. Foram estudadas as linhas controle (126 aves) e selecionada (78 aves) para maior peso corporal as quatro semanas por cinco gerações consecutivas, três modelos não lineares foram comparados (Gompertz, Bertalanffy e Logistico) em termos de modelagem do crescimento. Embora os três modelos tenham sido considerados adequados para descrever o padrão de crescimento das aves, o modelo Gompertz foi definido como o melhor por apresentar maior valor de R^2 e menor de soma de quadrados do resíduo (SQR).

Outros autores também relataram que mais de um modelo pode ser adequado para descrever a trajetória de crescimento das aves (FIRAT et al., 2016; DRUMOND et al., 2013; MOTA et al., 2013; MOTA et al., 2015; ROCHA-SILVA et al., 2016). Mota et al. (2013), trabalhando com três genótipos de codornas de corte, de um dia aos 35 dias, pesadas semanalmente, ajustaram os modelos Gompertz, Logístico, von Bertalanffy e Richards, e definiram o melhor modelos a partir dos critérios de qualidade de ajuste: coeficiente de determinação ajustado (R^2aj), o quadrado médio do erro (QME), o valor do critério de Akaike (AIC) e Bayesiano (BIC), o desvio padrão assintótico (DPA), o desvio médio absoluto (DMA) e o índice assintótico (IA). Todos os modelos foram indicados para ajustar o crescimento dos genótipos estudados, exceto o modelo Richards, por superestimar o ponto de inflexão, o que segundo os autores, pode ser explicado pela correlação alta e negativa entre os parâmetros b e M.

Drumond et al. (2013) estudaram codornas de corte de três gerações sucessivas pertencentes a um programa de melhoramento, as aves foram pesadas semanalmente do nascimento aos 42 dias de idade. Os modelos ajustados foram: Brody, Gompertz, Logístico, von Bertalanffy e Richards. Entre os critérios de qualidade

de ajuste adotados, o índice assintótico (IA) foi considerado o mais completo e capaz de avaliar melhor os modelos, já que combinou as informações do R^2, DPA e DMA. Os autores indicaram os modelos Gompertz para machos e Logístico para fêmeas por possuírem menor IA, apenas o modelo de Richards não apresentou convergência.

Mota et al. (2015), ajustaram os modelos não lineares de Brody, Gompertz, Logístico, Richards e von Bertalanffy para descrever o padrão de crescimento de genótipos de codornas de corte e de postura pesados semanalmente do nascimento aos 35 dias de idade. Foram utilizados dados de 1.280 codornas machos e fêmeas, provenientes de sete genótipos de codornas de corte (EV1, EV2, UFV1, UFV2, UFV3, LF1, LF2) e um de postura. Os critérios empregados para a escolha do melhor modelo foram: o coeficiente de determinação ajustado (R^2aj), o desvio padrão assintótico (DPA), o desvio médio absoluto dos resíduos (DMA), o índice assintótico (IA), o critério de informação bayesiano (BIC), o critério informação de Akaike (AIC) e o quadrado médio do erro (QME). Todos os modelos não lineares testados convergiram, com exceção do modelo Brody, que não convergiu para nenhum genótipo avaliado e o modelo Richards que não convergiu para o genótipo postura. Segundo os autores, por não fixar o ponto de inflexão e por possuir um parâmetro adicional, este modelo apresenta maiores dificuldades no processo iterativo de ajustamento.

Discordando dos autores que consideram a função Richards não adequada para descrever a trajetória de crescimento de codornas, outros autores apresentaram a função como a de melhor ajuste (AGREEY et al., 2003; HYANKOVA et al., 2001; SEZER & TARHAN, 2005; BONAFÉ et al., 2010). Brisbin et al. (1987) destacaram o fato da função não possuir um ponto de inflexão fixo como vantagem para estimar possíveis efeitos ambientais que afetam a curva.

Bonafé et al. (2010) modelaram curvas diferentes para duas linhagens de codornas de corte de um programa de melhoramento, UFV-1 com 31.624 registros de 6.274 codornas e UFV-2 com 30.065 registros de 5.907 codornas. O modelo Richards foi ajustado pelo método de Gauss Newton modificado pelo PROC NLIN do SAS, foram analisados e testados seis modelos de igualdade de parâmetros, um com nenhuma restrição no espaço paramétrico (Ω), quatro com restrições de igualdade em um parâmetro: em A(ω1), b(ω2), k(ω3) e M(ω4), e um com igualdade em todos os parâmetros para as duas linhagens (ω5). Os resultados apresentados pelos autores foram que os parâmetros A, k e M diferem significativamente entre as duas linhagens, sugerindo que duas curvas devem ser ajustadas, o parâmetro b não diferiu

significativamente nas linhagens, segundo os autores devido à baixa variabilidade de pesos iniciais.

Aggrey et al. (2003) ajustaram o modelo Richards para analisar os dados de crescimento em um estudo sobre o efeito a longo prazo nas características de crescimento sobre a seleção de codornas japonesas para maior e menor peso corporal as quatro semanas de idade. A taxa de crescimento foi significativamente maior nos machos do que nas fêmeas em todas as linhas. As fêmeas selecionas para maior peso corporal apresentaram um aumento significativo na taxa de crescimento comparada as fêmeas controle, quanto aos machos desta linha pareceu não ter ocorrido efeito. Machos selecionados para menor peso corporal apresentaram um declínio significativo na taxa de crescimento comparados aos machos controles, nas fêmeas desta linha não ocorreu este efeito. Os autores concluíram que diferentes genes podem responder de forma diferente a mesma intensidade de seleção em direções opostas. O uso do modelo Richards para avaliar dados de crescimento no experimento proporcionou uma melhor compreensão de como a seleção pode alterar a taxa e a trajetória de crescimento geneticamente determinado em codornas, consequentemente a seleção para aumento ou diminuição afetou diferentemente os sexos.

Para os autores SHOUKRY et al. (2015), testando os modelos Logístico e Gompertz a dados de codornas japonesas, e RIBEIRO (2014a), testando os modelos Brody, Von Bertalanffy, Richards, Logístico e Gompertz a dados de codornas de corte, ambos avaliando dados de crescimento e ajuste dos modelos, relataram o modelo Logístico como o mais adequado para descrever a trajetória de crescimento das aves.

Principais avaliadores de qualidade de ajuste citados na literatura

Coeficiente de determinação (R^2), quando o modelo é não linear esta é a forma utilizada para verificar a relação entre valores observados e preditos:

$R^2 = 1 - (SQR/SQTc)$

SQR é a soma de quadrados do resíduo e SQTc a soma de quadrados total corrigida pela média;

Coeficiente de determinação ajustado (R^2aj), que permite comparar os modelos quando possuem um número diferente de parâmetros (k) ou observações (n), e é calculado por:

$R^2aj = (k-1/n-k)(1-R^2)$;

Quadrado médio do resíduo (QMR), pode comparar modelos mesmo com diferentes números de parâmetros, e é calculado dividindo-se a soma de quadrados do resíduo (SQR), pelo número de observações (k), que é o estimador de máxima verossimilhança da variância residual;

Desvio médio absoluto (DMA), calculado conforme SARMENTO et al. (2006), DMA= $\frac{\sum_{i=i}^{n} |Y_i - \widehat{Y_i}|}{n}$, em que Y_i é o valor observado, $\widehat{Y_i}$ o valor estimado e n o tamanho da amostra. Quanto menor o valor de DMA melhor o ajuste;

Desvio padrão assintótico (DPA), é calculado pela raiz quadrada do quadrado médio do resíduo, ($\sqrt{QMR}$), assim, quanto menor o seu resultado melhor o ajuste;

Índice assintótico (IA), descrito por RATKOWSKY (1990) combina DPA, DMA e R^2, assim: IA = (DPA+DMA) - R^2, em que quanto menor o índice, melhor o ajuste do modelo;

Critério de informação de Akaike (AIC) (AKAIKE, 1974) e *Critério de informação Bayesiano (BIC)* (SCHWARZ, 1978) são critérios de escolha de modelos, os valores absolutos de AIC e BIC são dependentes do tamanho da amostra, assim sendo, o valor absoluto é irrelevante apenas é importante o valor relativo entre os modelos, a decisão final será escolher o modelo com menor valor para AIC e BIC (BLASCO, 2017).

AIC= $n \ln (SQR/n) + 2p$; BIC= $n\, ln(SQR/n) + p\, ln(n)$; onde n é o número de observações, p é o número de parâmetros do modelo e SQR soma de quadrados dos resíduo ou erros.

Parâmetros genéticos da curva de crescimento

Um reduzido número de trabalhos foi realizado para estimar componentes de (co)variâncias dos parâmetros da curva de crescimento de codornas. Os estudos realizados por Akbas & Oguz (1998), Akbas & Yaylak (2000) e Narinç et al. (2010a) utilizaram métodos de máxima verossimilhança, enquanto que Narinç et al. (2014) foi o único a utilizar a metodologia bayesiana. Todas as pesquisas realizadas foram com dados de codornas japonesas.

Akbas & Oguz (1998) E Akbas & Yaylak (2000) estimaram individualmente os parâmetros da curva utilizando quadrados mínimos generalizados, pelo método iterativo Levenberg-Marquardt. Ambos também analisaram a influência dos efeitos

fixos e aleatórios aos parâmetros da curva utilizando o programa Harvey's LSMLWM de máxima verossimilhança.

Akbas & Oguz (1998) estimaram as curvas de crescimento da linha controle (126 aves) e selecionada (78 aves), por maior peso corporal as quatro semanas por cinco gerações consecutivas, três modelos não lineares foram comparados (Gompertz, Bertalanffy e Logístico) em termos de modelagem para dados de codornas e identificados os efeitos genéticos e ambientais sobre os parâmetros da curva. Os pesos corporais da eclosão a maturidade sexual foram medidos duas vezes por semana para estudar o padrão de crescimento das aves. Embora os três modelos tenham sido considerados adequados para descrever o padrão de crescimento das aves, o Gompertz foi o melhor. Os autores obtiveram estimativas de herdabilidade dos parâmetros A, b e k da função Gompertz iguais a 0,56, 0,06 e 0,38 respectivamente, para função Logística as estimativas de herdabilidade de A e k foram iguais a 1,014 e 0,32, respectivamente, enquanto que para função von Bertalanffy os parâmetros A, b e k apresentaram herdabilidades iguais a 0,26, 0,20 e 0,40, respectivamente. Todas as estimativas de herdabilidades apresentaram altos erros padrão, segundo os autores devido ao pequeno tamanho de amostra de dados. A correlação fenotípica e genética entre A e k foram negativas e moderadas a altas, enquanto que para b e k foram maiores que uma unidade ou não estimadas. O valor do parâmetro k foi maior para machos que em fêmeas para todos os modelos, indicando que machos crescem mais rápido e alcançam o peso no ponto de inflexão (POI) e o peso assintótico em idades mais jovens. A seleção por parâmetros da curva de crescimento segundo os autores seria um sucesso devido as variações genéticas nos parâmetros.

Akbas & Yaylak (2000) realizaram um estudo estimando as curvas individuais de crescimento para codornas utilizando o modelo Gompertz. As estimativas médias dos parâmetros da curva de crescimento (A, b e k) para machos e fêmeas foram 245,00, 3,399 e 0,055, respectivamente. As estimativas médias de herdabilidade para os parâmetros foram: A (0,18), b (0,33) e para k (0,32). A idade e peso médio no ponto de inflexão foram 22,7 dias e 90g, respectivamente. As correlações genéticas e fenotípicas entre os parâmetros A e b e entre b e k foram geralmente positivas, enquanto as correlações entre A e k eram negativas, ambas com altos valores de desvios padrão. As correlações fenotípicas entre o parâmetro A e os pesos em diferentes idades foram geralmente negativas, mas atingiram o nível de 0,45 às 6 semanas de idade, as correlações genéticas foram maiores do que as correlações

fenotípicas e aumentaram por idade de codorna de 0,11 a 0,57. As correlações fenotípicas e genéticas entre o parâmetro b e pesos em diferentes idades foram negativas para as primeiras três semanas de idade e positivas após essa idade. A maior correlação genética entre o parâmetro b e pesos em diferentes idades foi na eclosão. As correlações fenotípicas e genéticas entre o parâmetro k e os pesos em diferentes idades foram geralmente positivas e moderadas as altas, exceto pelo peso da eclosão, o maior valor de correlação genética foi as 4 semanas (0,85±0,061).

Narinç et al. (2010a) pesaram aproximadamente 500 codornas japonesas, de ambos os sexos, da eclosão as seis semanas de idade para estimarem os parâmetros genéticos por Máxima Verossimilhança Restrita usando SAS PROC MIXED e SAS/IML. As médias estimadas dos parâmetros do modelo Gompertz foram para A, b e k, 227,6±1,76g, 3,44±0,02 e 0,084±0,00, respectivamente e as herdabilidades 0,42±0,15, 0,21±0,1 e 0,40±0,15, respectivamente. A média para peso e idade no ponto de inflexão foram 83,72±0,65 e 0,36±0,13, respectivamente e suas herdabilidades 0,36±0,18 e 0,08±0,04, respectivamente. Todas as correlações genéticas foram maiores que as fenotípicas. Correlações genéticas e fenotípicas entre os parâmetros da curva de crescimento foram altas e negativas com exceção entre b e k. As correlações genéticas e fenotípicas entre os parâmetros e os pesos corporais foram: com A positivas e moderadas a altas e com k geralmente negativas e moderadas a altas.

Narinç et al. (2014) utilizaram a equação Gompertz para determinar os parâmetros da curva de crescimento e idade no ponto de inflexão de codornas japonesas pertencentes a um programa de melhoramento com interesse em produzir uma linhagem com idade de abate às 5 semanas, através do programa estatístico SAS com PROC NLIN por quadrados mínimos generalizados. As estimativas dos parâmetros foram para A (233,12±33,42) e k (0,07±0,01), e para idade no ponto de inflexão (17,81 dias). A análise bayesiana foi realizada no programa R, o amostrador de Gibbs sob um modelo animal multicaracterísticas foi aplicado para estimar as herdabilidades e correlações genéticas dos parâmetros. Os autores afirmaram que o interesse dos geneticistas avícolas é na melhoria genética do peso corporal em idades precoces. As herdabilidades para A e k foram 0,38 e 0,40, respectivamente. O estudo revelou uma relação genética baixa e negativa entre peso corporal de abate (5 semanas) e k (-0,11). Além disso, A e k também foram altamente correlacionados negativamente (genética (A-k): -0,76, fenotípica (A-k): -0,73). Assim, um aumento no

peso assintótico (A), resultaria em diminuição da taxa de maturação (k). Os autores concluem que a utilização de curvas de crescimento de codornas pode melhorar o sucesso do estudo de seleção e que o uso do parâmetro A pode ter efeitos inesperados, particularmente para as codornas.

Em relação as estimativas de componentes de (co)variâncias, nenhum dos estudos realizados com codornas apresentou valores para as variâncias genética, fenotípica ou residual dos parâmetros da curva de crescimento.

3. Artigo 1

Curvas de crescimento de codornas de corte e estimação dos parâmetros genéticos em análises bi-características[1]

[1] Artigo formado conforma as normas da Semina: Ciências Agrárias ISSN 1679-0359

Curvas de crescimento de codornas de corte e estimação dos parâmetros genéticos em análises bi-características

Growth curves of meat quails and estimation of genetic parameters in two-trait analysis

Gotuzzo, Ariane Gonçalves[1]*; Dionello, Nelson José Laurino[1]; Boligon, Arione Augusti[1]; Germano, Jerusa Martins[1]; Della-Flora, Raquel Pillon[1]; Reis, Janaína Scaglione[1]

[1]Depto de Zootecnia, Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, Universidade Federal de Pelotas, Pelotas, RS, Brasil. Cx P. 354, 96010900, Pelotas RS

arianegotuzzo@gmail.com*

Resumo

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de definir a função que melhor se ajusta ao crescimento de codornas de corte e estimar os componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos para pesos em diferentes idades (nascimento, 7, 14, 21, 28, 35 e 42 dias) e parâmetros da curva de crescimento (A, b e k). As codornas foram selecionadas aos 42 dias de idade por 15 gerações, totalizando 6.484 aves de ambos os sexos. Foram estudadas as funções de Brody, Gompertz, Logística e von Bertalanffy. Os parâmetros genéticos foram preditos por inferência bayesiana, sob um modelo animal em análises bi-características. A função Gompertz foi definida como a mais adequada com base nos critérios de qualidade de ajuste (QMR, AIC, BIC e EPM). O modelo Brody superestimou o parâmetro peso assintótico (A). Os valores dos parâmetros da curva de crescimento para função Gompertz ± erro padrão foram: A (346,90±0,95), b (3,82±0,015) e k (0,0725±0,0003). As variâncias genéticas e fenotípicas foram crescentes para os pesos ao longo do crescimento. As herdabilidades obtidas para os parâmetros A, b e k foram baixas (0,15, 0,19 e 0,10, respectivamente) e moderadas para os pesos em diferentes idades, com maior valor para peso ao nascimento (0,47) e menor para o peso aos 14 dias de idade (0,34). As correlações genéticas dos pesos com os parâmetros foram: A, positivas e de maior valor com o peso aos 42 dias de idade (0,88); b, geralmente negativas e de maior valor com o peso aos 7 dias de idade (-0,61) e k, positivas e de maior valor com o peso aos 21 dias de idade P21 (0,51). Esses resultados indicam que os pesos mensurados aos 42, 7 e 21 dias de idade são os mais adequados na seleção visando à obtenção de indivíduos com maior peso adulto (A), maior grau de maturação ao nascimento (b) e maior precocidade (k), respectivamente, por resposta correlacionada.

Palavras-chave: Codornas europeias. Herdabilidade. Modelos não lineares.

Abstract

The present study was developed with the objective of defining the function that best adjusts to the growth of meat quails and to estimate (co)variances components and genetic parameters for weights at different ages (birth 7, 14, 21, 28, 35 and 42 days) and growth curve parameters (A, b and k). The quails were selected at 42

days of age for 15 generations, totaling 6,484 birds of both sexes. The functions of Brody, Gompertz, Logística and von Bertalanffy were studied. The genetic parameters were predicted by Bayesian inference, under an animal model in two-trait analyzes. The Gompertz function was defined as the most adequate based on the quality of fit criteria (QMR, AIC, BIC and EPM). The Brody model overestimated the asymptotic weight parameter (A). The values of the growth curve parameters for Gompertz ± standard error were: A (346.90 ± 0.95), b (3.82 ± 0.015) and k (0.0725 ± 0.0003). Genetic and phenotypic variances were increasing for weights throughout growth. Heritabilities obtained for A, b and k parameters were low (0.15, 0.19 and 0.10, respectively) and moderate for weights at different ages, with a higher value for birth weight (0.47) and lower for weight at 14 days of age (0.34). The genetic correlations of the weights with the parameters were: A, positive and the highest value with weight at 42 days of age (0.88); b, generally negative and the highest value with weight at 7 days of age (-0.61), and k, positive and the highest value with weight at 21 days of age (0.51). These results indicate that the weights measured at 42, 7 and 21 days of age are the most adequate in the selection to obtain individuals with higher adult weight (A), higher maturation at birth (b) and higher precocity (k), respectively, by correlated response.

Key words: European quail. Heritability. Nonlinear models.

Introdução

O termo curva de crescimento geralmente remete a imagem de uma curva sigmóide que retrata uma sequência de medidas de tamanho, muitas vezes sendo o peso corporal (FITZHUGH, 1976). As curvas de crescimento podem descrever todo processo de desenvolvimento em poucos parâmetros de interpretação biológica. Normalmente as curvas de crescimento são ajustadas por regressão não linear ou regressão linear caso o modelo possa ser linearizado por transformação (BLASCO et al., 2003). Além disso, pode-se avaliar o crescimento através das estimativas dos parâmetros dos modelos não lineares (SILVA et al., 2010).

Conhecer a curva de crescimento dos animais possibilita adotar práticas de manejo para otimizar a produção de carne, onde cada fase de desenvolvimento pode ser priorizada em suas necessidades nutricionais, além de ser possível predizer a idade ótima de abate, em função da taxa de máximo crescimento (BRACCINI et al., 1996).

Os modelos não lineares mais comumente utilizados são: Gompertz, Logístico, Bertalanffy, Brody e Richards. Os quatro primeiros possuem três parâmetros e o último quatro (BRACCINI et al., 1996; AKBAS; OGUZ, 1998). No entanto, o modelo Richards é de difícil convergência, sendo eliminado de alguns estudos devido a este fato (BRACCINI et al., 1996; ROCHA-SILVA et al., 2016).

Em programas de melhoramento genético são utilizados diferentes critérios de seleção a fim de alcançar os objetivos. A seleção para precocidade de crescimento é importante em todos os programas (THOLON; QUEIROZ, 2009) e pode ser baseada nos parâmetros matemáticos da curva de crescimento, sendo estes um efetivo método para mudar a trajetória de crescimento (BARBATO et al., 1991) ou baseadas nos seus parâmetros genéticos.

Akbas e Yaylak (2000) e Narinç et al. (2014) reportaram que poucos são os trabalhos disponíveis estimando os parâmetros genéticos dos parâmetros da curva de crescimento em codornas, sendo encontramos na literatura consultada somente estudos com codornas japonesas (AKBAS; OGUZ, 1998; AKBAS; YAYLAK, 2000; NARİNÇ et al., 2010a) que utilizaram o método da máxima verossimilhança restrita e outros que obtiveram os valores dos parâmetros genéticos por procedimentos bayesianos (NARİNÇ et al., 2014). Nenhuma literatura foi encontrada relatando parâmetros genéticos da curva de crescimento para codornas de corte (*Coturnix coturnix coturnix*) em análise bayesiana.

Ao estimar as herdabilidades dos parâmetros peso adulto (A), constante de integração ou grau de maturidade ao nascimento (b) e taxa de maturidade (k) dos modelos de curvas de crescimento, pode-se avaliar geneticamente e caracterizar o crescimento animal, uma vez que, estes representam a forma e a intensidade do crescimento médio da população. As estimativas de herdabilidade são necessárias nos programas de melhoramento, por serem capazes de indicar a taxa de melhoramento que pode ser atingida pela seleção, permitindo a predição do ganho genético que poderá ser obtido (BRACCINI, 1993).

Segundo Akbas e Yaylak (2000) as correlações de A, b e k com pesos em várias idades demonstraram que a seleção por parâmetros da curva de crescimento, especialmente os relacionados a taxa de crescimento, em vez de seleção para peso, aumentariam a eficiência na produção de carne. O ideal seria selecionar pelo parâmetro k, sem alterar o parâmetro A. O resultado esperado são aves mais precoces sem aumento do peso assintótico, diminuindo gastos com mantença e proporcionando maiores ganhos econômicos ao sistema de produção.

O presente estudo foi desenvolvido com o objetivo de definir a função que melhor se ajusta ao crescimento de codornas de corte e estimar componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos para os pesos em diferentes idades (nascimento, 7, 14, 21, 28, 35 e 42 dias) e parâmetros da curva de crescimento (A, b e k).

Materiais e Métodos

Dados, instalações e manejo

Foram analisados os dados de 6.484 codornas de corte, de ambos os sexos, selecionadas para maior peso corporal aos 42 dias de idade nos anos de 2007 a 2014, distribuídas em 15 gerações, pesadas semanalmente do nascimento aos 42 dias de vida, sendo considerados *outliers* e retirados os pesos que estavam acima ou abaixo mais de dois desvios padrão da média de peso em cada idade, totalizando 44.945 dados. As codornas com menos de seis pesagens foram retiradas das análises. As codornas de corte pertenciam ao programa de melhoramento animal da Universidade Federal de Pelotas, do departamento de Zootecnia da Faculdade de Agronomia Eliseu Maciel, localizada no município do Capão do Leão, estado do Rio Grande do Sul, Brasil.

As aves foram criadas no Laboratório de Ensino e Experimentação Zootécnica Professor Renato Peixoto (LEEZO) em cama de casca de arroz até os 42 dias de idade, recebendo água e alimentação a vontade, sendo que a sexagem era realizada aos 21 dias de idade. Aos 42 dias de idade as aves de maior peso eram alojadas individualmente em gaiolas de postura. Após o início da postura selecionavam-se de 120 a 130 fêmeas

mais pesadas e 60 a 70 machos mais pesados. No acasalamento a proporção utilizada era de um macho para duas fêmeas, com duração de 16 dias, sendo que os ovos dos três primeiros dias eram descartados. Os ovos incubáveis foram coletados e identificados pelo número da matriz. O período de incubação dos ovos de codorna é de 18 dias, sendo 15 dias na incubadora e os três últimos dias no nascedouro. No nascimento, as codorninhas eram identificadas com anilhas numeradas, sendo pesadas ao nascimento, 7, 14, 21, 28, 35 e 42 dias de idade (Figura 1).

Ajustamento dos modelos aos dados

Foram utilizados quatro diferentes modelos não lineares para verificar o que melhor descrevia a curva de crescimento médio das aves. As funções não lineares utilizadas foram:

Brody, $\mathrm{Y} = \mathrm{A}\left(1 - \mathrm{be}^{-\mathrm{kt}}\right) + \varepsilon$ (BRODY, 1945)

Gompertz, $Y = Ae^{-be^{-kt}} + \varepsilon$ (LAIRD, 1965)

Logístico, $Y = A(1 - be^{-kt})^{-1} + \varepsilon$ (NELDER, 1961)

von Bertalanffy, $Y = A\left(1 - be^{-kt}\right)^{3} + \varepsilon$ (VON BERTALANFFY, 1957)

em que: Y é o peso corporal na idade t; A, o peso assintótico quando t tende a mais infinito, ou seja, este parâmetro é interpretado como peso à idade adulta; b, uma constante de integração, relacionada aos pesos iniciais da ave. O valor de b é estabelecido pelos valores iniciais de Y e *t;* k é interpretado como a taxa de maturação, que deve ser entendida como a mudança de peso em relação ao peso à maturidade, ou seja, como indicador da velocidade com que o animal se aproxima do seu tamanho adulto e o ε é o erro aleatório associado a cada pesagem.

O procedimento NLIN do SAS (Statistical Analysis System, *version 9.0, 2002*) foi utilizado para a obtenção das estimativas individuais e médias dos parâmetros através do método iterativo de Gauss-Newton, adotando o critério de convergência de 10^{-8}.

Critérios de qualidade do ajuste

Para comparar os modelos quanto a qualidade de ajuste aos dados, foram utilizados diferentes avaliadores de qualidade do ajuste: quadrado médio do resíduo (QMR), calculado dividindo-se a soma do quadrado do resíduo pelo número de observações, que é o estimador de máxima verossimilhança da variância residual; coeficiente de determinação (R^2), calculado como o quadrado da correlação entre os pesos observados e estimados, que é equivalente a $1 - (SQR/SQTc)$, em que SQR é a soma de quadrados do resíduo e SQTc, a soma de quadrados totais corrigida pela média; critério de informação de Akaike (AIC) (AKAIKE, 1974), AIC= $n \ln (SQR/n) + 2p$, onde n é o número de observações, p é o número de parâmetros do modelo e SQR soma de quadrados do resíduo; critério bayesiano de Schwarz (BIC) (SCHWARZ, 1978), BIC= $n\, ln(SQR/n) + p\, ln(n)$; e o erro de predição médio (EPM) proposto por Goonewardene et al. (1981), obtido calculando a média de todos os erros de predição (EP), a partir de cada observação como um desvio entre o peso observado (Y) e o estimado ($\hat{Y}$), EPM = $100(Y - \hat{Y}) / Y$, sendo que o modelo subestima quando o valor for positivo (+) e superestima quando for negativo (-).

Componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos

Foram avaliados o peso adulto (A), ao grau de maturidade ao nascimento (b) e a taxa de maturidade (k), estimados com o modelo que obteve melhores resultados segundo os critérios de qualidade de ajuste adotados, e os pesos ao nascimento (PN), aos 7 (P7), 14 (P14), 21 (P21), 28 (P28), 35 (P35) e 42 (P42) dias de vida.

Os componentes de (co)variâncias e parâmetros genéticos foram estimados por inferência bayesiana, sob um modelo animal, em 24 análises bi-caraterísticas, incluindo □, b ou k com cada um dos diferentes pesos e A com b, A com k e b com k. O programa GIBBS2F90 (MISZTAL et al., 2010) foi utilizado para as análises. Para a pós-amostragem de Gibbs foi utilizado o programa POSTGIBBSF90 (MISZTAL et al., 2010).

O modelo incluiu o sexo e a geração como efeitos sistemáticos e o animal como efeito genético. Foram utilizados um milhão de ciclos, com um período de *burn-in* de 330.000 ciclos e intervalo amostral de 50, totalizando 13.400 estimativas. O teste de Raftery e Lewis (1992) demonstrou que o período de *burn-in* e intervalo amostral foram suficientes para gerar amostras da distribuição *a posteriori*. Para o diagnóstico de convergência de cadeias foi utilizada a análise visual das cadeias e o teste de Geweke (1992), que atestou convergência em todos os critérios adotados. Ambos os testes estão presentes no pacote BOA "Bayesian Output Analysis" do programa R (R Development Core Team, 2008).

Em termos matriciais, o modelo animal pode ser descrito como:

$$Y = X\beta + Za + e$$

em que: Y é o vetor das observações de cada característica (A, b, k, PN, P7, P14, P21, P28, P35 e P42); X é a matriz de incidência dos efeitos sistemáticos (sexo e geração); β é o vetor dos efeitos sistemáticos; Z é a matriz de incidência do efeito genético aditivo direto de cada animal; a é o vetor do efeito genético aditivo direto e e é o vetor de efeitos residuais aleatórios.

O efeito genético aditivo direto foi assumido como não correlacionado com o efeito residual. A estrutura de (co)variâncias dos efeitos aleatórios pode ser descrita como:

$$\mathrm{Var}\begin{bmatrix} a \\ e \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} A \otimes G & 0 \\ 0 & R \otimes I_N \end{bmatrix}$$

em que: G é a matrix de (co)variâncias do efeito genético aditivo direto; $\otimes$ é o produto direto entre as matrizes; A é a matriz de parentesco; I é uma matriz identidade; R é a matriz de (co)variâncias de efeitos residuais; e N é o numero de animais com dados. O número total de animais na matriz de parentesco era de 7.118, sendo 260 animais da população base.

Uma distribuição uniforme *a priori* foi definida para os efeitos sistemáticos com $\beta \propto$ constante. *A priori* das matrizes de (co)variâncias dos efeitos aleatórios foram amostradas da distribuição de Wishart invertida (IW) seguindo:

$$G|\, v_g, V_g \sim IW\left(v_g\, V_g\,, v_g\right),$$

$$R|\, v_e, V_e \sim IW\left(v_e\, V_e\,, v_e\right),$$

em que: v_i e V_i $(i = g, e)$ são hiperparametros da distribuição assumidamente conhecidos. A distribuição posterior condicional dos efeitos β, a e e foram amostrados de uma distribuição normal multivariada.

$$U \sim N\ (X\beta + Za, I\sigma_e^2)$$

A distribuição *a priori* para os efeitos genético aditivo direto e residual seguiram a distribuição normal multivariada.

Resultados e Discussão

As estimativas (médias *a posteriori*) dos parâmetros A, b e k obtidas com os diferentes modelos estudados e os critérios utilizados para avaliar o modelo que melhor descreveu a curva de crescimento das codornas de corte (*Coturnix coturnix coturnix*) são apresentados na Tabela 1.

Os valores para o parâmetro A variaram de 302,90g a 2.575,80g (Tabela 1), no entanto, o valor estimado com o modelo Brody (2.575,80g) não é compatível com um valor biologicamente aceitável para este parâmetro em codornas de corte. Por outro lado, os valores estimados com os demais modelos são biologicamente aceitáveis. Modelando as mesmas funções para codornas de corte, machos e fêmeas separadamente, com procedimento NLIN do SAS, Drumond et al. (2013) encontraram valores para o parâmetro A variando de 264g a 436g. Du Preez e Sales (1997), utilizando somente a função Gompertz para ajustar dados de peso-idade em codornas europeias, estimaram valores para A de 148g para machos e 191g para fêmeas.

O parâmetro b variou de 0,79 a 17,74 entre os modelos estudados, próximos dos relatados por Drumond et al. (2013) em que os valores variaram de 0,79 a 19,97. Os valores do parâmetro k variaram de 0,003 a 0,134 nesta pesquisa, enquanto que em Drumond et al. (2013) variaram de 0,037 a 0,120 nos mesmos modelos deste estudo e em Du Preez e Sales (1997) os valores estimados no modelo Gompertz para k foram de 0,097 e 0,077 para machos e fêmeas, respectivamente.

Comparando os resultados do presente estudo aos de Drumond et al. (2013) para A, b e k, estes autores apresentaram valores maiores com os modelos von Bertalanffy e Logístico, enquanto que com o modelo Gompertz os resultados foram muito próximos aos obtidos no presente trabalho para os três parâmetros. Firat et al. (2016) afirmam que diferenças entre os valores estimados para os parâmetros da curva de crescimento em diferentes populações podem ocorrer devido diferenças nos genótipos, nas condições de ambiente e no tipo de seleção aplicada.

O quadrado médio do resíduo (QMR) apresentou pequena diferença nos valores entre os modelos, no entanto, o menor valor foi para o modelo Gompertz. Menores valores de AIC e BIC refletem melhor ajuste do modelo, no entanto existem diferenças entre estes critérios. O AIC penaliza os modelos que melhor se ajustam aos dados devido a maior parametrização e o BIC penaliza com relação ao menor número de observações e favorece ainda mais do que AIC os modelos menos parametrizados (BLASCO, 2017). No presente estudo, os menores valores de AIC e BIC foram para a curva Gompertz (Tabela 1). O erro de predição médio (EPM) revelou que os quatro modelos subestimaram (Brody e von Bertalanffy) ou superestimaram (Logístico e Gompertz) os valores observados para os pesos, no entanto o modelo Gompertz foi o que apresentou valor mais próximo de zero, que representaria não haver diferença entre os pesos observados e estimados. Observando o resultado dos avaliadores de qualidade de ajuste e o gráfico da Figura 2, nota-se que o modelo

Gompertz foi o que apresentou menores desvios de resíduos entre os pesos corporais estimados e observados na população.

O modelo Gompertz, por apresentar os melhores resultados nos critérios de qualidade de ajuste, foi definido como mais adequado para ajustar o crescimento das codornas de corte e foi considerado na obtenção dos parâmetros *A*, *b* e *k* que foram utilizados na obtenção das (co)variâncias e parâmetros genéticos estimados nessa população. A escolha do modelo Gompertz concorda com os resultados de Drumond et al. (2013), Ribeiro (2014) e Rocha-Silva et al. (2016) para codornas de corte. A metodologia bayesiana foi utilizada por Firat et al. (2016) para dados de crescimento de codornas japonesas, os autores concluíram que os modelos Gompertz e Richards apresentaram melhores ajustes aos dados do que o modelo Logístico. Ainda em codornas japonesas, os autores Akbas e Oguz (1998) definiram com base nos critérios de qualidade do ajuste, que o modelo Gompertz é a melhor função para modelar os dados dessa espécie. Narinç et al. (2010b) ajustaram diferentes modelos e definiram a função Gompertz como a de melhor ajuste.

O segundo melhor modelo para estimar a curva de crescimento de codornas de corte foi o von Bertalanffy seguido do Logístico. O modelo Brody não é indicado para modelar a curva de crescimento de codornas de corte, sendo que este resultado concorda com o trabalho de Ribeiro (2014), que relatou desempenho insatisfatório do modelo eliminando-o das análises. Segundo este mesmo autor, o modelo é pouco utilizado para modelar dados de crescimento de aves, sendo mais utilizado em dados de bovinos (FORNI et al. 2009) e suínos. Rocha-Silva et al. (2016) também não obtiveram convergência testando o modelo Brody para machos e fêmeas de codornas de corte.

Os valores das herdabilidades *a posteriori* dos parâmetros (Tabela 2) foram de baixa magnitude. O parâmetro *A* apresentou herdabilidade de 0,15±0,02, por outro lado, em outros estudos realizados com codornas as herdabilidades para este parâmetro variaram de 0,18 a 0,56 (AKBAS; OGUZ, 1998; AKBAS; YAYLAK, 2000; NARİNÇ et al., 2010a; NARİNÇ et al., 2014). Segundo Narinç et al. (2010a), alguns autores relacionam a herdabilidade de *A* com a herdabilidade das últimas idades de pesagem dos animais, no entanto, no trabalho de Akbas e Yaylak (2000), Narinç et al. (2010a) e neste, isto não ocorreu, e as herdabilidades de *A* foram menores do que as herdabilidades para os pesos nas diferentes idades. O parâmetro *b* neste estudo apresentou herdabilidade de 0,19±0,03, valor maior que o relatado por Akbas e Oguz (1998), menor que do no estudo realizado por Akbas e Yaylak (2000), porém, próximo ao de Narinç et al. (2010a). A herdabilidade para *k* foi de 0,10±0,02, no entanto na literatura são reportadas herdabilidades de maiores magnitudes para o parâmetro, com valores de 0,38 (AKBAS; OGUZ, 1998), 0,32 (AKBAS; YAYLAK, 2000) e 0,40 (NARİNÇ et al., 2010a e NARİNÇ et al., 2014).

As correlações genéticas e fenotípicas obtidas entre os parâmetros foram normalmente de baixas a moderadas magnitudes. A correlação genética de *A* com *k* (-0,33) foi moderada, porém apesar de ser negativa como relatada em outros trabalhos realizados por Narinç et al. (2010a) e Narinç et al. (2014), estes apresentaram altas correlações genéticas entre os parâmetros. Por outro lado, a correlação fenotípica entre *A* com *k* foi alta e muito próxima a apresentada por Narinç et al. (2014), e este autor ressalta que o fato das

correlações serem negativas de A com k, indicam que o aumento do peso assintótico (A) resulta em um decréscimo no parâmetro k, ou seja, na taxa de maturidade.

Os parâmetros b e k apresentaram correlação genética de 0,71 e correlação fenotípica de 0,36, ambas positivas e moderadas, no entanto a correlação genética foi maior que a fenotípica. Resultado similar ocorreu em Akbas e Yaylak (2000) e segundo os autores a correlação positiva entre os parâmetros b e k reflete que os pesos de nascimento mais leves foram associados ao crescimento inicial rápido. A correlação genética entre A e b foi de 0,32 enquanto que a correlação fenotípica foi de -0,17. Akbas e Oguz (1998) relataram correlações menores do que as encontradas neste trabalho, porém também de sinais opostos, no entanto Narinç et al. (2010a) apresentou valores moderados e negativos para as correlações genética e fenotípica entre estes parâmetros.

As herdabilidades estimadas para os pesos nas diferentes idades analisadas variaram de 0,34±0,03 a 0,47±0,02, sendo o menor valor estimado para P14 e o maior para PN (Tabela 3). Narinç et al. (2010a) estudando codornas japonesas, reportaram herdabilidades de 0,42 a 0,62 para os pesos obtidos nas mesmas idades estudadas. No entanto, ao contrário do que aconteceu neste estudo, a menor herdabilidade foi estimada para o peso ao nascimento e a maior para o peso aos 14 dias de idade. Dionello et al. (2008), estudando dois grupos genéticos de codornas de corte com modelos de regressão aleatória, relataram herdabilidades de 0,01 a 0,50 para o grupo EV1, que apresentava maiores valores de variância aditiva, e de 0,01 a 0,10 para o grupo EV2, que apresentava menores valores de variância aditiva, em ambas populações as maiores estimativas de herdabilidade foram obtidas para peso corporal aos 42 dias de idade. Estas codornas foram selecionadas por apenas três gerações sucessivas para maior peso aos 42 dias de idade em um programa de melhoramento, diferente das deste estudo que foram selecionadas por 15 gerações sucessivas.

Akbas e Yaylak (2000) estimaram herdabilidades para pesos nas mesmas idades do presente trabalho e relataram valores entre 1,20 e 0,57 ajustando a curva Gompertz. Os valores de herdabilidade foram decrescentes para pesos até 14 dias, voltando a crescer dos 21 aos 35 dias e decresceu aos 42 dias, assim como no presente estudo.

Ribeiro (2014) relatou que valores de herdabilidade altos no peso ao nascer são confirmados por diversas literaturas. Segundo o autor, a baixa ação do efeito de ambiente para aves no primeiro dia de vida pode ser a causa de valores mais altos de herdabilidade no início da vida da ave, reduzindo à medida que alcança a idade adulta. O autor conclui que em populações de muitas gerações sucessivas de seleção, como no caso desta pesquisa, a herdabilidade tende a diminuir a cada geração, como resposta a diminuição da variância genética aditiva e aumento da variância residual, mas que para o PN não se altera, decaindo nas idades intermediarias e retomando o crescimento a medida que o animal se aproxima da fase adulta. A sugestão do estudo de Ribeiro (2014) é que em grandes bancos se utilize somente a última geração para estimar os componentes de variâncias, principalmente se as primeiras gerações forem as mais numerosas.

A variância residual foi maior que a variância aditiva para os pesos em todas as idades estudadas, ambas apresentaram valores crescentes com o aumento da idade das aves. Ribeiro (2014) afirmou que em alguns casos, conforme a seleção atua, reduzindo a variância aditiva, tende a diminuir a variabilidade,

ocorrendo aumento da variância residual e redução da herdabilidade e pode estar associada a maior fixação dos genes favoráveis ou ação da endogamia. O índice de endogamia da população estudada é baixo, em torno de 4% após 15 gerações de seleção com cruzamentos direcionados (resultados não apresentados).

As correlações genéticas entre os pesos e o parâmetro *A* apresentaram valores positivos que variaram de 0,20±0,09 a 0,88±0,03 (Tabela 4), isto é, moderadas a altas magnitudes e foram positivas e crescentes com as idades. Quanto a correlação residual entre os pesos nas diferentes idades e *A* a variação foi de -0,06±0,02 a 0,73±0,01. A maior correlação genética com *A* foi do P42, sendo a seleção pelo maior peso aos 42 dias de idade a recomendada quando se busca aumentar o peso corporal adulto das aves, o fato do peso aos 42 dias ser o mais próximo ao peso na idade adulta influenciou nesta correlação, como ocorre no caso das correlações entre idades próximas, já que esta é a idade estudada mais próxima ao peso adulto. Os mesmos resultados foram apresentados nos trabalhos de Akbas e Yaylak (2000) e Narinç et al. (2010a), com os valores de 0,57 e 0,92 respectivamente, o segundo sendo próximo a correlação encontrada neste estudo.

O parâmetro *b* reflete o grau de maturação ao nascimento e suas correlações genéticas com os pesos nas diferentes idades variaram de 0,17±0,09 a -0,61±0,05 e foram de baixas a moderadas magnitudes. Sendo negativas com os PN, P7, P14 e P21 e, posteriormente, positivas e crescentes com P28, P35 e P42. As correlações residuais de *b* com os pesos nas idades estudadas apresentaram-se negativas com PN, P7, P14, P21 e P42, enquanto que positivas somente com P28 e P35. O maior grau de associação foi entre o parâmetro *b* e o P7, o mesmo foi negativo, isto é, quanto maior o valor do peso aos sete dias, menor será o valor de *b*. Segundo Braccini (1993), no modelo Gompertz utilizado para estimar os parâmetros neste estudo, maiores valores de *b* estão associados a menores pesos ao nascer, sendo assim, quando se busca fixar a característica de maior peso ao nascer deve-se optar por selecionar as matrizes que foram mais pesadas aos sete dias, pois terão menor valor de *b* devido a correlação negativa entre estas características. No estudo de Akbas e Yaylak (2000) as correlações genéticas entre os pesos nas mesmas idades e *b* foram negativas até 21 dias, porém o maior valor de correlação genético foi com o peso ao nascimento (-0,61), seguido pelo peso aos sete dias (-0,54). Narinç et al. (2010a) relataram correlações genéticas e residuais negativas entre os mesmos pesos semanais e *b*, no entanto, concordando com este estudo a correlação de valor mais alto foi com o peso aos sete dias (-0,56).

As correlações genéticas entre os pesos e a taxa de maturação (k) apresentaram valores positivos, variando de 0,03±0,08 a 0,51±0,09 e de baixas a moderadas magnitudes. Com relação aos valores de correlação residual entre k e os pesos corporais, as associações foram positivas com P7, P14, P21, P28 e P35 e negativas com PN e P42. Ambas as correlações, genéticas e residuais, apresentaram valores crescentes, no caso da correlação genética até P21 e para correlação residual até P28, posteriormente houve redução. Akbas e Yaylak (2000) relataram fraca e negativa correlação entre o peso ao nascimento e a taxa de maturidade (k) (-0,01), posteriormente os valores foram crescentes e positivos até o peso aos 28 dias de idade (0,47 a 0,85) e uma pequena redução aos 35 e 42 dias de idade. Valores baixos para correlações são entendidos como nenhuma ou quase nenhuma relação entre as características. Narinç et al. (2010a) relataram correlações genéticas negativas entre o parâmetro k e os pesos corporais em diferentes idades, que variavam de -0,32 a -0,58, resultado oposto ao obtido neste estudo.

O parâmetro k da curva de crescimento esta relacionado a taxa de crescimento e precocidade dos animais. Maiores valores de k indicam um individuo precoce enquanto que valores menores indicam um indivíduo de crescimento mais lento (BROWN et al., 1976). O peso de maior correlação genética com o parâmetro k foi P21 (0,51±0,09), seguido de P28 (0,48±0,1). Estas correlações são de moderadas magnitudes e os pesos nas idades 21 e 28 dias são os mais indicados para realizar a seleção para peso corporal esperando uma resposta correlacionada no aumento da taxa de maturidade (k). Visando antecipar a seleção das aves quanto a precocidade, o P21 seria um momento adequado, pois nessa idade as aves também são sexadas e diferenciando machos e fêmeas seria possível aplicar as adequadas intensidades de seleção a cada categoria, reduzindo custos de produção das matrizes.

Conclusões

O modelo mais adequado para descrever a curva de crescimento das codornas na população estudada é o Gompertz. As variâncias genéticas e residuais dos pesos aumentaram com as idades, no entanto as variâncias residuais foram sempre maiores que as genéticas. A maior herdabilidade foi obtida para o peso ao nascimento. As herdabilidades estimadas para os parâmetros A, b e k apresentaram baixas magnitudes. Para os pesos do nascimento aos 42 dias de idade foram obtidas herdabilidade moderadas. Os pesos mensurados aos 42, 7 e 21 dias de idade são os mais adequados na seleção visando à obtenção de indivíduos com maior peso adulto (A), maior grau de maturação ao nascimento (b) e maior precocidade (k), respectivamente, por resposta correlacionada.

Agradecimentos

Nós agradecemos a Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES) pela concessão de bolsa de doutorado a primeira autora.

Referências

AKBAS, Y.; YAYLAK, E. Heritability estimates of growth curve parameter and genetic correlation between the growth curve parameter and weights at different age of Japanese quail. *European Poultry Science.* 64:141-6. 2000.

AKBAS, Y.; OGUZ, I. Growth curve parameters of lines of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), unselected and selected for four-week body weight. *Arch. Geflu¨gelkd.* 62:104–109. 1998.

AKAIKE, H. *A new look at the statistical model identification.* IEEE Transactions on Automatic Control. Boston, v.19, n.6, p.716-723,1974.

BARBATO, G. F. Genetic architecture of growth curve parameters in chickens. *Theoretical and Applied Genetics.* 83: 24-32. 1991.

BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. *Quarterly Review of Biology,* v.32, n.3, p.217-230, 1957.

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

BLASCO, A. *Bayesian data analysis for animal scientists.* New York: Springer. 2017.

BRACCINI, J. N. *Estudo genético de curvas de crescimento de aves de postura.* 1993. 102f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Curso de Pos-Graduação em Zootecnia, Universidade Federal de Pelotas, RS.

BRACCINI, J. N.; DIONELLO, N. J. L.; SILVEIRA JR., P. S.; BONGALHARDO, D. C.; XAVIER, E. G. Análise de curvas de crescimento de aves de postura. *Revista Brasileira de Zootecnia,* v.25, n.6, p.1062-1073, 1996.

BRODY, S. *Bioenergetics and growth*. New York: Reinhold, 1945. 1023p.

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

DIONELLO, N. J. L.; CORREA, G. S. S.; SILVA, M. A.; CORRÊA, A. B.; SANTOS, G. G. Estimativas da trajetória genética do crescimento de codornas de corte utilizando modelos de regressão aleatória. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.60, n.2, 2008. p. 454-460.

DRUMOND, E. S. C.; GONÇALVES, F. M.; VELOSO, R. C.; AMARAL, J. M.; BALOTIN, L. V.; PIRES, A. V.; MOREIRA, J. Curvas de crescimento para codornas de corte, *Ciência Rural*, v. 43, n.10, p. 1872-1877, 2013.

DU PREEZ, J. J.; SALES, J. Growth rate of different sexes in European quail (*Coturnix coturnix*). *British Journal of Poultry Science*, London, v. 38, n. 3, p. 314- 315, 1997.

FIRAT, M. Z.; KARAMAN, E.; BAŞAR, E. K.; NARİNÇ, D. Bayesian analysis for the comparison of nonlinear regression model parameters: an application to the growth of Japanese quail. *Revista Brasileira de Ciência Avícola*, Campinas, v. 18, n. 1, p. 19-26, 2016.

FITZHUGH, JR. H. A. Analysis of growth curve and strategies for altering their shape. *Journal Animal Science* 42 (4), 1036-1051. 1976.

FORNI, S.; PILES, M.; BLASCO, A.; VARONA, L.; OLIVEIRA, H. M.; LOBO, R.B.; ALBUQUERQUE, L.G. Comparison of different nonlinear functions to describe Nelore cattle growth. *Journal of Animal Science*. 87:496-506. 2009.

FORNI, S. *Análise da curva de crescimento de bovinos da raça Nelore utilizando funções não lineares em análises bayesianas.* 75f. Tese (Doutorado) − Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Jaboticabal, SP. 2007.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calcu-lation of posterior moments (with discussion), in: Bernardo J.M., Berger J.O., Dawid A.P., Smith A.F. (Eds.), *Bayesian statistics,* 4, 1992, pp. 169–193.

GOONEWARDENE, L.A.; BERG, R.T.; HARDIN, R.T. A growth study of beef cattle. *Canadian Journal of Animal Science*, Ottawa, v.61, p.1041-1048. 1981.

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

MISZTAL, I. *Gibbs2f90 manual*. 2010.

NARİNÇ, D.; AKSOY, T.; KARAMAN, E. Genetic parameters of growth curve parameters and weekly body weight in japonese quails (*Coturnix coturnix japonica*). *Journal of Animal and Veterinary Advances*, v. 9, n. 3, p. 501-507, 2010a.

NARİNÇ, D.; KARAMAN, E.; FIRAT, M.Z. Comparison of non-linear growth model to describe the growth in japonese quail. *Journal of Animal and Veterinary Advances,* v. 9, n. 14, p. 1961-1966, 2010b.

NARİNÇ, D.; KARAMAN, E.; AKSOY, T.; FIRAT, M. Z. Genetic parameter estimates of growth curve and reproduction traits in Japonese quail. *Poultry Science*, v. 93, p. 24-30. 2014.

NELDER, J.A. The fitting of a generalization of the logistic curve. *Biometrics*, v.17, n.1, p.89-110, 1961.

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

RIBEIRO, J. R. *Identidade de modelos não lineares e regressão aleatória para o estudo da curva de crescimento de codornas de corte em diferentes gerações sob seleção.* 2014. 69f. Tese (Doutorado) − Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

ROCHA-SILVA, M.; ARAUJO, C. V.; PIRES, A. V.; PAULA, E. J. H. de; FERREIRA, E. B.; SILVA, F. G. Curva de crescimento de codornas de corte por meio de modelos de regressão não-lineares. *Archives of Veterinary Science*, Curitiba, v. 21, n. 4, p. 26-34, 2016.

SCHWARZ, G. *Estimating the dimensional of a model.* Annals of Statistics, Hayward, v.6, n.2, p.461-464, 1978.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM - SAS. *User's guide*. 525p. Cary: SAS Institute, 2002.

SILVA, L.P. *Comparação de modelos de crescimento e interação genótipo por ambiente na avaliação genética de codornas de corte.* 2014. 37f. Tese (Doutorado em genética e melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG.

SILVA, N.A.M.; LIMA, R.R.; SILVA, F.F.; MUNIZ, J. A. Modelo hierárquico bayesiano aplicado na avaliação genética de curvas de crescimento de bovinos de corte. *Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia*, v.62, n.2, 2010. p. 409-418.

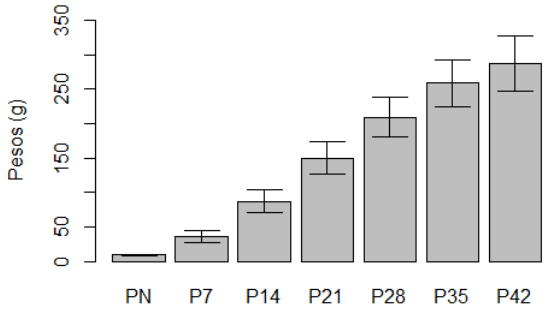
R DEVELOPMENT CORE TEAM. 2017. *R: A language and envirorment for statistical computing*, Reference index version 3.4.0. R Foundation for statistical computing.

THOLON, P.; QUEIROZ, S.A. Modelos matemáticos utilizados para descrever curvas de crescimento em aves aplicados ao melhoramento genético animal. *Ciência Rural*, v. 39, n. 7, p. 2261-2269, 2009.

VON BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. *The quarterly review of biology.* Stony Brook, New York, v. 32, n. 3, p. 217-31, 1957.

No nascimento, as codorninhas eram identificadas com anilhas numeradas, sendo pesadas ao nascimento, 7, 14, 21, 28, 35 e 42 dias de idade (Figura 1).

Figura 1. Pesos médios e desvios padrão ao nascimento (PN), sete (P7), quatorze (P14), vinte e um (P21), vinte e oito (P28), trinta e cinco (P35) e quarenta e dois (P42) dias de idade de codornas de corte



As estimativas (médias *a posteriori*) dos parâmetros A, b e k obtidas com os diferentes modelos estudados e os critérios utilizados para avaliar o modelo que melhor descreveu a curva de crescimento das codornas de corte (*Coturnix coturnix coturnix*) são apresentados na Tabela 1.

Tabela 1. Estimativas dos parâmetros a posteriori ($\hat{A}$, $\hat{b}$ e $\hat{k}$) e erro padrão (EP), quadrado médio do resíduo (QMR), critério de informação de Akaike (AIC), critério de informação bayesiano (BIC) e erro de predição médio (EPM), de acordo com os modelos estudados

Modelos	$\hat{A}$ ± EP	$\hat{b}$ ± EP	$\hat{k}$ ± EP	QMR	AIC	BIC	EPM
Brody	2575,80 ± 172,40	1,00 ± 0,0003	0,003 ± 0,00021	723,00	131512,10	131520,10	10,64
Gompertz	346,90 ± 0,95	3,82 ± 0,015	0,072 ± 0,00035	**641,00**	**129107,40**	**129115,40**	**-0,61**
Logístico	302,90 ± 0,49	17,74 ± 0,14	0,134 ± 0,00048	663,70	129802,60	129802,60	-13,70
von Bertalanffy	388,70 ± 1,51	0,79 ± 0,002	0,051 ± 0,00031	646,90	129290,50	129290,50	5,24

Observando o resultado dos avaliadores de qualidade de ajuste e o gráfico da Figura 2, nota-se que o modelo Gompertz foi o que apresentou menores desvios de resíduos entre os pesos corporais estimados e observados na população.

Figura 2. Resíduos entre os valores observados e estimados de pesos corporais nos modelos Brody, Gompertz, Logístico e von Bertalanffy

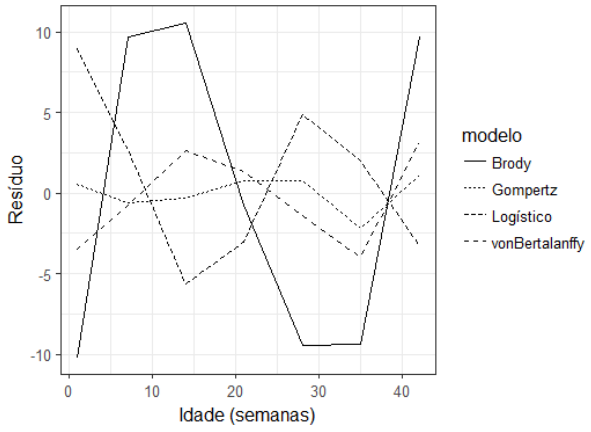


Tabela 2. Herdabilidades (diagonal), correlações genéticas (abaixo da diagonal) e correlações fenotípicas (acima da diagonal) *a posteriori* dos parâmetros da curva de crescimento (A, b e k) de codornas de corte.

Características	A	b	k
A	**0,15**	-0,17	-0,72
b	0,32	**0,19**	0,36
k	-0,33	0,71	**0,10**

Os valores das herdabilidades *a posteriori* dos parâmetros (Tabela 2) foram de baixa magnitude. O parâmetro A apresentou herdabilidade de 0,15±0,02, por outro lado, em outros estudos realizados com codornas as herdabilidades para este parâmetro variaram de 0,18 a 0,56 (AKBAS; OGUZ, 1998; AKBAS; YAYLAK, 2000; NARİNÇ et al., 2010a; NARİNÇ et al., 2014).

Tabela 3. Distribuição *a posteriori* das herdabilidades e componentes de variâncias, com respectivos intervalos de maior densidade a posteriori (HDP) para o peso ao nascer (PN), aos 7 (P7), 14 (P14), 21 (P21), 28 (P28), 35 (35) e 42 dias (P42) de vida de codornas de corte.

	Herdabilidades		Variâncias Aditivas		Variâncias Residuais	
Pesos	Médias	HPD	Médias	HDP	Médias	HDP
PN	0,47	0,43; 0,49	0,48	0,43; 0,52	0,54	0,51; 0,57
P7	0,35	0,30; 0,39	13,93	11,75; 16,08	26,13	24,57; 27,67
P14	0,34	0,29; 0,38	58,77	47,70; 68,10	114,79	107,40; 121,90
P21	0,39	0,33; 0,44	143,62	117,30; 164,70	225,24	209,80; 240,90
P28	0,41	0,35; 0,46	248,40	200,60; 280,90	350,35	324,50; 375,90
P35	0,46	0,39; 0,51	397,11	320,90; 449,90	459,07	421,90; 500,90
P42	0,38	0,32; 0,45	447,08	362,50; 553,90	740,08	672,20; 793,50

As herdabilidades estimadas para os pesos nas diferentes idades analisadas variaram de 0,34±0,03 a 0,47±0,02, sendo o menor valor estimado para P14 e o maior para PN (Tabela 3).

Tabela 4. Correlações genéticas e residuais entre os parâmetros da curva (A, b e k) e os pesos ao nascimento, 7, 14, 21, 28, 35 e 42 dias de idade e intervalo de máxima densidade a posteriori (HPD) em codornas de corte.

Características	Correlações Genéticas		Correlações Residuais	
	Médias	HPD	Médias	HPD
PN_ A	0,28	0,15; 0,42	0,03	-0,01; 0,06
P7_ A	0,20	0,04; 0,37	0,05	0,01; 0,09
P14_ A	0,34	0,17; 0,51	-0,01	-0,05; 0,03
P21_ A	0,43	0,27; 0,59	-0,06	-0,10; -0,01
P28_ A	0,62	0,47; 0,75	0,0006	-0,05; 0,04
P35_ A	0,80	0,71; 0,89	0,25	0,21; 0,29
P42_ A	0,88	0,82; 0,93	0,73	0,71; 0,75
PN_ b	-0,28	-0,39; -0,17	-0,16	-0,20; -0,12
P7_ b	-0,61	-0,72; -0,50	-0,46	-0,49; -0,43
P14_ b	-0,42	-0,56; -0,28	-0,38	-0,41; -0,34
P21_ b	-0,19	-0,34; -0,04	-0,12	-0,16; -0,08
P28_ b	0,06	-0,10; 0,21	0,11	0,06; 0,15
P35_ b	0,16	0,0006; 0,31	0,16	0,12; 0,21
P42_ b	0,17	-0,002; 0,35	-0,31	-0,35; -0,27
PN_ k	0,03	-0,12; 0,18	-0,01	-0,05; 0,02
P7_ k	0,25	0,06; 0,44	0,05	0,01; 0,09
P14_ k	0,43	0,24; 0,61	0,18	0,14; 0,22
P21_ k	0,51	0,33; 0,67	0,33	0,29; 0,36
P28_ k	0,48	0,28; 0,66	0,36	0,32; 0,40
P35_ k	0,23	0,02; 0,44	0,10	0,05; 0,14
P42_ k	0,06	-0,18; 0,29	-0,57	-0,60; -0,54

As correlações genéticas entre os pesos e o parâmetro A apresentaram valores positivos que variaram de 0,20±0,09 a 0,88±0,03 (Tabela 4), isto é, moderadas a altas magnitudes e foram positivas e crescentes com as idade

4. Artigo 2

Bayesian hierarchical model for comparison of different nonlinear function and genetic parameter estimates of meat quails[1]

[1] Artigo formado conforma as normas da revista Poultry Science ISSN 1525-3171

GROWTH CURVE OF QUAILS BY BAYESIAN INFERENCE

Bayesian hierarchical model for comparison of different nonlinear function and genetic parameter estimates of meat quails

Ariane Gonçalves Gotuzzo*[1]; Miriam Piles†; Raquel Pillon Della-Flora*; Jerusa Martins Germano*; Janaina Scaglioni Reis*; Darilene Ursula Tyska*; Nelson José Laurino Dionello*

*Federal University of Pelotas, Faculty of Agronomy Eliseu Maciel, Department of Animal Science, PO Box 354, 96010-900 Pelotas, RS, Brazil; † Institute of Agro-food Research and Tecnology, Unidad de Cunicultura, Caldes de Montbui, 68140, Spain.

Scientific section: Genetics and Genomics

[1] Corresponding author: arianegotuzzo@gmail.com , phone +55 53 981360874, Federal University of Pelotas, Faculty of Agronomy Eliseu Maciel, Department of Animal Science, PO Box 354, 96010-900 Pelotas, RS, Brazil.

ABSTRACT

This work aims to compare different nonlinear functions to describe the growth curve of European quails and to estimate growth curve parameters, (co)variance components and genetic and systematic effects that affected the curve using a hierarchical Bayesian model that allows joint estimation. Three different models were fitted in the first stage (Gompertz, Logístic and von Bertalanffy). The analyzed data set had 45,965 records of 6,838 meat quails selected by higher body weight at 42 d of age for 15 successive generations, weighed at birth, 7, 14, 21, 28, 35 and 42 d of age. Comparisons of the overall goodness of fit were based on deviance information criterion (DIC) and mean square error (MSE). Gelfand's check function compared the models at different points of the growth curve. In the second stage, the systematic (sex and generation) and genetic effects were considered in an animal model. Random samples of the *a posteriori* distributions were obtained by Metropolis-Hastings and Gibbs sampling algorithms. The Gompertz function presented lower DIC and better adjustment at different ages and was defined as the best fit. The heritabilities of *A*, *b* and *k* parameters were moderate (0.32, 0.29 and 0.18 respectively). The genetics correlations were: *A* and *b* (0.25), *A* and *k* (-0.50) and *b* and *k* (0.03). The samples of the posterior marginal distributions for the differences between the estimates of the parameters of the Gompertz model, for generation, *A*, *b*, *k*, age at inflexion point (*APOI*) and weight at inflexion point (*WPOI*) showed differences in relation to sex, the females are heavier, *A*, *WPOI* and *APOI* for females was also higher. Concluding that the selection by 15 generations altered the growth curve, leaving the quails heavier and with greater weight and age at the point of inflection of the curve, decreased precocity and increased the birth weight. The curve parameters could be used in a selection index, despite the difficulty in selecting quails with higher rate of growth and body weight.

Key words: meat quail, growth curve, Gibbs sampling, Bayesian

INTRODUCTION

The growth curves can describe the growth process in terms of few parameters with biological interpretation (Varona et al., 1999; Blasco et al., 2003), and the biological interpretability includes ability to rank correctly individuals or populations for important biological characteristics, which are required in selection programs mainly for growth rate, maturing rate or mature size (Fitzhugh, Jr., 1976).

The nonlinear models have been developed in order to correlate the weight-age data (Garnero et al., 2005) and have been found to be adequate to describe growth curves of several animals (Garnero et al., 2005; Mazzini et al., 2005). In poultry, the most widely used growth funtions are Gompertz, Logistic, and von Bertalanffy models with three parameters (Braccini et al., 1996; Akbaz and Oguz, 1998; Narinç et al., 2017). The biological meaning of the parameters are: $\boldsymbol{A}$ is the adult weight or theoretical maximum weight, $\boldsymbol{b}$ is parameter of scale, degree of maturation at birth and $\boldsymbol{k}$ is growth measure, influences the rate of growth or the rate of gain.

Specifically in quail, Du Preez and Sales (1997) used the Gompertz function to describe the growth of the European quail and to quantify differences between males and females in growth parameters and some indexes derived from them; Akbas and Oguz (1998) compared three nonlinear growth functions (Gompertz, von Bertalanffy and Logistic) in terms of goodness of fit to Japanese quail data and also estimated genetic and environmental effects on growth curve parameters, in this case the Gompertz function showed the best performance. Sezer and Tarhan (2005) compared the growth characteristics and growth curve parameters of three meat-type lines of Japanese quail using the Richards function. However, Drummod et al. (2013) comparing the Brody, von Bertalanffy, Gompertz, Logistic and Richards functions found that only Richards could be considered not adequate to model growth in meat quails.

The traditional method for estimating genetic parameters of growth curves consists of two steps: in the first step, the parameters are estimate for each animal; in a second step, the genetic and environmental effects that act on these parameters are predicted and variance components estimated. Thus, the error of adjustment of the first step is not taken into account in the estimation of the (co)variance components and in the prediction of the genetic values. In addition, animals with few records cannot be included in the analysis because of problems of convergence of the iterative process to estimate the growth curve parameters (Forni et al., 2007).

Varona et al. (1997) proposed an alternative method, where a Bayesian hierarchical model was implemented to jointly estimate the parameters of the growth curves and their (co)variance components. The estimation procedure uses individual records and information from relatives and from animals that were under the same systematic effects. The parameters can be estimated with greater accuracy and adjustment errors are considered in the estimation of (co)variance components. The hierarchical model allows the prediction of differences between levels of systematic effects on curve parameters, thus making it possible to quantify differences between sexes or selected generations.

The objective of this work was to use the bayesian hierarchical methodology to compare different nonlinear functions, estimating jointly the posterior distribution of growth curve parameters, (co)variance components, and genetic and environmental effects in European quail.

MATERIALS AND METHODS

Animals and Data

Data come from meat quails of both sexes selected for body weight at 42 d of age from year 2007 to 2014, distributed in 15 generations were used. Animals belonged to the breeding

program of the Federal University of Pelotas, Department of Animal Science, Faculty of Agronomy Eliseu Maciel, located in Capão do Leão, Rio Grande do Sul state, Brazil.

Animals were reared in the Laboratory of Zootechnical Teaching and Experimentation Professor Renato Peixoto (LEEZO). Quails were housed in rice husks bed until 42 d of age, receiving water and food "ad libitum". The starter diet (1 to 21 d) contained 25% CP and 2,900 kcal/kg of ME and grower diet (22 to 35 d) the diet contained 20% CP and 3,050 kcal/kg of ME. Daily lighting was 16 h during all period. At 21 d of age, they were sexed and, at 42 d, they were housed individually in cages. Quails were weighed once a week after hatching until they were 42 d old. After the beginning of the posture, the 120-130 heaviest females and the 60-70 heaviest males were mated in the proportion of one male to two females (except at first generation, where 160 females and 110 males were selected), for a period of 13 d. The hatching eggs were identified by the female number and collected. The incubation period was 18 d, and at birth the quail was identified with a number in the leg. In preliminary analysis outliers were removed, 2% of data. For each age in weeks and generation, body weight records outside the interval defined by Q1-1.5 * (Q3-Q1) and Q3 + 1.5 * (Q3 -Q1), with Q1 being equal to the first quartile and Q3 being equal to the third quartile, were removed. The final data set contained 45,965 weights of 6,838 birds and the relationship matrix was constructed with information from 15 generations of selection plus the base population, i.e. a total of 7,118 birds (Table 1).

Models

A Bayesian analysis was performed by using the hierarchical model described by Varona et al. (1997), Blasco et al. (2003) and Forni et al. (2007). The individual growth trajectories were described by a nonlinear function and it was assumed that each parameter had genetic and environmental components described in a mixed linear model.

In the first stage of the hierarchy, three different nonlinear models were tested to verify which was the one that best described the average growth curve of the birds. The evaluated growth functions were: Gompertz, $Y_{ij} = A_i e^{-b_i e^{-k_i t_{ij}}} + \varepsilon_{ij}$ (Laird, 1965); Logístic, $Y_{ij} = A_i(1 - b_i e^{-k_i t_{ij}})^{-1} + \varepsilon_{ij}$ (Nelder, 1961); and von Bertalanffy, $Y_{ij} = A_i\left(1 - b_i e^{-k_i t_{ij}}\right)^3 + \varepsilon_{ij}$ (von Bertalanffy, 1957), where Y_{ij} is the body weight of animal ith at age jth; A_i, the asymptotic weight of animal ith when t tends to infinity, that is, this parameter is interpreted as body weight at adulthood; b_i is an integration constant related to the initial weights of the bird ith, with no direct biological interpretation. The value of b is established by the initial values of Y and t; k_i is interpreted as the maturation rate, which should be understood as the change of weight in relation to weight at maturity, that is, as an indicator of the speed with which the animal ith approaches its adult size; ε_{ij} is the associated random error of animal ith at each weighing time jth, considered to be independent between individuals and normally distributed. Residual standard deviation was considered to be constant throughout the growth trajectory.

In the second stage of the hierarchical model the following three-trait animal model described the genetic and environmental effects on parameters of the growth functions:

$$\boldsymbol{\theta} = \boldsymbol{X\beta} + \mathbf{Zu} + \mathbf{e},$$

where, $\boldsymbol{\theta}$ is a vector with the parameters A, b and k for all individuals; $\boldsymbol{\beta}$ is the vector of systematic effects (sex and generation); $\mathbf{u}$ is the vector of additive genetic effects; $\boldsymbol{X}$ and $\boldsymbol{Z}$ are the corresponding incidence matrices linking growth function parameters to systematic and additive genetic effects, respectively. Thus,

$$f(\boldsymbol{A}, \boldsymbol{b}, \boldsymbol{k} \mid \boldsymbol{u}_A, \boldsymbol{u}_b, \boldsymbol{u}_k, \boldsymbol{\beta}_A, \boldsymbol{\beta}_b, \boldsymbol{\beta}_k, \boldsymbol{R}, \boldsymbol{G}) = N \begin{bmatrix} \boldsymbol{X\beta}_A + \mathbf{Zu}_A \\ \boldsymbol{X\beta}_b + \mathbf{Zu}_b, \\ \boldsymbol{X\beta}_k + \mathbf{Zu}_k \end{bmatrix} \quad \boldsymbol{R} \otimes \boldsymbol{I}_N$$

where, $\boldsymbol{u}_A, \boldsymbol{u}_b, \boldsymbol{u}_k$ are the vectors of breeding values for all the animals in the pedigree for parameters A, b and k, respectively. $\boldsymbol{\beta}_A, \boldsymbol{\beta}_b, \boldsymbol{\beta}_k$ are the vectors of systematic effects for parameters A, b and k, respectively. $\boldsymbol{I}$ is an identity matrix and $\boldsymbol{N}$ is the number of animals with

data. **R** and **G** are the 3 x 3 matrices of systematic and genetic (co)variance components for the growth curve parameters. **X** and **Z** are the common to all parameters incidence matrices linking *A*, *b* and *k* with the systematic and genetic effects, respectively. The residual effects were considered independent between individuals and normally distributed. The residual covariance between parameters of the same individual was considered differ from zero.

The prior distribution for additive genetic effects followed a multivariate normal distribution.

$f(\boldsymbol{u}_A, \boldsymbol{u}_b, \boldsymbol{u}_k | \boldsymbol{G}) = N(\mathbf{0}, \boldsymbol{A} \otimes \boldsymbol{G})$, where **A** is the relationship matrix.

Prior distributions of σ_ε^2, and elements of **R** and **G** were considered to be uniform.

Statistical analysis

The marginal posterior distributions of the variables of interest were approximated using the Gibbs sampler algorithm. Conditional distributions of the model parameters can be found in Blasco et al. (2003). In addition, marginal posterior distributions of age at inflexion point (***APOI***) and weight at inflexion point (***WPOI***) were computed from samples of the growth function parameters according to the expressions showed in Table 2.

Single chains of 100,000 iterations were run for all the analyses. The first 10,000 iterations of each chain were discarded, and samples of the parameters of interest were saved every 10 iterations. The number of discarded samples was, in all cases, much larger than the required burn-in determined by Raftery and Lewis (1992) and Geweke (1992) procedures. The sampling variance of the chains was obtained by computing Monte Carlo standard errors (Geyer, 1992). The "boa" package of R was used to assess convergence and to estimate summary statistics of marginal posterior distributions.

The samples from marginal posterior distributions for the differences between the parameters estimates *A*, *b*, *k*, *APOI* and *WPOI* for sex (male and female) and for generation

171 (first and last) were obtained with the intention to verify statistical significance by **HPD** (high
172 posterior density interval at a 95% probability). If the zero value is contained within this range,
173 it is concluded that the parameters of the two populations involved in the contrast are
174 statistically the same.
175
176 ***Goodness of fit***
177 The overall goodness of fit was checked by computing the mean square error (**MSE**)
178 and the deviance information criterion (**DIC**) proposed by Spiegelhalter et al. (2002). Models
179 with a smaller DIC should be favored since indicate a better fit and a smaller degree of
180 complexity. More details can be found in Forni et al. (2009).
181 The goodness of fit at different points of the growth trajectory was evaluated as it is
182 described by Blasco et al. (2003). A predictive density was estimated for each record. The
183 observed values (***yr***) were compared with their prediction (***Yr***) obtained by using all other
184 records. If the model is adequate, the *yr* is a sample from its predictive distribution. We applied
185 the checking functions proposed by Gelman et al (1992) to assess the probability of a *Yr* being
186 lower than the observed one. When the *Yr* is lower than that observed one (*yr*), a checking g
187 function is equal to one unit, when the *Yr* is greater than or equal to the *yr*, g is zero.
188 $g = 1$ if $Yr < yr$;
189 $g = 0$ if $Yr \geq yr$;
190 The average of these expectations at each point of the longitudinal trajectory shows the
191 goodness of fit in different parts of it. If the model fits the data correctly, $E(g|\mathbf{y}_{-r})$ should be
192 close to 0.5, so an overall fit quality criterion is the average of these expectations for all
193 individuals at each point of the growth curve. A graph with these averages computed at each
194 time of the longitudinal trajectory shows whether the fit is good along the curve, or if there are
195 parts of the curve that fit better than others. This technique has the advantage of being free of

196 scale effect. The expectation of the checking function E(g|$\mathbf{y}_{-r}$) is calculated using Monte Carlo
197 Markov Chain (MCMC) method (see Forni et al. 2009 for a detailed description of the
198 algorithm).

199

200 **RESULTS AND DISCUSSION**

201

202 The Bayesian procedure applied here, based on a hierarchical mixed model, provide
203 estimates of the growth curve parameters for each animal taking into account individual
204 information and information from relatives and other animals affected by the same systematic
205 effects. Thus, the chance of having incorrect parameters estimates due to a lack of individual
206 information is minimized (Varona et al., 1997). In addition, growth parameters are estimated
207 taking into account the uncertainty on variance components and systematic and random effects
208 of the model, unlike the two-step procedure (Denise and Brinks, 1985).

209 No lack of convergence was detected for any chain by visual inspection of sample trace
210 plots, indicating that sampling processes were appropriate. As expected, heritabilities and
211 genetic correlations showed the highest correlation between consecutive samples. However, the
212 Monte Carlo standard error (**MCse**) was still low (lower than 12% of the posterior mean). The
213 MCse is the error produced by the size of the sample and the lower its value, the better the
214 algorithm performance to approximate the exact response, a larger sample size equals the lower
215 MCse (Blasco, 2017).

216 Overall goodness of fit was evaluated for comparing models using the deviance
217 information criterion (DIC) proposed by Spiegelhalter et al. (2002). A smaller DIC value
218 indicates a better fit and a smaller degree of complexity. The Gompertz growth function was
219 the one that lead to a smaller DIC value followed by Logistic and von Bertalanffy models,
220 respectively (Table 3). On the other hand, the smallest MSE value was obtained with the von

Bertalanffy function and the biggest with the Gompertz function. The MSE can strongly depend on the fitting at the last part of the trajectory due to scale effects. However, looking at the goodness of fit at different points of the longitudinal trajectory using the check function proposed by Gelfand et al. (1992), we observed that the probability of a predicted value being bigger or smaller than the observed values was smaller for the Gompertz and the von Bertalanffy growth functions than for the Logistic model.

The mean of the expected check function proposed by Gelfand et al. (1992) was computed at each point of the longitudinal trajectory (i.e. at each time point). The closer the mean in each point is to 0.5 the better the fit. Values over 0.5 indicate a greater probability of having predictions smaller than the observed values whereas values under 0.5 indicate a greater probability of obtaining predictions bigger than the true record. According to our results (Figure 1), none of the models overestimated the initial weights. The Logistic model underestimated the initial weight and also at seven and 28 d of age, overestimating at 14, 21 and 42 d of age. The von Bertalanffy model underestimated or overestimated to a lesser extent at all ages when it was compared to the Logistic model, but did not generally achieve better fit than Gompertz function, which showed the best fit at any time of the trajectory.

The results of analysis indicated que Gompertz model is the most appropriate to describe growth pattern in this population of meat quails. This result is in agreement with those reported by other authors using different methodologies such as: Akbas and Oguz (1998) using the generalized least squares, Rossi and Santos (2014) adopting a Bayesian procedure with skew-normal errors for female and skew-t for males, Narinç et al. (2010) with the NLIN procedure of SAS software and Firat et al. (2016) with a two-step Bayesian procedure. However, it disagrees with results obtained by Shoukry et al. (2015) and Kaplan and Gurcan (2016) with using NLIN procedure of SAS software. Therefore, results regarding mean values of growth

function parameters, variance components and heritabilities refer only to the ones obtained with the Gompertz growth function.

The Table 4 shows means, standard deviations and Monte Carlo standard error of the marginal posterior distributions of parameters of each growth function for all animals with records. The MCse values were around or lower than 1% of the posterior mean. They are larger values than those obtained by Firat et al. (2016). However, those authors used a two-step Bayesian procedure instead of a hierarchical Bayesian model, ignoring uncertainty on estimates of growth curve parameters when they estimate variance components and systematic and random effects of the model. Estimates of *A*, *b* and *k* were close to those reported by Drumond et al. (2013) in meat quail, which were estimated by Gauss Newton algorithm using the NLIN procedure of SAS. More work was done with nonlinear modeling of Japanese quails (Akbas and Oguz, 1998; Narinç et al., 2010; Rossi and Santos, 2014; Shoukry et al., 2015). However, none of these studies had such a high number of individuals and records than here.

When comparing the estimates of the growth function parameters with the ones reported in other studies carried out in quail, it can be observed that the values of *A*, *b* and *k* show the same trends. Despite the letter used to represent the parameters of the different growth functions are the same, they do not have the same biological meaning. The *A* parameter is the only parameter comparable across models. It represents the asymptotic body weight and presented highest value in von Bertalanffy followed by Gompertz and finally Logistic function. (Akbas and Oguz, 1998; Narinç et al., 2010; Drumond et al., 2013; Shoukry et al., 2015; Firat et al., 2016; Kaplan and Gurcan, 2016).

Our line of quails has been selected for body weight at 42 d of age for 15 generations. It is not possible to assess the correlated response to selection in the parameters of the growth function (i.e. the effect of selection on the growth pattern) because the systematic effect of batch is completely confounded with the genetic effects in each generation (there was just one batch

270 per generation) and we do not have an unselected control population. Therefore, in Figure 2 we
271 show the mean of the phenotypic values of males and females at each generation to show the
272 evolution over time of growth curve parameters which is due to genetic and environmental
273 effects. The estimated *A*, *APOI* and *WPOI* have increased mainly in the generations 13 and 14
274 of selection, whereas the *k* has decreased in both males and females (Figure 2). Blasco et al.
275 (2003) and Piles et al. (2008) using the same methodology to estimate phenotypic and genetic
276 parameters of the Gompertz function reported that, as a consequence the selection for growth
277 rate at fattening, there was an increase in the asymptotic weight but no change in *b* and *k*
278 parameters in their rabbit population.

279 The results concerning the significance of the contrasts related to the comparison of the
280 first and last generation for the parameters *A, b, k, APOI* and *WPOI* were showed at Table 5.
281 These results were obtained by inference in the samples of the marginal distribution *a posteriori*
282 of each parameter. All HPD for the differences between the parameters of the first and last
283 generations did not contain zero, thus confirming that there were differences in the values for
284 *A, b, k, WPOI* and *APOI* related to generation. The quails in the last generation were 17%
285 heavier for *A* and *WPOI*, *k* was 15.9% lower, *APOI* was 12.6% higher and *b* was 7.8% lower
286 than in first generation.

287 In the case of quails, females are heavier than males (Akbas and Oguz, 1998). This result
288 was also observed in our work (Figure 2). It can be observed that for the parameters that the
289 females presented greater values than the males (*A*, *APOI* and *WPOI)*, the results presented in
290 Table 5 for the contrasts by sex effect were significant. Thus, the females are heavier adult and
291 at inflexion point, and reach the age at the inflection point after males. For *k* and *b* the results
292 not showed difference by sex.

293 In Japanese quails for age at the inflexion point, Akbas and Oguz (1998) found 18.74
294 and 21.22 d of age for males and females respectively, and Raji et al. (2014) reported age at the

295 inflexion point of 17.36 d for males and 20.37 d for females, both authors using the Gompertz
296 function. Aggrey (2009) applying the Logistic model with nonlinear mixed effects in Japanese
297 quail showed age at the inflexion point for females of 22.26 d and for males of 17.5 d. For age
298 at the inflexion point, the values were similar to the mean of the results found here, however
299 for the weight at the inflexion point the results in this study were greater than of other researches
300 cited, that ranged of 48.82 g to 89.90 g. These results are expected due the difference between
301 meat quails and Japanese quails and also differences selected populations by different criteria.

302 The heritabilities of the growth function parameters were moderate (Table 6), indicating
303 that one can expect to obtain some response to selection based on parameters *A*, *b* and *k* of the
304 growth curve, even if slow and limited. The highest heritability was for the *A* (0.32) and the
305 lowest for the *k* parameter (0.18). Our estimates are similar from the ones reported by Akbas
306 and Oguz (1998) also in quails, but the standard errors of the heritabilities estimates in that
307 study were quite high.

308 Using the same methodology of our study, Mignon-Grasteau et al. (2000) obtained
309 higher values of heritability in chickens than those found here (0.54, 0.43 and 0.60 for adult
310 weight, degree of maturation at birth and maturity rate, respectively) for meat quails. In a
311 previous analysis of the same data set, Mignon-Grasteau et al. (1999) obtained slightly lower
312 heritability values using REML methodology. Authors attributed those differences in
313 heritabilities to differences between models (including or not maternal effects) and
314 methodology (using or not information from relatives).

315 Genetic correlation between *A* and *b* parameters was low and positive (0.25), it was null
316 between *b* and *k* parameters (0.03), and moderate to high and negative between *A* and *k*
317 parameters (-0.50) (Table 7). Mignon-Grasteau et al. (2000) also obtained a moderate and
318 negative genetic correlation between *A* and *k* parameters of the Gompertz function in chickens.
319 They explain that a high and negative correlation can be expected between *A* and *k* parameters

320 due to a rapid decrease in growth rate after inflection point, resulting in a lower asymptotic
321 body weight. Santoro et al. (2005) indicated that the expected genetic correlation between
322 asymptotic weight and maturity rate would be negative, since heavier animals would tend to
323 have a lower maturation rate than lighter animals. Mignon-Grasteau et al. (2000) also found a
324 positive genetic correlation between *A* and *b* parameters but it was much higher than the one
325 observed in our study (0.75). In addition, unlike our results, they found a moderate and negative
326 genetic correlation between *b* and *k* parameters (-0.40).

327 Phenotypic correlations were low and positive between *A* and *b* parameters and between
328 *b* and *k* parameters but high and negative between *A* and *k* parameters (Table 7). Those results
329 differ from the ones obtained by Akbas and Oguz (1998) in Japanese quails who found a very
330 high and positive correlation between *b* and *k* parameters (0.99), and low and negative
331 correlation between *A* and b (-0.16). However, the phenotypic correlation between *b* and *k* was
332 high and negative (-0.63) as in our study. The phenotypic correlations between Gompertz
333 function parameters estimated by Drumond et al. (2013) in meat quails were high and negative
334 between *A* and *b* (-0.60) and between *A* and *k* (-0.95), whereas it was high and positive between
335 *b* and *k* (0.78).

336 In conclusion, Gompetz growth function is adequate to establish mean growth patterns
337 in our population of meat quails. The parameter *A*, and consequently *APOI* and *WPOI* have
338 increased over time from the first generation of selection, whereas *k* has decreased. The
339 heritability of growth curve parameters is moderate, therefore selection for one or more of them
340 in an index could be feasible. However, because of the negative and moderate to high genetic
341 correlation between *A* and *k* it could be difficult or not possible to obtain animals with high (*k*)
342 growth rate without decreasing (*A*) adult weight.

343

344

ACKNOWLEDGEMENTS

This work is part of the first author's PhD thesis, financially supported by Coordenação de Aperfeiçoamento de Pessoal de Nível Superior (CAPES), the granting of scholarship in Programa de Doutorado Sanduíche no Exterior (PDSE).

REFERENCES

Aggrey, S.E. 2009. Logistic nonlinear mixed effects model for estimating growth parameters. J. Anim. Sci. 88:276–280.

Akbas, Y., and I. Oguz. 1998. Growth curve parameters of lines of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), unselected and selected for four-week body weight. Arch. Geflugelkd. 62:104–109.

Akbas, Y., and E. Yaylak. 2000. Heritability estimates of growth curve parameter and genetic correlation between the growth curve parameter and weights at different age of Japanese quail. Arch. Geflugelkd. 64:141-146.

Blasco, A., M. Piles, and L. Varona. 2003. A Bayesian analysis of the effect of selection for growth rate on growth curves in rabbits. Gen. Selec. Evol. 35: 21-41.

Blasco, A. 2017. Bayesian data analysis for animal scientists. New York: Springer.

Braccini, J. N., N. J. L. Dionello, P. Silveira Jr., D. C. Bongarlhado, and E. G. Xavier. 1996. Análise de curvas de crescimento de aves de postura. R. Soc. Bras. Zootec. 25(6):1062-1073.

DeNise, R. S. K., and J. S. Brinks. 1985.Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. J. Anim. Sci. 61: 1431–1440.

Drumond, E.S.C., F.M. Gonçalves, R. C. Veloso, J. M. Amaral, L. V. Balotin, A. V. Pires, and J. Moreira. 2013.Curvas de crescimento para codornas de corte. Ciênc. Rural. 48(10):1872-1877.

Du Preez, J. J., and J. Sales. 1997. Growth rate of different sexes in European quail (Coturnix coturnix). Br. Poult. Sci. 38:314–315.

Firat, M. Z., E. Karaman, E. K. Başar, and D. Narinç, 2016.Bayesian Analysis for the Comparison of Nonlinear Regression Model Parameters: an Application to the Growth of Japanese Quail. Braz. Jour. Poult. Sci., *18*(SPE), 19-26.

Fitzhugh, Jr. H. A. 1976. Analysis of growth curve and strategies for altering their shape. J. Anim. Sci. 42(4):1036-1051.

Forni, S., M. Piles, A. Blasco, L. Varona, H. N. Oliveira, R. B. Lôbo, and L. G. Albuquerque. 2007. Analysis of beef cattle longitudinal data applying a non-linear model. J. Anim. Sci. 85:3189–3197.

Forni, S., M. Piles, A. Blasco, L. Varona, H. N. Oliveira, R. B. Lobo, and L. G. Albuquerque. 2009. Comparison of different nonlinear functions to describe nelore cattle growth. J. Anim. Sci. 87:496-506.

Garnero, A. V., C. R. Marcondes, L. A. F. Bezerra, H. N. Oliveira, and R. B. Lôbo. 2005. Parâmetros genéticos da taxa de maturação e do peso assintótico de fêmeas da raça Nelore. Arq. Bras. Med. Vet. Zootec. 57:652–662.

Gelfand, A., D. K. Dey, and H. Chang. 1992. Model determination using predictive distributions with implementation via sampling-based methods (with discussion). Pages 147–167 in Bayesian Statistics 4. Oxford University Press, Oxford, UK.

Gelman, A., J. B. Carlin, H. S. Stern, and D. B. Rubin. 1995. Bayesian Data Analysis. Chapman & Hall, London, UK.

Geweke, J. 1992. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments (with discussion). Pages 169–193 in Bayesian Statistics 4. Oxford University Press, Oxford, UK.

Geyer, C. J. 1992. Practical Markov chain Monte Carlo. Stat. Sci. 7:473–511.

Laird, A. K. 1965. Dynamics of relative growth. Growth. 29:249– 263.

Kaplan, S., and E. K. Gürcan, 2016. Comparison of growth curves using non-linear regression function in Japanese quail. J Appl Anim Res. 46(1):112-117.

Mazzini, A.R.A.; Muniz, J.A.; Silva, F.F. et al. 2005.Curvas de crescimento de novilhos Hereford: heterocedasticidade e resíduos autorregressivos. Ciênc. Rural. 35:422-427.

Nelder, J. A. 1961. The fitting of a generalization of the logistic curve. Biometrics 17:89–110.

Mignon-Gastreau, S.; Piles, M.; Varona, L. et al. 2000. Bayesian analysis of Gompertz curve of chickens selected on shape of growth curve. J. Anim. Sci. 78:2515-2524.

Mignon-Grasteau, S., C. Beaumont, E. Le Bihan-Duval, J. P. Poivey, H. de Rochambeau, and F. H. Ricard. 1999. Genetic parameters of growth curve parameters in male and female chickens. Br. Poult. Sci. 40:44–51.

Narinç, D., T. Aksoy, and E. Karaman. 2010a. Genetic parameters of growth curve parameters and weekly body weight in Japonese quails (Coturnix coturnix japonica). J. Anim. Vet. Adv. 9(3):501-507.

Narinç, D., E. Karaman, M.Z. Firat, and T. Aksoy. 2010b. Comparison of non-linear growth model to describe the growth in japonese quail. J. Anim. Vet. Adv. 9(14):1961-1966.

Narinç, D., N. Ö. Narinç, and A. Aygun. 2017.Growth curve analyses in poultry science. World's Poult. Sci. J. *73*(2):395-408.

Piles, M., D. Gianola, L. Varona, and A. Blasco. 2003. Bayesian inference about parameters of a longitudinal trajectory when selection operates on a correlated trait. J. Anim. Sci. 81:2714–2724.

Raftery, A. E., and S. Lewis. 1992. How many iterations in the Gibbs sampler? Pages 763–773 in Bayesian Statistics 4. Oxford University Press, Oxford, UK.

Raji, A. O., N. K. Alade, N.K., and H. Duwa. 2014. Estimation of model parameters of the Japanese quail growth curve using gompertz model. Arch. Zootec. 63 (243): 429-435.

Rossi, R. M., and L. A dos Santos. 2014. Modelagem Bayesiana para curvas de crescimentos de codornas assumindo assimetria nos erros. Semina: Ciências Agrárias, *35*(3):1637-1647.

Santoro, R. S., S. B. P. Barbosa, L. H. A. Brasil, and E. S. Santos. 2005. Estimativas de parâmetros de curvas de crescimento de bovinos zebu, criados no estado de Pernambuco. Rev. Bras. Zootec. 34:2262–2279.

Sezer, M., and S. Tarhan. 2005. Model parameters of growth curves of three meat-type lines of Japanese quail. Czech J. Anim. Sci. 50:22-30.

Shoukry, H. M., T. M. Younis, M. A. Al-Gamal, and S. M. A. El-Majeed. 2015. Growth Functions of Live Body Weight and Edible Parts of Japanese Quail and Dandarawi Chickens. Middle East J. *4*(3):494-502.

Sorensen, D., and D. Gianola. 2002. Likelihood, Bayesian, and MCMC Methods in Quantitative Genetics. Springer-Verlag, London, UK.

Spiegelhalter, D. J., N. G. Best, and A. van der Linde. 2002. Bayesian measures of model complexity and fit. J. R. Stat. Soc. Ser. B. Methodol. 64:583-639.

Varona, L., C. Moreno, L. A. Garcia-Cortes, and J. Altarriba. 1997. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. Livest. Prod. Sci. 47:201-209.

Varona, L., C. Moreno, L. A. Garcıa Cortes, G. Yangue, and J. Altarriba. 1999. Two-steps versus joint analysis of Von Bertalanffy function. J. Anim. Breed. Genet. 116:331–338.

Von Bertalanffy, L. 1957. Quantitative laws in metabolism and growth. Q. Rev. Biol. 32:217-230.

479 Table 1. Summary of weights data of European quail per generation

Generation	No. of records	No. of animals	No. of sires	No. of dams
1	3,628	535	109	151
2	4,000	587	57	94
3	5,832	870	70	129
4	2,439	367	58	86
5	3,941	586	38	63
6	1,686	251	47	61
7	3,621	535	44	70
8	1,952	293	61	92
9	2,310	337	52	82
10	2,052	311	54	86
11	3,417	500	67	96
12	2,463	374	52	79
13	2,868	428	51	83
14	3,256	494	61	94
15	2,500	370	51	79
Totals	45,965	6,838	872	1,345

480

481

Table 2. Age (*APOI*) and weight (*WPOI*) at inflexion point in Gompertz, Logistic and von Bertalanffy functions

Growth functions	*APOI*	*WPOI*
Gompertz	$\ln(b)/k$	A/e
Logistic	$-\ln(1/b)/k$	$A/2$
von Bertalanfy	$\ln(3b)/k$	$8A/27$

Table 3. Goodness of fit of growth function of European quails

Growth functions	DIC	MSE	$E(g\|y_r)$
Gompertz	342496.00	1.99	0.495
Logistic	356754.10	1.74	0.457
von Bertalanffy	386464.70	0.53	0.494

Table 4. Estimating growth curve parameters for meat quails

Growth function	Trait	Mean	SD[1]	MCse[2]
Gompertz	*A*	361.29	61.12	5.41
	b	3.86	0.22	0.02
	k	0.073	0.011	0.001
Logistic	*A*	309.89	41.29	3.39
	b	17.34	1.83	0.22
	k	0.130	0.013	0.001
von Bertalanffy	*A*	450.48	88.12	10.6
	b	0.76	0.021	0.002
	k	0.044	0.008	0.001

[1]SD = posterior standard deviation.

[2]MCse = Monte Carlo SE.

Table 5. Mean of the systemic effects of parameters *A, b, k, APOI* and *WPOI,* high posterior density interval at a 95% probability (HPD) and Monte Carlo SE (MCse)

Trait[1]	Sex effect[2]			Trait	Generation effect[3]		
	Mean	HPD	MCse		Mean	HPD	MCse
A	-15,73	**-18.55; -12.91**	0.01	*A*	50.30	**29.33; 70.64**	0.60
b	-0.019	-0.041; 0.0024	0.00008	*b*	-0.32	**-0.42; -0.20**	0.002
k	0.00061	-0.00006; 0.0013	0.000003	*k*	-0.013	**-0.017; -0.009**	0.0001
APOI	-0.24	**-0.39; -0.09**	0.004	*WPOI*	18.50	**10.79; 25.99**	0.22
WPOI	-5.78	**-6.82; -4.74**	0.0006	*APOI*	2.18	**1.22; 3.17**	0.03

[1]*A* = asymptotic weight of animal; *b* = degree of maturation at birth; *k* = maturation rate; *APOI* = age at inflexion point; *WPOI* = weight at inflexion point.

[2]Sex effect = mean of male (*A, b, k, APOI* and *WPOI*) - mean of female (*A, b, k, APOI* and *WPOI*).

[3]Generation effect = mean of first (*A, b, k, APOI* and *WPOI*) - mean of last (*A, b, k, APOI* and *WPOI*).

Table 6. Marginal posterior distributions of variance components of Gompertz growth curve parameters for meat quails

	Genetic variance				Phenotypic variance		
Trait[1]	Mean	HPD[2]	MCse[3]	Trait	Mean	HPD	MCse
A	875.5	663.8; 1100.1	4.8	*A*	2685.1	2529.8; 2838.6	1.9
b	0.011	0.007; 0.016	0.00006	*b*	0.038	0.039; 0.042	0.00004
k	0.00002	0.00001; 0.00003	0.0000001	*k*	0.00011	0.00010; 0.00012	0.00000004
	Residual variance				Heritability		
Trait	Mean	HPD	MCse	Trait	Mean	HPD	MCse
A	1809.7	1640.8; 1981.7	3.0	*A*	0.32	0.26; 0.40	0.002
b	0.027	0.023; 0.031	0.00003	*b*	0.29	0.20; 0.39	0.001
k	0.00009	0.00008; 0.00010	0.00000009	*k*	0.18	0.12; 0.24	0.001

[1]A = asymptotic weight of animal; b = degree of maturation at birth; k = maturation rate.

[2]HPD = High posterior density interval at a 95% probability.

[3]MCse = Monte Carlo SE.

Table 7. Marginal posterior distributions of correlation between Gompertz growth curve parameters of meat quails

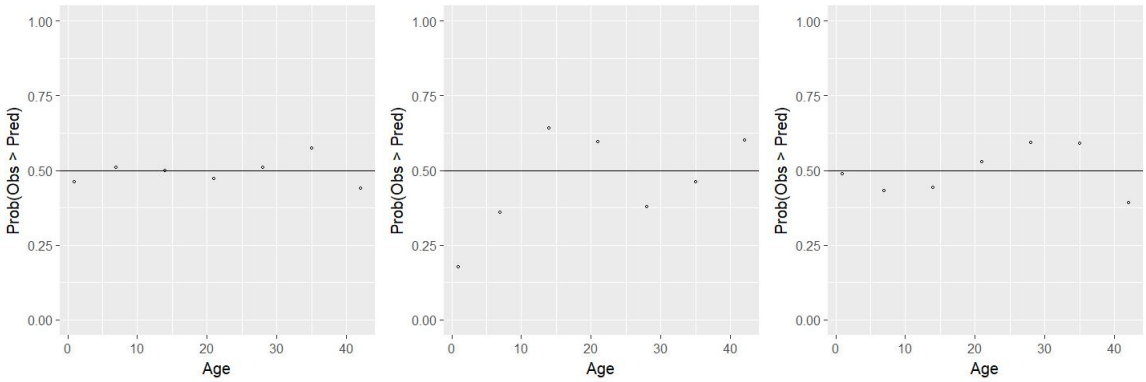
	Genetic correlation				Phenotypic correlation		
Trait[1]	Mean	HPD[2]	MCse[3]	Trait	Mean	HPD	MCse
A, b	0.25	0.05; 0.45	0.003	*A, b*	0.10	0.03; 0.17	0.0006
A, k	-0.50	-0.63; -0.35	0.002	*A, k*	-0.72	-0.74; -0.69	0.0002
b, k	0.03	-0.24; 0.27	0.004	*b, k*	0.26	0.20; 0.32	0.0004

	Residual correlation		
Trait	Mean	HPD	MCse
A, b	0.04	-0.05; 0.13	0.0007
A, k	-0.80	-0.82; -0.77	0.0002
b, k	0.34	0.26; 0.42	0.0006

[1]*A* = asymptotic weight of animal; *b* = degree of maturation at birth; *k* = maturation rate.

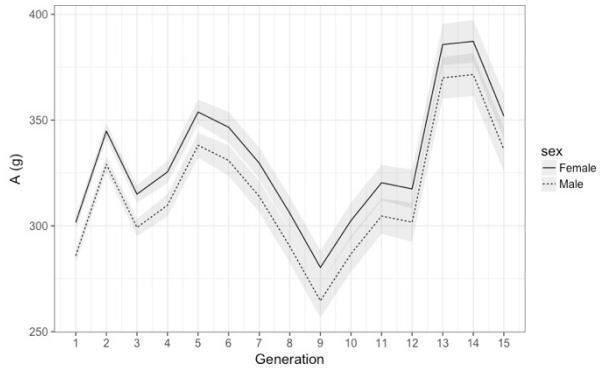
[2]HPD = High posterior density interval at a 95% probability.

[3]MCse = Monte Carlo SE.

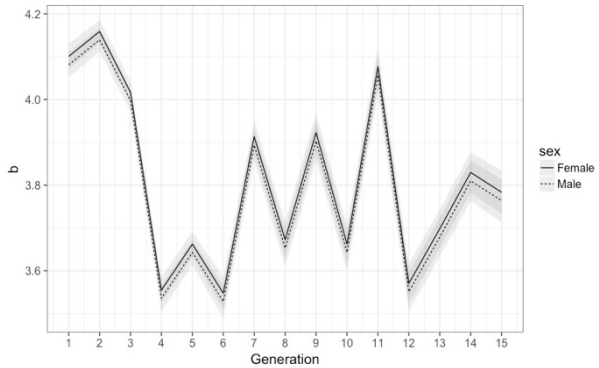


(a) (b) (c)

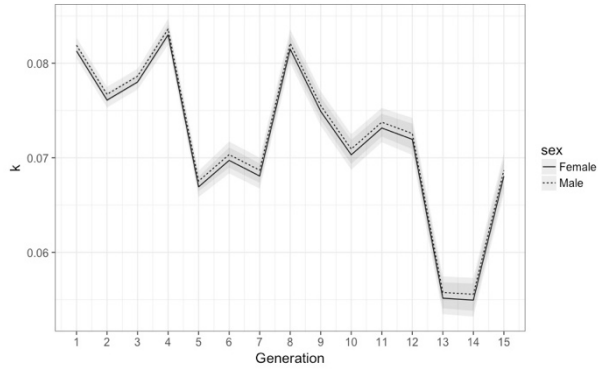
Figure 1. Mean expectations of the Gelfand's check function $E(g|\mathbf{y}_{-r})$ for Gompertz (a), Logistic (b) and von Bertalanffy (c) growth curve for European quails



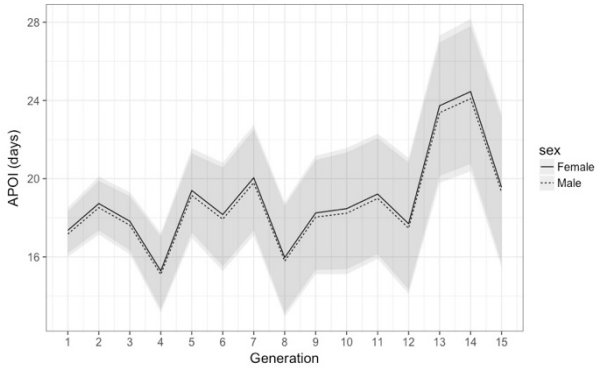
(a)



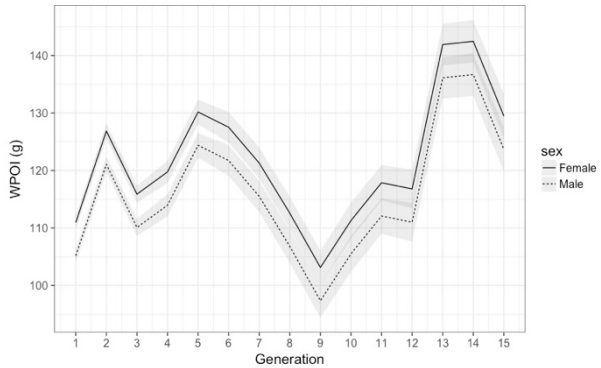
(b)



(c)



(d)



(e)

Figure 2. Posterior means and standard deviation (shadow) for *A* (a), *b* (b) and *k* (c), *APOI* (d) and *WPOI* (e) parameters of the Gompertz curve by sex and generation

4. Considerações Finais

No estudo de curva de crescimento, a inferência bayesiana pode ser aplicada nos dois procedimentos proposto neste trabalho, isto é, para obtenção dos parâmetros genéticos no caso do procedimento em dois passos, apesar da desvantagem dos erros de ajuste dos parâmetros não serem considerados na estimação dos componentes de (co)variâncias, e na estimação conjunta dos parâmetros da curva de crescimento e parâmetros genéticos. A utilização do método de Gauss Newton para obtenção dos parâmetros individuais da curva de crescimento apresentou valores próximos aos estimados pelo procedimento hierárquico bayesiano de estimação conjunta na população estudada, principalmente para o modelo Gompertz, por se tratar de um procedimento simples, sua utilização fornece boas estimativas dos parâmetros da curva, mesmo que com maiores erros padrão. As curvas de crescimento são capazes de descrever o desenvolvimento dos animais em poucos parâmetros com interpretação biológica, facilitando a avaliações quanto ao peso adulto (A), as condições iniciais do processo de crescimento (b) e à taxa de maturação (k). Estes parâmetros compreendem variáveis economicamente relevantes dentro dos sistemas de produção. No caso da estimação dos parâmetros genéticos e de efeitos genéticos e sistemáticos que atuaram sobre a curva de crescimento, a metodologia hierárquica de estimação conjunta fornece estimativas com menores erros padrão, que são importantes para o desenvolvimento dos programas de melhoramento, afim de que se possa identificar características que possam ser usadas como parâmetros de seleção ou mesmo alternativas aos métodos de seleção em idades padrão.

Referências

AGGREY, S. E.; G. A. ANKRA-BADU, G. A.; MARKS, H. L. Effects of long-term divergent selection on growth characteristics in Japanese quail. **Poultry Science** 82:538–542. 2003.

AKAIKE, H. **A new look at the statistical model identification**. IEEE Transactions on Automatic Control., Boston, v.19, n.6, p.716-723,1974.

AKBAS, Y. & OGUZ, I. Growth curve parameters of lines of Japanese quail (*Coturnix coturnix japonica*), unselected and selected for four-week body weight. **Arch. Geflugelkd**. 62:104–109. 1998.

AKBAS,Y.; YAYLAK, E. Heritability estimates of growth curve parameter and genetic correlation between the growth curve parameter and weights at diferent age of Japanese quail. **Arch. Geflugelkd**., 64:141-6. 2000.

AMARAL, M. T. R. **Abordagem Bayesiana para curva de crescimento com restrição nos parâmetros**. Dissertação (Mestrado). 109f. Universidade Federal Rural de Pernambuco. Departamento de Estatística e Informática, 2008.

BARBATO, G. F. Genétic architecture of growth curve parameters in chickens. **Theoretical and Applied Genetics**. 83: 24-32. 1991.

BERTALANFFY, L. Quantitative laws in metabolism and growth. **Quarterly Review of Biology**, v.32, n.3, p.217-230, 1957

BLASCO, A. **Bayesian data analysis for animal scientists**. New York: Springer. 2017.

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

BONAFÉ, C.M.; SILVA, L.P.; SCHIAVETTI, V.L. et al. Identidade de modelos de regressão não-linear para avaliar o crescimento de diferentes linhagens de codornas de corte. In: VIII Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, Maringá, PR, **Anais...** 01 e 02 de julho de 2010.

BRACCINI, J. N. **Estudo genético de curvas de crescimento de aves de postura.** 102f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) – Curso de Pos-Graduação em Zootecnia, Universidade Federal de Pelotas, RS, 1993.

BRACCINI, J. N.; DIONELLO, N.J.L.; SILVEIRA JR., P. et al. Análise de curvas de crescimento de aves de postura. **Revista Brasileira de Zootecnia**, v.25, n.6, p.1062- 1073, 1996.

BRISBIN, I. L.; COLLINS, JR. C. T.; WHITE, G. C. et al. A new paradigm for the analysis and interpreta- tion of growth data: The shape of things to come. **Auk** 104:552–554. 1987.

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

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

DE NISE, R. S. K.; BRINKS, J. S., 1985: Genetic and environmental aspects of the growth curve parameters in beef cows. **Journal of animal Science.** 61: 1431–1440.

DIONELLO, N.J.L; Correa, G.S.S.; Silva, M.A. et al. Estimativas da trajetória genética do crescimento de codornas de corte utilizando modelos de regressão aleatória. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.60, n.2, 2008. p. 454-460.

DRUMOND, E.S.C.; GONÇALVES, F.M.; VELOSO, R.C. et al. Curvas de crescimento para codornas de corte, **Ciência Rural**, v. 48, n.10, p. 1872-1877, 2013.

DU PREEZ, J. J. & SALES, J. Growth rate of different sexes in European quail (Coturnix coturnix). **Br. Poult. Sci**. 38:314–315. 1997.

DU PREEZ, J.J. Ostrich nutrition and management, in: FARRELL, D .J. (Ed) **Recent Advances in Animal Nutrition in Australia***,* p p . 278-291, Armidale, University of New England,1991.

FIRAT, M. Z.; KARAMAN, E.; BAŞAR, E. K. et al. Bayesian Analysis for the Comparison of Nonlinear Regression Model Parameters: An Application to the Growth of Japanese Quail. ***Revista Brasileira de Ciência Avícola,*** *18*(SPE), 19-26. 2016.

FITZHUGH, JR. H. A. Analysis of g rowth curve and strategies for altering their shape. **J. of Anim. Sci**. 42 (4), 1036-1051. 1976

FORNI, S. **Análise da curva de crescimento de bovinos da raça Nelore utilizando funções não lineares em análises bayesianas.** 75f. Tese (Doutorado) − Universidade Estadual Paulista "Júlio de Mesquita Filho", Jaboticabal, SP. 2007.

FORNI, S.; PILES, M; BLASCO, A. et al. Analysis of beef cattle longitudinal data applying a non-linear model. **Journal Animal Science,** v.85, p.3189–3197, 2007.

FORNI, S.; PILES, M.; BLASCO, A. et al. Comparison of different nonlinear functions to describe Nelore cattle growth. **Journal Animal Science**. 87:496-506. 2009.

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

GARNERO, A. 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, p.652-662, 2005.

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

GELMAN, A.; Carlin, J. B.; Stern, H. S.; Rubin, D. B. **Bayesian data analysis**. London: Chapman & Hall, 1995.

GEWEKE, J. Evaluating the accuracy of sampling-based approaches to the calculation of posterior moments (with discussion), in: Bernardo J.M., Berger J.O., Dawid A.P., Smith A.F. (Eds.), **Bayesian statistics** 4, p. 169–193. 1992.

GOODWARDENE, L.A.; BERG, R.T.; HARDIN, R.T. A growth study of beef cattle. **Can. J. Anim. Sci.**, Ottawa, v.61, p.1041-1048. 1981.

HYANKOVA, L.; KNIZETOVA, H.; DEDKOVA, L. et al. Divergent selection for shape of growth curve in Japanese quail. 1. Responses in growth parameters and food conversion. **Br. Poult. Sci**. 42:583–589. 2001.

KAPLAN, S., & GÜRCAN, E. K. Comparison of growth curves using non-linear regression function in Japanese quail. **Journal of Applied Animal Research**, 1-6. 2016.

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

MACEDO, L. R. **Modelagem hierarquica bayesiana na avaliação de curvas de crescimento de suínos genotipados para o gene halotano.** 32f. Dissertação (Mestrado) − Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 2013.

MARTINS, E.N. Novos conceitos aplicados à produção de codornas. In: SIMPÓSIO INTERNACIONAL DE COTURNICULTURA, 1., 2002, Lavras. **Anais...** Lavras: Universidade Federal de Lavras, p.109-112. 2002.

MAZZINI, A.R.A.; MUNIZ, J.A.; SILVA, F.F. et al. Curvas de crescimento de novilhos Hereford: heterocedasticidade e resíduos autorregressivos. **Ciência Rural**, v.35, p.422-427, 2005.

MIGNON-GASTREAU, S. ; PILES, M. ; VARONA, L. et al. Bayesian analysis of Gompertz curve of chickens selected on shape of growth curve. **Journal of Animal Science**, v. 78, p. 2515-2524, 2000.

MIGNON-GRASTEAU, S., BEAUMONT, C. LE; BIHAN-DUVAL, E. et al. Genetic parameters of growth curve parameters in male and female chickens. **Br. Poult. Sci.** 40:44–51. 1999.

MIGNON-GRASTEAU, S. & BEAUMONT, C. Les courbes de croissance chez les oiseaux. **INRA Prod. Anim.**, 13(5), 337-348. 2000.

MISZTAL, I. **Gibbs2f90 manual**. 2010

MOTA, L.F.M.; ABREU, L.R.A.; ALCANTARA, D.C. et al. Modelos não lineares para descrever a curva de crescimento de diferentes grupos genéticos de codornas de corte. In: X Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal, **Anais...** Uberaba, MG – 18 a 23 de agosto de 2013.

MOTA, L.F.M.; ALCÂNTARA, D.C.; ABREU, L.R.A. et al. Crescimento de codornas de diferentes grupos genéticos por meio de modelos não lineares. Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia, v.67, n. 5, p. 1372-1380, 2015.

NARİNÇ, D.; AKSOY, T.; KARAMAN, E. Genetic parameters of growth curve parameters and weekly body weight in japonese quails (*Coturnix coturnix japonica*). **Journal of Animal and Veterinary Advances**, v. 9, n. 3, p. 501-507, 2010a

NARİNÇ, D.; KARAMAN, E.; AKSOY, T. et al. Genetic parameter estimates of growth curve and reproduction traits in Japonese quail. **Poultry Science**, v. 93, p. 24-30. 2014.

NARİNÇ, D.; KARAMAN, E.; FIRAT, M.Z. et al. Comparison of non-linear growth model to describe the growth in japonese quail. **Journal of Animal and Veterinary Advances,** v. 9, n. 14, p. 1961-1966, 2010b.

NARİNÇ, D.; NARINÇ, N. Ö., & AYGUN, A. Growth curve analyses in poultry science. **World's Poultry Science Journal**, *73*(2), 395-408, 2017.

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

OLIVEIRA, A. P.; MALHADO, C. H. M.; BARBOSA, L. T. et al. Inferência bayesiana na avaliação genética de bovinos da raça tabapuã do nordeste brasileiro. **Revista Caatinga**, Mossoró, v. 28, n. 4, p. 227 – 234, Out. – Dez., 2015

OLIVEIRA, D.P.; SONOHATA, M.M.; ROSSI, R.M. et al. Modelagem Bayesiana em curvas de crescimento em bovinos de corte: Pantanal Sul - Mato-Grossense, sub-região de Aquidauana. **X Simpósio Brasileiro de Melhoramento Animal**. Uberaba, MG – 18 a 23 de agosto de 2013.

OLIVEIRA, N. T. E.; CORRÊA, G. S. S.; CORRÊA, A. B. et al. Ajuste de modelos não-lineares a dados de peso-idade de codornas de corte alimentadas com dietas contendo diferentes níveis de proteína bruta. In: X Zootec, 2008, João Pessoa, PB. **Anais...**, Lavras: UFPB/ABZ, 2008.

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

R DEVELOPMENT CORE TEAM. **R: A language and envirorment for statistical computing**, Reference index version 3.4.0. R Foundation for statistical computing. 2017.

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

RAJI, A. O.; ALADE, N.K.; DUWA, H. Estimation of model parameters of the japanese quail growth curve using gompertz model. **Arch. Zootec**. 63 (243): 429-435. 2014.

RATKOWSKY, D.A. **Handbook of nonlinear regression models.** New York: Marcel Dekker, 241p. 1990.

REKAYA, R.; CARABÃNO, M.J.; TORO, M.A. Bayesian Analysis of Lactation Curves of Holstein-Friesian Cattle Using a Nonlinear Model, **Journal of Dairy Science**, v. 83, p. 2691–2701, 2000.

RIBEIRO, J.R. **Identidade de modelos não lineares e regressão aleatória para o estudo da curva de crescimento de codornas de corte em diferentes gerações sob seleção**. 69f. Tese (Doutorado) − Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 2014a.

RIBEIRO, M.G.B. **Modelos não lineares ajustados à curva de crescimento de codornas.** 99f. Dissertação (Mestrado em Zootecnia) - Universidade Federal do Sergipe, São Cristovão, SE. 2014b.

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

ROCHA-SILVA, M.; ARAUJO, C.V.; PIRES, A.V. et al. Curva de crescimento de codornas de corte por meio de modelos de regressões não-lineares. **Archives of Veterinary Science**. v. 21, n.4,p. 26-00, 2016.

RONDON, E.O.O.; MURAKAMI, A.E.; SAKAGUTI, E.S. Modelagem computacional para produção e pesquisa em avicultura. **Revista Brasileira de Ciência Avícola**, v.4, n.1, p. 199-207, 2002.

ROSSI, R. M. & DOS SANTOS, L. A. Modelagem Bayesiana para curvas de crescimentos de codornas assumindo assimetria nos erros. **Semina: Ciências Agrárias**, *35*(3), 1637-1647. 2014.

ROSSI, R. M.; MARTINS, E. N.; GUEDES, T. A. et al. Curvas de probabilidade de postura de codornas. **Acta Scientiarum: Animal Sciences**, Vol. 31 Issue 3, p319-325. Jul-Sep 2009.

SARMENTO, J. L. R.; REGAZZI, A. J.; SOUSA, W. H. S. et al. Estudo da curva de crescimento de ovinos Santa Inês. **Revista Brasileira de Zootecnia**. v. 35, n. 2, p. 435-442. 2006.

SCHWARZ, G. **Estimating the dimensional of a model**. Annals of Statistics, Hayward, v.6, n.2, p.461-464, 1978.

SEZER, M. & TARHAN, S. Model parameters of growth curves of three meat-type lines of Japanese quail. **Czech Journal of Animal Science**, 50(1):22-30. 2005.

SHOUKRY, H. M.; YOUNIS, T. M.; AL-GAMAL, M. A. et al. Growth Functions of Live Body Weight and Edible Parts of Japanese Quail and Dandarawi Chickens. **Middle East J**, *4*(3), 494-502. 2015.

SILVA, L.P. **Comparação de modelos de crescimento e interação genótipo por ambiente na avaliação genética de codornas de corte**. 37f. Tese (Doutorado em genética e melhoramento) – Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 2014

SILVA, N.A.M.; LANA, A.M.Q.; SILVA, F.F.G. et al. Seleção e classificação multivariada de modelos de crescimento não lineares para bovinos Nelore. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.63, n.2, p.364-371, 2011.

SILVA, N.A.M.; LIMA, R.R.; SILVA, F.F.E. et al. Modelo hierárquico bayesiano aplicado na avaliação genética de curvas de crescimento de bovinos de corte. **Arquivo Brasileiro de Medicina Veterinária e Zootecnia**, v.62, p.647-654, 2010.

SILVEIRA, F.G. **Classificação multivariada de modelos de crescimento para grupos genéticos de ovinos de corte.** 55f. Dissertação (Mestrado) − Universidade Federal de Viçosa, Viçosa, MG. 2010.

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

SPIEGELHALTER, D.J.; BEST, N.G.; CARLIN, B.P.; VAN DER LINDE, A. Bayesian measures of model complexity and fit. **Journal of the Royal Statistical Society**, Series B;64:583-640, 2002.

STATISTICAL ANALYSIS SYSTEM - SAS. **User's guide**. Cary: SAS Institute, 2002. 525p

TEIXEIRA, B.B.; EUCLYDES, R.F.; TEIXEIRA, R.B. et al. Características quantitativas em matrizes de codorna de corte através de análises multicaracterística. **Ciência Rural**, Santa Maria, v. 42, p. 2259-2264, dez, 2012.

THOLON, P. & QUEIROZ, S.A. Modelos matemáticos utilizados para descrever curvas de crescimento em aves aplicados ao melhoramento genético animal. **Ciência Rural**, v. 39, n. 7, p. 2261-2269, 2009.

VARONA, L.; C. MORENO, C; GARCIA-CORTES, L.A et al. Two-steps versus joint analysis of Von Bertalanffy function**. Journal of Animal Breeding and Genetics**, v. 116, p. 331-338, 1999.

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

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