

EDUARDO SHIGUERO SAKAGUTI

**FUNÇÕES DE COVARIÂNCIAS E MODELOS DE REGRESSÃO ALEATÓRIA
NA AVALIAÇÃO GENÉTICA DO CRESCIMENTO DE
BOVINOS JOVENS DA RAÇA TABAPUÃ**

Tese apresentada à Universidade Federal de Viçosa, como parte das exigências do Programa de Pós-Graduação em Genética e Melhoramento, para obtenção do título de “Doctor Scientiae”.

VIÇOSA
MINAS GERAIS - BRASIL
2000

À Claudia Yumi.

AGRADECIMENTO

À Universidade Estadual de Maringá, pela minha liberação para realização deste curso.

À Universidade Federal de Viçosa, pela oportunidade de realização deste curso.

À *Cornell University*, por permitir meu estágio em suas dependências e por disponibilizar seus equipamentos para execução deste trabalho.

À Coordenação de Aperfeiçoamento do Pessoal de Nível Superior (CAPES), pelas bolsas de estudo concedidas.

Ao Centro Nacional de Pesquisas em Gado de Corte (CNPGC), da Empresa Brasileira de Pesquisa Agropecuária (EMBRAPA), por disponibilizar os dados empregados neste trabalho.

Ao professor Martinho de Almeida e Silva, pela confiança, pelo incentivo, pela orientação e pela amizade.

Aos professores Adair José Regazzi, Elias Nunes Martins, Paulo Sávio Lopes e Ricardo Frederico Euclides, pela amizade, pelo incentivo, pelas sugestões e pelos conselhos.

Ao professor Richard Louis Quaas, pela orientação no período de estágio na *Cornell University* e pelos ensinamentos.

Ao pesquisador Luiz Otávio Campos da Silva, pela amizade, pelo apoio e pelas informações sobre melhoramento de gado de corte.

Ao colega Roberto Augusto de Almeida Torres Júnior, pela amizade, pelo incentivo, pelo suporte durante a minha estada em Ithaca, pelas sugestões e pelos ensinamentos.

Aos pesquisadores Ignacy Misztal, Julius Van der Werf e Shogo Tsuruta, pelas sugestões e pela viabilização dos programas de análises estatísticas.

Aos colegas do curso de Genética e Melhoramento da Universidade Federal de Viçosa e do *Animal Breeding Group*, da *Cornell University*, pelo companheirismo.

A meus pais, Celso e Shisue, e a meus sogros, Mityo e Kazuyo, pelo incentivo e pelo apoio.

A todos que, direta ou indiretamente, contribuíram para a realização deste trabalho.

BIOGRAFIA

EDUARDO SHIGUERO SAKAGUTI, filho de Celso Eiiti Sakaguti e Shisue Watanabe Sakaguti, nasceu em Dourados, Mato Grosso do Sul, em 22 de fevereiro de 1968.

Em 11 de fevereiro de 1990, graduou-se em Zootecnia pela Universidade Estadual de Maringá, Paraná.

Em 27 de julho de 1993, submeteu-se aos exames finais de defesa de tese para obtenção do título de *Magister Scientiae* em Zootecnia, na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais.

Em 5 de agosto de 1993, foi admitido, como professor, na Universidade Estadual de Maringá, Paraná.

Em outubro de 1996, iniciou o curso de Doutorado em Genética e Melhoramento na Universidade Federal de Viçosa, Minas Gerais, realizando estudos na área de Melhoramento Genético Animal.

Em setembro de 1998, iniciou sua fase de estudos na *Cornell University*, New York, Estados Unidos.

Em 8 de setembro de 2000, submeteu-se aos exames finais de defesa de tese para obtenção do título de *Doctor Scientiae* em Genética e Melhoramento.

CONTEÚDO

RESUMO.....	viii
ABSTRACT.....	x
INTRODUÇÃO.....	1
REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS.....	6
Trajetórias de Crescimento e Efeitos da Idade da Vaca nos Modelos de Regressão Aleatória de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã.....	10
Resumo.....	10
Abstract.....	11
Introdução.....	12
Materiais e Métodos.....	14
Resultados e Discussão.....	18
Conclusões.....	29
Referências Bibliográficas.....	30
Avaliação do Crescimento de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã, por Meio de Análises de Funções de Covariâncias.....	32
Resumo.....	32
Abstract.....	33

Introdução.....	34
Materiais e Métodos.....	35
Resultados e Discussão.....	44
Conclusões.....	55
Referências Bibliográficas.....	56
Modelos de Regressão Aleatória para Estimação de Parâmetros Genéticos do Crescimento de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã.....	58
Resumo.....	58
Abstract.....	59
Introdução.....	60
Materiais e Métodos.....	62
Resultados e Discussão.....	67
Conclusões.....	75
Referências Bibliográficas.....	76
RESUMO E CONCLUSÕES.....	79

RESUMO

SAKAGUTI, Eduardo Shiguero, D.S., Universidade Federal de Viçosa, setembro de 2000. **Funções de covariâncias e modelos de regressão aleatória na avaliação genética do crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã.** Orientador: Martinho de Almeida e Silva. Conselheiros: Paulo Sávio Lopes e Ricardo Frederico Euclides.

Avaliou-se o crescimento de bovinos até dois anos de idade por meio de análises de funções de covariâncias (CF), relativas aos pesos corporais da raça Tabapuã, criados em regime de pasto. As CF foram estimadas de duas maneiras diferentes: 1) a partir das matrizes de estimativas de (co)variâncias (MTC) genéticas e fenotípicas, obtidas pela metodologia de máxima verossimilhança restrita (REML), no peso ao nascer e nos pesos ajustados aos 120, 205, 240, 365, 420 e 550 dias de idade; e 2) por meio de modelos de regressão aleatória (RRM). Avaliou-se a utilização de polinômios de Legendre na descrição dos efeitos aleatórios e polinômios ordinários, em curvas fixas de crescimento, e dos efeitos da idade da vaca. Modelos com altos coeficientes de determinação ($R^2 > 0,98$) foram obtidos pela utilização do efeito da idade da vaca no dia de pesagem dos animais (i.e., a idade da vaca no parto mais a idade do animal no dia da pesagem), em polinômios quadráticos e em curvas médias de crescimento, diferenciadas para machos e fêmeas e descritas por meio de polinômios cúbicos. A análise das CF, obtidas das MTC, mostrou-se bastante útil,

pois, além de estimar covariâncias entre qualquer par de idades, a análise das autofunções, associadas aos autovalores das matrizes de coeficientes das CF, revelou que as curvas de crescimento dos animais podem ser rapidamente alteradas pela seleção. Fatores como desmame, ganho compensatório e seleção de animais provocaram várias mudanças na trajetória das (co)variâncias genéticas, fazendo com que apenas as CF de ordens de ajuste mais complexas estimassem valores mais próximos das estimativas da REML dos pesos ajustados às idades-padrão. Entretanto, os polinômios de Legendre, de alta ordem, tenderam a descrever estranhas ondulações nas trajetórias das variâncias, principalmente nas extremidades do período. Em razão das limitações computacionais, os RRM foram empregados nos pesos corporais medidos entre as idades de 365 e 650 dias, utilizando-se apenas polinômios lineares de Legendre. Os RRM apresentaram melhor ajuste em relação aos dados, permitiram estimar valores genéticos e componentes de variância de qualquer idade e forneceram parâmetros adicionais úteis às avaliações genéticas de bovinos de corte.

ABSTRACT

SAKAGUTI, Eduardo Shiguero, D.S., Universidade Federal de Viçosa, September 2000. **Covariance functions and random regression models for genetic evaluation of young Tabapuã beef cattle.** Adviser: Martinho de Almeida e Silva. Committee Members: Paulo Sávio Lopes and Ricardo Frederico Euclides.

Growth from birth to two years of age of Tabapuã beef cattle raised under pasture conditions was evaluated by covariance functions (CF) estimated by two different ways: 1) from genetic and phenotypic matrices of (co)variance (MTC) estimated by restricted maximum likelihood methods (REML) of birth weight and adjusted weights at 120, 205, 240, 365, 420 and 550 days of age; and 2) by random regression models (RRM). Legendre polynomials were used to describe random effects and ordinary polynomials were used in fixed growth curves and in age-of-dam effect. Models with high goodness of fit ($R^2 > 0,98$) were obtained using quadratic polynomials for age-of-dam effect at weighing day (i.e., age of dam at birth plus age of animals at weighing day) and cubic polynomials for separated mean growth curves of males and females. Estimation of CF is a very useful tool to analyze beef cattle growth. It was possible to estimate covariance between any pair of ages and the analyses of the eigenfunctions associated with the eigenvalues of CF coefficients matrix showed that the growth curves of Tabapuã calves could be easily changed by selection. Weaning stress,

compensatory growth and selection of animals caused several changes on (co)variance trajectories. Therefore only CF of more complex order of fit were able to estimate values near to REML estimates of weights adjusted to standard ages. However, these high-order Legendre polynomials tended to draw strange sharp waves on variance trajectories at the period edges. Due to computing limitations, RRM were applied on body weights measured from 365 to 650 days and only linear Legendre polynomials were used. The RRM allowed better goodness of fit to the weight data, estimated breeding values and variance components for weights at any pair of ages, and provided additional and very useful parameters for beef cattle genetic evaluation.

INTRODUÇÃO

A geração dos dados necessários aos programas de melhoramento genético dos rebanhos é processo oneroso, pois requer tempo, recursos humanos e financeiros nas etapas de criação dos animais, coleta dos dados no campo e posterior armazenamento em arquivos. Em geral, as associações brasileiras de raças de bovinos de corte possuem sistema de coleta de informações conhecido como "Controle de Desenvolvimento Ponderal" (CDP), por meio do qual os animais são pesados várias vezes ao longo de suas vidas (ABCZ, 2000). Entretanto, algumas dessas informações não são efetivamente aproveitadas nas avaliações genéticas dos animais.

Os programas de avaliação genética de zebuínos, atualmente empregados no Brasil, utilizam dados do CDP no cálculo de pesos dos animais, em algumas idades (e.g., 120, 240 e 420 dias de idade) definidas como "padrão", seguindo determinados critérios. Os pesos, em cada uma dessas idades, são considerados observações de características diferentes (CNPGC, 2000).

Adotando-se esse conceito de "multicaracterísticas", um estudo detalhado do crescimento dos animais deveria levar em consideração o número elevado de características, para incorporar as informações das várias idades abrangidas pelo período de crescimento em questão. Assim, esses estudos empregariam modelos com excessivo número de parâmetros, o que

poderia inviabilizar as análises, em face às limitações computacionais, e ainda tornar confusa a interpretação dos parâmetros. Considerando-se o caráter contínuo do tempo, KIRKPATRICK e LOFSVOLD (1992) destacaram a existência de número infinito de idades, em que os pesos poderiam ser considerados na descrição do crescimento.

Por outro lado, considerar que os pesos em diferentes idades são medidas repetidas de "característica única", como é feito nas análises que empregam os "Modelos de Repetibilidade", não é sustentável na maioria dos estudos de crescimento, uma vez que esses modelos admitem que as variâncias, genéticas e não-genéticas, sejam constantes ao longo do tempo.

Os parâmetros de curvas de crescimento (e.g., curvas de Gompertz, Brody e Richards) foram considerados como características dos animais que tiveram seus parâmetros genéticos (variâncias e heritabilidades) estimados (DENISE e BRINKS, 1985; GEBHARDT-HENRICH, 1992; MEYER, 1995; MIGNON-GRASTEAU et al., 1999; e KAPS et al., 2000). Entretanto, nesses trabalhos, houve necessidade de número mínimo de medidas por animal, e a estimação das curvas individuais não considerou o relacionamento existente entre os animais.

KIRKPATRICK e HECKMAN (1989) introduziram o conceito de "características de dimensão infinita" para definir as características que podem ser descritas por função contínua. Assim, as variações dos indivíduos em relação a suas médias também seriam quantificadas por funções contínuas, chamadas "Funções de Covariâncias" (CF). KIRKPATRICK et al. (1990 e 1994) demonstraram que as CF são equivalentes às matrizes de (co)variâncias, que poderiam ser estimadas pelo conceito de "multicaracterísticas". Por outro lado, a aplicação de modelos parcimoniosos nas características de dimensão infinita pode simplificar substancialmente as análises, dada a redução da dimensão das matrizes e do número de parâmetros.

Tendo em vista que equações de regressão poderiam ser empregadas na descrição dos efeitos aleatórios de características cujos valores fenotípicos são decorrentes de tempo, SCHAEFFER e DEKKERS (1994) propuseram a utilização dos "Modelos de Regressão Aleatória" (RRM) (HENDERSON JR., 1982; LAIRD e WARE, 1982) na aplicação, para avaliação genética, de características como produções diárias de leite e curvas de crescimento, já que

a única diferença entre os RRM e os tradicionais modelos animais é que as matrizes de delineamentos dos efeitos aleatórios conteriam covariáveis e não apenas zero e um.

MEYER e HILL (1997) e VAN DER WERF et al. (1998) demonstraram a equivalência entre CF e RRM, já que os efeitos aleatórios são descritos por funções contínuas nos RRM. MEYER (1998) demonstrou que CF podem ser diretamente estimadas por análises de máxima verossimilhança restrita (REML), ao se aplicar RRM em dados de características de dimensão infinita.

As vantagens de se empregar RRM/CF em avaliações genéticas incluem os benefícios das tradicionais regressões, ou seja, abrange todo o intervalo contínuo em que as medidas foram tomadas, o que permite estimar (ou prever) o valor das variáveis em qualquer ponto desse intervalo, e a possibilidade de se obterem informações importantes, como a taxa de crescimento e o ponto de maturação, mediante estimação de poucos parâmetros (KIRKPATRICK e HECKMAN, 1989). Além disso, podem-se utilizar mais eficientemente todas as informações disponíveis, sem necessidade de se aplicarem ajustes arbitrários em idades consideradas padrão (MEYER e HILL, 1997), e aproveitar dados de animais com apenas uma observação (SCHAEFFER e DEKKERS, 1994).

A recente e rápida difusão de RRM/CF entre os pesquisadores do melhoramento animal também se deveu à consistência da teoria estatística e aos avanços da informática. Entre os (bio)estatísticos (MIKULICH et al., 1999), há consenso de que essas metodologias sejam tratamentos corretos para conjuntos de dados tomados repetidamente ao longo do tempo, no mesmo objeto de estudo (e.g., animal, planta, pessoa). Dados desse tipo são classificados como "dados longitudinais". O surgimento de computadores com maior capacidade de memória e velocidade de processamento, juntamente com o aprimoramento das linguagens de programação, tem viabilizado a implementação de modelos mais complexos (MISZTAL, 1999).

Apesar de reduzir o número de parâmetros em relação às análises com "multicaracterísticas" (SZYDA e LIU, 1999), em geral, o emprego de RRM/CF envolve grande número de parâmetros correlacionados entre si, o que restringe a sua aplicação em grandes arquivos de dados. Várias técnicas de análises vêm sendo propostas para permitir utilização mais efetiva dos RRM/CF (VAN

DER WERF e GODDARD, 1998; STRANDÉN e LIDAUER, 1999; LIDAUER et al., 1999; e GENGLER et al., 2000). Entretanto, a otimização de programas de análises estatísticas, muitas vezes, conduz à especificidade de aplicação a determinados modelos e conjuntos de dados (MISZTAL, 1999).

A utilização de informações mais acuradas sobre a magnitude e sobre a distribuição de parâmetros pode acelerar principalmente as análises das metodologias que utilizam processos iterativos (e.g., EM-REML, amostrador de GIBBS). A convergência é mais rapidamente atingida quando se empregam valores iniciais mais próximos aos parâmetros. Entretanto, em razão de o uso dos RRM/CF ser bastante recente nos trabalhos de melhoramento animal, tem-se, ainda, pouca informação a respeito da magnitude dos coeficientes das funções contínuas que compõem cada modelo.

Mesmo nas avaliações de bovinos de leite, em que as análises de RRM/CF estão mais difundidas, ainda não se tem definição da forma da função contínua a ser empregada na descrição dos efeitos aleatórios. Curvas de lactação foram empregadas para descrever tanto as funções fixas como as aleatórias dos dados de produção de leite (JAMROZIK e SCHAEFFER, 1997; JAMROZIK et al., 1997a, b; e REKAYA et al., 1999). Entretanto, recentemente, parece que há maior utilização de polinômios ortogonais, que têm sido usados na determinação dos efeitos aleatórios tanto de produções diárias de leite (VAR DER WERF et al., 1998; OLORI et al., 1999; POOL e MEUWISSEN, 1999; STRABEL e MISZTAL, 1999; e TIJANI et al., 1999) como de consumo de alimento e peso vivo (KOENEN e VEERKAMP, 1998; VEERKAMP e THOMPSON, 1999).

A utilização de RRM/CF pode fornecer informações valiosas sobre o comportamento das curvas de crescimento de cada animal, o que serviria de diretriz para os programas de seleção. Contudo, ainda são raras as pesquisas que empregam RRM/CF na avaliação genética de bovinos de corte (VARONA et al., 1997; MEYER, 1998 e 1999). Dessa forma, a realização deste trabalho baseou-se nos seguintes objetivos gerais:

- 1) Estudar a implementação da metodologia de RRM/CV na avaliação genética do crescimento de bovinos de corte do Brasil;

- 2) Obter informações a respeito dos fatores (efeitos e funções contínuas fixas e aleatórias) que podem ser empregados na aplicação de RRM, em dados de pesos corporais de bovinos criados em regime de pasto;
- 3) Estimar funções de covariâncias dos pesos referentes ao crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã ; e
- 4) Avaliar a utilização de RRM/CF na seleção de animais cuja característica de interesse é definida por funções contínuas.

As próximas seções estão estruturadas na forma de artigos científicos, seguindo o formato exigido pela Revista Brasileira de Zootecnia, que é publicada pela Sociedade Brasileira de Zootecnia (www.sbz.org.br), adaptados às normas da UFV.

Com vistas em estabelecer a melhor forma de se considerarem os efeitos fixos dos RRM nas avaliações genéticas, o artigo intitulado *Trajetórias de crescimento e efeitos da idade da vaca para modelos de regressão aleatória de bovinos jovens da raça Tabapuã* procura avaliar a utilização de funções polinomiais na descrição das curvas de crescimento médias dos animais e os efeitos da idade da mãe e do sexo do animal sobre dados de crescimento de bovinos criados em regime de pasto, até dois anos de idade.

Uma aplicação das análises de CF na avaliação genética do crescimento, nos dois primeiros anos de vida de bovinos Tabapuã, segundo o método apresentado por KIRKPATRICK et al. (1990), é apresentada no artigo *Avaliação do crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã por meio de análises de funções de covariâncias*.

A implementação dos RRM em dados de pesos corporais de bovinos de corte e a utilidade das estimativas de seus parâmetros são avaliadas no artigo *Modelos de regressão aleatória para estimação de parâmetros genéticos do crescimento de bovinos jovens da raça Tabapuã*.

REFERÊNCIAS BIBLIOGRÁFICAS

- ABCZ. CPD – Controle de desenvolvimento Ponderal. Associação Brasileira dos Criadores de Zebu. <http://www.abcz.org.br>. 2000.
- CNPGC. Sumário das raças zebuínas de corte – 1999. MA/ABCZ/EMBRAPA. <http://www.cnpgc.embrapa.br>. 2000.
- DENISE, R.S., BRINKS, J.S. Genetic and environmental aspects of the growth curve in beef cows. **J. Anim. Sci.**, v.61, p.1431-1440, 1985.
- GEBHARDT-HENRICH, S.G. Heritability of growth curve parameters and heritability of final size: a simulation study. **Growth, Development and Aging**, v.56, p.23-33, 1992.
- GENGLER, N., TIJANI, A., WIGGANS, G.R. Use of sequential estimation of regression and effects on regressions to solve large multitrait test-day models. <http://www.adsa.org/jds/papers/2000/online/JDS9162.htm>. 2000.
- HENDERSON JR., C.R. Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous, and random regressions. **Biometrics**, v.38, p.623-640, 1982.
- JAMROZIK, J., KISTEMAKER, G.J., DEKKERS, J.C.M., et al. Comparison of possible covariates for use in a random regression model for analyses of test day yields. **J. Dairy Sci.**, v.80, p.2550-2556, 1997a.
- JAMROZIK, J., SCHAEFFER, L.R., DEKKERS, J.C.M. Genetic evaluation of dairy cattle using test day yields and a random regression model. **J. Dairy Sci.**, v.80, p.1217-1226, 1997b.
- JAMROZIK, J., SCHAEFFER, L.R. Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. **J. Dairy Sci.**, v.80, p.762-770, 1997.

- KAPS, M., HERRING, W.O., LAMBERSON, W.R. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody growth curve and their relationship with weaning weight in Angus cattle. **J. Anim. Sci.**, v.78, p.1436-1442, 2000.
- KIRKPATRICK, M. HECKMAN, N. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. **J. Math. Biol.**, v.27, p.429-450, 1989.
- KIRKPATRICK, M., HILL, W.G., THOMPSON, R. Estimating the covariance structure of traits during growth and ageing, illustrated with lactation in dairy cattle. **Genet. Res.**, v.64, p.57-69, 1994.
- KIRKPATRICK, M., LOFSVOLD, D., BULMER, M. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. **Genetics**, v.124, p.979-993, 1990.
- KIRKPATRICK, M., LOFSVOLD, D. Measuring selection and constraint in the evolution of growth. **Evolution**, v.46, p.954-971, 1992.
- KOENEN, E.P.C., VEERKAMP, R.F. Genetic covariance functions for live weight, condition score, and dry-matter intake measured at different lactation stages of Holstein Friesian heifers. **Livest. Prod. Sci.**, v.57, p.67-77, 1998.
- LAIRD, N.M., WARE, J.H. Random effects models for longitudinal data. **Biometrics**, v.38, p.963-974, 1982.
- LIDAUER, M., STRANDÉN, I., MÄNTYSAARI, E.A., et al. Solving large test-day models by iteration on data and preconditioned conjugate gradient. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.2788-2796, 1999.
- MEYER, K. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. **Livest. Prod. Sci.**, v.44, p.125-137, 1995.
- MEYER, K. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. **J. Anim. Breed. Genet.**, v.116, n.3, p.181-203, 1999.
- MEYER, K. Estimating covariance functions for longitudinal data using a random regression model. **Genet. Sel. Evol.**, v.30, p.221-240, 1998.
- MEYER, K., HILL, W.G. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or 'repeated' records by restricted maximum likelihood. **Livest. Prod. Sci.**, v.47, p.185-200, 1997.
- MIGNON-GRASTEAU, S., BEAUMONT, C., LE BIHAN-DUVAL, E., et al. Genetic parameters of growth curve parameters in male and female chickens. **British Poultry Sci.**, v.40, p.44-51, 1999.

- MIKULICH, S.K., ZERBE, G.O., JONES, R.H. et al. A semiparametric additive regression model for longitudinal data. **Biometrika**, v.86, n.3, p.691-702, 1999.
- MISZTAL, I. Complex models, more data: simpler programming? In: PROC. INT. WORKSHOP ON COMPUTATIONAL CATTLE BREEDING '99. **Proceedings...** Tuusula, Finland, 1999. <http://www.csc.fi/ttn/ccb99>.
- OLORI, V.E., HILL, W.G., MCGUIRK, B.J. et al. Estimating variance components for test day milk records by restricted maximum likelihood with a random regression animal model. **Livest. Prod. Sci.**, v.61, p.53-63, 1999.
- POLL, M.H., MEUWISSEN, T.H.E. Prediction of dairy milk yields from a limited number of test days using test day models. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.1555-1564, 1999.
- REKAYA, R., CARABAÑO, M.J., TORO, M.A. Use of test day yields for genetic evaluation of production traits in Holstein-Friesian cattle. **Livest. Prod. Sci.**, v.57, p.203-217, 1999.
- SCHAEFFER, L.R., DEKKERS, J.C.M. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. In: WORLD CONGR. GENET. APPL. LIVEST. PROD., 5. **Proceedings...** Guelph, 1994. p.443-446.
- STRABEL, T., MISZTAL, I. Genetic parameters for first and second lactation milk yields of Polish Black and White cattle with random regression test-day models. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.2805-2810, 1999.
- STRANDÉN, I., LIDAUER, M. Solving large mixed linear models using preconditioned conjugate gradient iteration. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.2788-2796, 1999.
- SZYDA, J., LIU, Z. Modeling test day data from dairy cattle. **J. Appl. Genet.**, v.40, n.2, p.103-116, 1999.
- TIJANI, A., WIGGANS, G.R., VAN TASSELL, C.P. et al. Use of (co)variance functions to describe (co)variance for test day yield. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.226, 1999.
- VAN DER WERF, J.H.J., GODDARD, M.E., MEYER, K. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. **J. Dairy Sci.**, v.81, p.3300-3308, 1998.
- VAN DER WERF, J.H.J., GODDARD, M.E. Transformation of random regression models to reduced rank. In: WORLD CONGR. GENET. APPL. LIVEST. PROD., 6. **Proceedings...** Amidale, 1998. p.597-600.
- VARONA, L., MORENO, C., GARCÍA CORTÉS, L.A. et al. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. **Livest. Prod. Sci.**, v.47, p.201-209, 1997.

VEERKAMP, R.F., THOMPSON, R. A covariance function for feed intake, live weight, and milk yield estimated using a random regression model. **J. Dairy Sci.**, v.82, p.1565-1573, 1999.

Trajetórias de Crescimento e Efeitos da Idade da Vaca nos Modelos de Regressão Aleatória de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã

Resumo – Para estabelecer a melhor forma de considerar os efeitos fixos dos modelos de regressão aleatória, avaliou-se a utilização de funções polinomiais na descrição de curvas de crescimento e no efeito da idade da vaca sobre pesos corporais de 41.415 bovinos jovens da raça Tabapuã, criados em regime de pasto. A idade da vaca e o sexo do animal influenciaram, significativamente, os pesos dos animais nos primeiros dois anos de vida, e o efeito da idade da mãe sobre o desenvolvimento dos animais mostrou-se dependente da idade dos filhos. Altos coeficientes de determinação ($R^2 > 0,98$) foram alcançados, utilizando-se o efeito da idade da vaca no dia da pesagem dos animais (i.e., a idade da vaca no parto mais a idade do animal no dia de sua pesagem), em polinômios de, no mínimo, segundo grau, e curvas de crescimentos médios, diferenciadas para machos e fêmeas, descritas por meio de polinômios de, no mínimo, terceiro grau.

Palavras-chave: bovinos de corte, curvas de crescimento, idade da vaca, regressão aleatória.

Growth Trajectories and Age-Of-Dam Effects for Random Regression Models of Young Tabapuã Beef Cattle

Abstract – This study was undertaken to establish the best way of considering the fixed effects in random regression models for genetic evaluations. The use of polynomial functions to describe growth curves and age-of-dam effects was evaluated by analyzing body weight of 41,415 young Tabapuã beef cattle, born from 1975 to 1997 and raised under pasture conditions. Age-of-dam and sex effects had significant influence on body weights of animals younger than two years old. Age-of-dam effect on weights of offspring showed to be dependent on age of animals. High goodness of fit ($R^2 > 0,98$) were reached using age of dam at weighing day (i.e., sum of age of dam at birth plus age of animal at weighing day) with at least second degree polynomials and growth curves fitted to each sex separately with at least third degree polynomials.

Key Words: age-of-dam, beef cattle, growth curves, random regression.

Introdução

O padrão de crescimento dos bovinos é antiga preocupação dos programas de avaliação genética e de seleção (CARTWRIGHT, 1970). Curvas de crescimento foram estabelecidas pela utilização de funções matemáticas (e.g., BRODY, 1945; RICHARDS, 1959), sendo adotada interpretação biológica, como taxa de crescimento e de maturação (FITZHUGH Jr., 1976), em alguns de seus parâmetros, que poderiam ser utilizados como objeto de seleção.

A produtividade de vacas de corte, avaliada pelo número e pelo peso de bezerros desmamados, foi associada ao peso assintótico e à taxa de maturação, os quais foram estimados por parâmetros de curvas de crescimentos. Segundo TORRES et al. (1992), vacas com altos pesos assintóticos podem ser menos produtivas, enquanto vacas com altas taxas de maturação seriam mais eficientes.

MENCHACA et al. (1996), ao estudarem o crescimento de bovinos de diferentes portes físicos, concluíram que a análise das curvas de crescimento pode auxiliar na identificação de fatores do ciclo de produção (e.g., manejo e nutrição), que podem ser estrategicamente alterados, quando se busca aumentar a eficiência do processo produtivo.

Nos últimos anos, a importância da estimação de funções que descrevem o crescimento dos animais ganhou novo destaque, dado o crescente interesse pela utilização dos modelos de regressão aleatória (RRM) em avaliações genéticas de características, cujas observações são medidas repetidas ao longo da vida do animal (SCHAEFFER e DEKKERS, 1994).

Os RRM, utilizados nas avaliações genéticas de animais (e.g., JAMROZIK et al., 1997; MEYER, 1999), empregam funções lineares contínuas para descrever tanto os efeitos fixos como os aleatórios, sendo os valores genéticos estimados por funções contínuas dos desvios de cada animal, tomados como aleatórios, em relação a uma curva média, tomada como efeito fixo.

Nos trabalhos de crescimento, a função contínua da parte fixa dos RRM é conhecida como “trajetória média de crescimento” (KIRKPATRICK et al., 1990), por representar a tendência de crescimento do peso corporal médio

da população, em relação às idades. Contudo, em razão de diferenças fisiológicas inerentes a cada sexo, machos e fêmeas podem ter trajetórias médias de crescimento diferentes.

FREITAS et al. (2000), ao ajustarem o modelo de Von Bertalanffy (RICHARDS, 1959) a dados de crescimento de bovinos Nelore padrão e mocho, até 750 dias de idade, constataram que o sexo e o regime alimentar (pastagem, semi-confinamento e confinamento) tiveram grande influência no peso dos animais.

A idade da vaca, mãe do animal, é outro efeito fixo que, geralmente, é considerado nas análises das características de crescimento de bovinos. Este efeito é incorporado ao modelo por meio de funções polinomiais, principalmente quadráticas, do peso do animal a determinada idade, em relação à idade de suas mães na ocasião do parto, na desmama ou na pesagem (MEYER, 1993 e 1995). VAN VLECK et al. (1996) observaram tendência de queda da heritabilidade do peso no desmame (200 dias de idade), à medida que a idade da vaca aumentava. Entretanto, como a dependência da mãe se altera com o crescimento do animal, o efeito da idade da vaca não deve ser constante ao longo da vida do animal.

Este trabalho avaliou a utilização de funções polinomiais na descrição de curvas de crescimento médias dos animais e os efeitos da idade da mãe e do sexo do animal sobre dados de crescimento, até dois anos de idade, de bovinos da raça Tabapuã, visando estabelecer a melhor forma de se considerarem os efeitos fixos dos RRM nas avaliações genéticas.

Materiais e Métodos

Pesos corporais

Foram empregados dados de pesos corporais de bovinos da raça Tabapuã, nascidos no Brasil, de 1975 a 1997, obtidos pelo Controle de Desenvolvimento Ponderal da Associação Brasileira dos Criadores de Zebu (ABCZ) e cedidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte – Embrapa, Campo Grande, MS.

Cada animal podia ter até nove medidas de peso corporal, as quais abrangiam o peso ao nascer e as pesagens subseqüentes, que eram intercaladas por períodos médios de 90 dias. Foram considerados apenas dados de animais até 750 dias de idade, sadios e alimentados apenas em regime de pasto, cuja mãe tinha dois a 18 anos de idade, por ocasião do parto. Após a editoração, o arquivo de dados empregado nas análises foi constituído por 255.181 medidas de pesos corporais provenientes de 41.415 animais, sendo 21.143 machos e 20.272 fêmeas, em 152 fazendas.

Pesos ajustados às idades-padrão

Na análise do peso ao nascimento e dos pesos ajustados a outras seis idades-padrão, considerou-se cada peso como característica diferente. Os ajustes foram feitos por interpolação linear entre pesagens consecutivas, e as idades foram escolhidas de acordo com o sistema de avaliação genética adotado pelo CNPGC/Embrapa (120, 240 e 420 dias de idade) e pelo Controle de Desenvolvimento Ponderal da ABCZ (205, 365 e 550 dias de idade). Uma descrição sumária dos pesos ajustados é apresentada na Tabela 1.

Modelos

Os modelos das análises dos pesos ajustados consideraram efeito de sexo, grupo contemporâneo, interação sexo x grupo contemporâneo e efeito da idade da vaca no parto (em anos), tomado como polinômio até quarto grau. Os grupos contemporâneos foram formados com base na fazenda, no ano e na estação de nascimento. Foram utilizadas duas estações de nascimento, quais sejam, águas, de outubro a março, e seca, de abril a setembro.

Tabela 1 - Números de observações e médias do peso ao nascer (PN) e dos pesos ajustados às idades-padrão de 120 (P120), 205 (P205), 240 (P240), 365 (P365), 420 (P420) e 550 (P550) dias

	PN	P120	P205	P240	P365	P420	P550
Número de observações							
<i>Machos</i>	21113	20529	19641	17561	13541	11981	7697
<i>Fêmeas</i>	20255	19774	19204	17565	14698	13554	10247
<i>Total</i>	41368	40303	38845	35126	28239	25535	17944
Médias							
<i>Machos</i>	32,34	120,10	174,41	192,11	231,96	249,23	305,80
<i>Fêmeas</i>	30,23	111,91	160,87	175,90	208,58	221,69	271,14
<i>Geral</i>	31,31	116,08	167,71	184,01	219,79	234,61	286,01

Nas análises que envolviam todos os pesos em suas idades originais, os modelos consideraram o efeito de grupos contemporâneos, formados com base no sexo, na fazenda, no mês e no ano da pesagem, para os pesos após o nascimento. Os pesos no nascimento foram colocados em grupos contemporâneos diferentes dos demais, sendo que seus grupos contemporâneos resultaram da combinação de sexo, fazenda, estação e ano do nascimento.

Embora na maioria dos trabalhos que ajustam curvas de crescimento a bovinos se adotem funções não-lineares, como funções logísticas ou exponenciais, este trabalho considerou apenas funções polinomiais, por serem mais facilmente implementadas em modelos de avaliação genética e pelo fato de os pesos avaliados serem provenientes de animais jovens que ainda não haviam atingido a maturação.

Avaliou-se o efeito do sexo, comparando-se modelos que ajustavam uma curva a cada sexo com modelos que ajustavam uma curva média a todos os animais. Simultaneamente, foram testadas diferentes formas de se considerar o efeito da idade da vaca sobre o crescimento dos bovinos.

Nas comparações entre os modelos admitiu-se que o modelo completo era composto pelos efeitos de grupos contemporâneos e por covariáveis relativas a idade da vaca, idade do animal e tipo de interação, descrito pela multiplicação

da idade da vaca ao nascer (em anos) e idade do animal (em dias). Dessa forma, os modelos estatísticos empregados foram:

Modelo tipo 1:

$$y_{ijklmn} = \mu + G_i + \sum_{k=1}^{ov} a_k (IVN_{jm})^k + \sum_{k=1}^{oa} b_{kl} (IA_{lmn})^k + c(IA_{lmn} \times IVN_{jm}) + e_{ijklmn}$$

Modelo tipo 2:

$$y_{ijklmn} = \mu + G_i + \sum_{k=1}^{ov} a_k (IVP_{jlmn})^k + \sum_{k=1}^{oa} b_{kl} (IA_{lmn})^k + e_{ijklmn},$$

em que

y_{ijklmn} = valor observado na pesagem n , do animal m , do sexo l , filho da vaca j e pertencente ao grupo contemporâneo i ;

μ = constante inerente a todas as observações;

G_i = efeito do grupo contemporâneo i ;

IVN_{jm} = idade (em dias/365,25) da vaca j , no nascimento do animal m ;

IVP_{jlmn} = idade (em dias/365,25) da vaca j , no dia da pesagem n , do animal m , do sexo l ;

a_k = coeficiente de regressão de ordem k ($k = 1, \dots, ov$), em relação a IVN_{jm} ou IVP_{jlmn} ;

IA_{lmn} = idade (em dias) do animal m , do sexo l , no dia da pesagem n ;

b_{kl} = coeficiente de regressão de ordem k ($k = 1, \dots, oa$), em relação a IA_{lmn} ;

c = coeficiente de regressão referente à covariável ($IA_{lmn} \times IVN_{jm}$); e

e_{ijklmn} = erro aleatório associado a cada observação y_{ijklmn} .

Análises estatísticas

As análises estatísticas dos pesos ajustados às idades-padrão foram feitas com o auxílio do procedimento GLM, do programa SAS (1992). Nas análises do conjunto completo dos dados, foram empregados os procedimentos de matrizes esparsas do programa Matlab para análises de quadrados mínimos ordinários. Os diferentes modelos foram comparados por meio de seus quadrados médios residuais e coeficientes de determinação.

Considerando-se que SQR_{\varnothing} e SQR_{Ω} sejam as somas de quadrados residuais dos dois modelos, reduzidos e completos, e que GLR_{\varnothing} e GLR_{Ω} sejam

os seus respectivos graus de liberdade, foi aplicada a estatística F, com $(GLR_{\sigma} - GLR_{\Omega})$ e GLR_{Ω} graus de liberdade, no teste de hipótese de nulidade dos efeitos excluídos nos modelos reduzidos, utilizando-se a seguinte fórmula:

$$F_{\text{calculado}} = \frac{(SQR_{\sigma} - SQR_{\Omega}) / (GLR_{\sigma} - GLR_{\Omega})}{SQR_{\Omega} / GLR_{\Omega}}.$$

Resultados e Discussão

Pesos ajustados

Um resumo das análises de variâncias dos pesos ajustados às idades-padrão pode ser encontrado nas Tabelas 2 e 3. Os efeitos de sexo do animal e idade da vaca ao nascer foram significativos, em todas as idades consideradas. Os machos estavam 6,91% mais pesados que as fêmeas, no nascimento, superioridade aumentada até 13,10%, aos 550 dias de idade (Tabela 4). FREITAS et al. (2000) estimaram superioridade masculina de 17% em pesos assintóticos, aos 750 dias de idade de bovinos da raça Nelore, criados em regime de pasto.

Foram encontrados efeitos significativos dos polinômios cúbicos ou quárticos da idade da vaca no parto nos pesos de suas proles, em todas as idades-padrão, com exceção do peso aos 550 dias de idade, em que se observou efeito significativo apenas no polinômio quadrático. Contudo, ao se analisarem as funções polinomiais estimadas para o grupo contemporâneo 1 (Figura 1), observou-se, em todos os pesos, existência de relação quadrática entre peso dos animais e idade de suas mães, quando estas tinham 16 a 17 anos de idade, sendo que as vacas de 6 a 8 anos de idade produziram os animais mais pesados. O comportamento de uma curva quadrática é mais coerente com os fatores biológicos, se forem considerados o desenvolvimento corporal e a produção de leite das vacas.

Resultados semelhantes foram encontrados por SOUZA et al. (2000) e OLIVEIRA et al. (2000), que também empregaram funções polinomiais para considerar o efeito da idade da vaca sobre o peso de bezerros das raças Guzará e Nelore, respectivamente.

O efeito significativo dos polinômios, de grau superior ao quadrático, pode ser explicado pela distorção provocada pelo processo de seleção, que faz com que apenas vacas que produziram filhos pesados nos primeiros partos sejam mantidas no rebanho (ou, pelo menos, no sistema de coleta de dados), em idades superiores a 16 anos.

Tabela 2 - Graus de liberdade (GL) e quadrados médios (QM) das análises de variâncias do peso ao nascer (PN) e dos pesos ajustados a idades-padrão de 120 (P120), 205 (P205) e 240 (P240) dias

Fonte de Variação ¹	PN		P120		P205		P240	
	GL	QM ²	GL	QM ²	GL	QM ²	GL	QM ²
Sexo	1	462,9 *	1	6758 *	1	17798 *	1	23074 **
GC	1126	1,7 *	1108	40 *	1080	77 *	1055	91 **
Sexo x GC	766	0,2 *	743	3 *	722	6 *	694	8 **
Idade da Vaca								
Linear	1	5,2 *	1	211 *	1	509 *	1	327 **
Quadrática	1	17,6 *	1	1336 *	1	2086 *	1	1556 **
Cúbica	1	5,2 *	1	338 *	1	40 *	1	335 **
Quártica	1	1,2 *	1	90 *	1	105 *	1	78 **
Resíduo	39470	0,2	38446	2	37037	4	33371	4
R ²	0,3179		0,4219		0,4286		0,4617	
CV (%)	10,29		12,10		11,79		11,49	

¹GC = efeito do grupo contemporâneo, R² = coeficiente de determinação do modelo, CV = coeficiente de variação; * (P < 0,05) e ** (P < 0,01).

²Quadrados Médios (x 10²).

Tabela 3 - Graus de liberdade (GL) e quadrados médios (QM) das análises de variâncias dos pesos ajustados a idades-padrão de 365 (P365), 420 (P420) e 550 (P550) dias

Fonte de Variação ¹	P365		P420		P550	
	GL	QM	GL	QM	GL	QM
Sexo	1	3854942 ^{**}	1	4820840 ^{**}	1	5282219 ^{**}
GC	930	15509 ^{**}	880	17078 ^{**}	746	23865 ^{**}
Sexo x GC	588	1650 ^{**}	540	2354 ^{**}	435	4714 ^{**}
Idade da Vaca						
Linear	1	23415 ^{**}	1	36493 ^{**}	1	17751 ^{**}
Quadrática	1	39301 ^{**}	1	19295 ^{**}	1	9992 ^{**}
Cúbica	1	16936 ^{**}	1	9247 ^{**}	1	756 ^{ns}
Quártica	1	2491 [*]	1	1765 ^{ns}	1	600 ^{ns}
Resíduo	26715	528	24109	574	16757	819
R ²		0,5783		0,6051		0,6472
CV (%)		10,45		10,21		10,00

¹GC = efeito do grupo contemporâneo, R² = coeficiente de determinação do modelo, CV = coeficiente de variação; * (P < 0,05) e ** (P < 0,01).

²Quadrados Médios (x 10²).

Tabela 4 - Médias de quadrados mínimos, estimadas pelos modelos sem interação sexo x grupo contemporâneo, e porcentagem da superioridade dos machos (SM) em relação à média de peso das fêmeas

Sexo	PN	P120	P205	P240	P365	P420	P550
<i>Machos</i>	32,42	120,11	173,66	190,83	231,04	249,89	307,21
<i>Fêmeas</i>	30,32	111,82	159,96	174,65	208,02	222,99	271,62
SM (%)	6,91	7,41	8,57	9,26	11,07	12,06	13,10

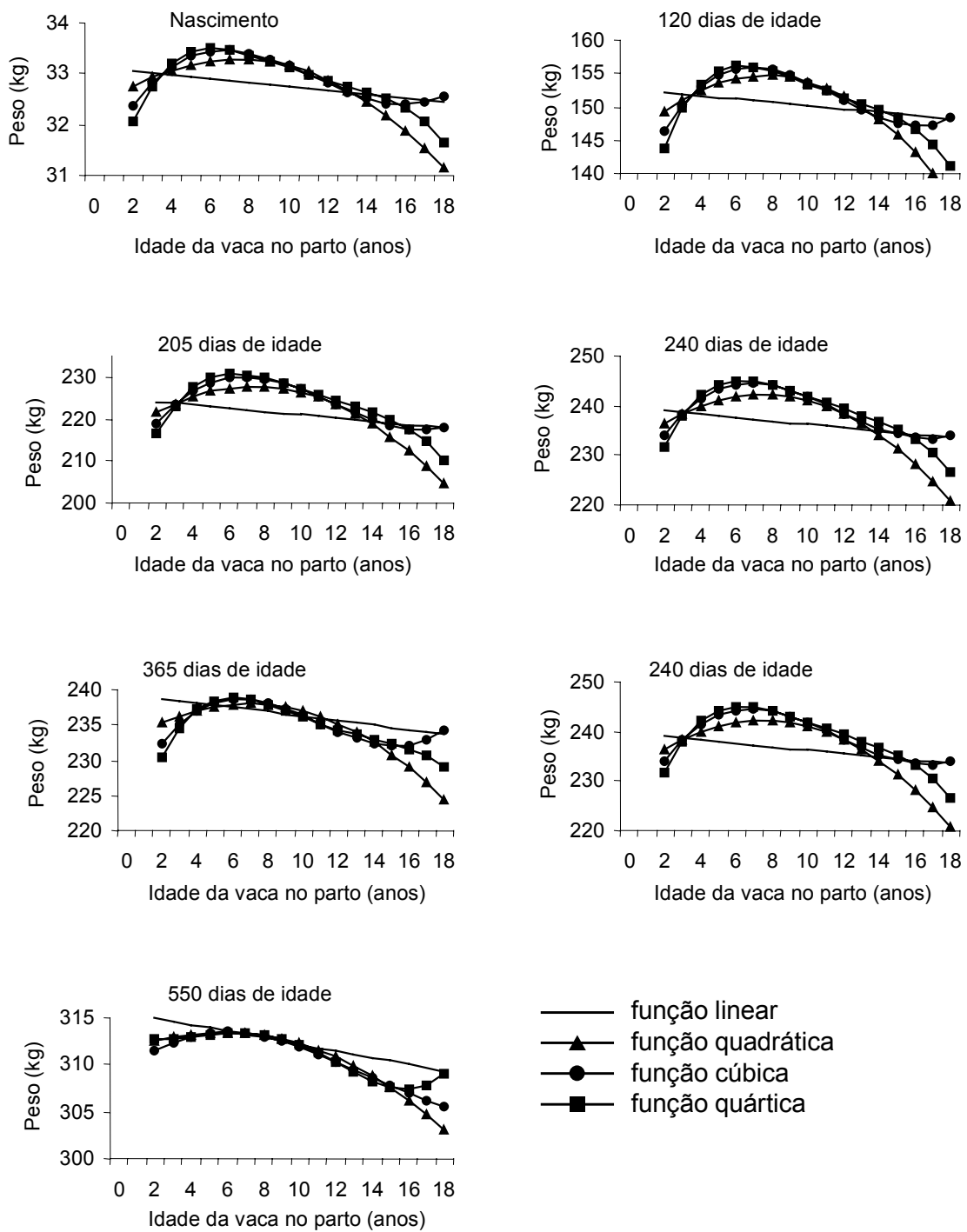


Figura 1 - Efeitos da idade da vaca no parto sobre o peso corporal dos animais do grupo contemporâneo 1.

As curvas mais acentuadas nas primeiras idades refletem a maior influência da idade da vaca no peso de seus filhos. Após as idades, que são consideradas próximas ao período de desmama (205 e 240 dias de idade), as curvas começam a ficar mais planas, o que mostra redução da dependência do bezerro para com sua mãe. As mudanças na relação entre idade da vaca e peso do bezerro indicam que os modelos que avaliam o crescimento do animal podem considerar esse comportamento para se obter melhor ajuste. Entretanto, a proporção da variabilidade existente entre as observações, explicada pelo efeito da idade da vaca, ainda é bastante reduzida. Isto pode ser provavelmente atribuído à grande variabilidade provocada pelas diferenças genéticas existentes entre os animais e por outras fontes de variação que não foram consideradas no modelo, em razão de os dados não serem provenientes de um experimento no qual as condições são controladas.

Conjunto completo – pesos não-ajustados

Em virtude de limitações relacionadas com o mau condicionamento (ou multicolinearidade) das matrizes de delineamentos, considerou-se que os modelos completos eram aqueles que tinham polinômios de sexto grau, para efeito da idade do animal, e polinômios do quarto grau, para efeitos de idade da vaca no nascimento e no dia da pesagem. Os graus de liberdade e somas de quadrados dos resíduos dos modelos completos e reduzidos e os resultados dos testes para as hipóteses de nulidade dos parâmetros excluídos nos modelos reduzidos são apresentados na Tabela 5.

As hipóteses de nulidade dos efeitos de idade da vaca no parto (modelo reduzido 1.0.6.6.) e no dia da pesagem (modelo reduzido 2.0.6.6.) foram rejeitadas pelo teste F ($P < 0,01$), porém, a exclusão desses efeitos não provocou grande redução do coeficiente de determinação (R^2) em relação ao modelo completo. Por outro lado, as reduções provocadas pelas eliminações dos efeitos de sexo (modelos reduzidos 1.4.6. e 2.4.6.) e idade do animal (modelos reduzidos 1.4.0.0. e 2.4.0.0.) foram relativamente expressivas, o que indica que machos e fêmeas apresentam padrões ou taxas de crescimento diferentes.

A rejeição da hipótese de nulidade, testada com o modelo reduzido 0.4.6.6., indica presença de certa interação entre a idade da vaca e do animal e o

Tabela 5 - Coeficientes de determinação (R^2), graus de liberdade (GLR) e somas de quadrados (SQR) do resíduo e graus de liberdade (GLH_0), somas de quadrados (SQH_0) e valor de F das hipóteses de nulidade

Modelo ¹	R^2	GLR	SQR	GLH_0	SQH_0	F
1.4.6.6. Modelo completo (tipo 1)	0,9849	248079	132360440			
1.4.6. Apenas uma curva de crescimento (efeito do sexo)	0,9840	248086	137004290	7	4643850	1243,40
1.0.6.6. Sem o efeito de idade da vaca no nascimento	0,9848	248083	132974870	4	614430	287,90
1.4.0.0. Sem curva de crescimento (idade do animal)	0,9588	248091	360446170	12	228085730	35624,49
0.4.6.6. Sem o termo referente à covariável (IA_{ij}/VN_{ij})	0,9849	248081	132406580	2	46140	43,24
2.4.6.6. Modelo completo (tipo 2)	0,9849	248081	132344800			
2.4.6. Apenas uma curva de crescimento (sexo)	0,9843	248087	136981130	6	4636330	1448,47
2.0.6.6. Sem o efeito de idade da vaca na pesagem	0,9848	248085	133166690	4	821890	385,16
2.1.6.6. Até o efeito linear da idade da vaca na pesagem	0,9848	248084	132995830	3	651030	406,79
2.2.6.6. Até o efeito quadrático da idade da vaca na pesagem	0,9849	248083	132471070	2	126270	118,35
2.3.6.6. Até o efeito cúbico da idade da vaca na pesagem	0,9849	248082	132358140	1	13340	25,01
2.4.0.0. Sem curva de crescimento (idade do animal)	0,8873	248093	985459670	12	853114870	133264,01
2.4.1.1. Até o efeito linear da idade do animal	0,9821	248091	156396660	10	24051860	4508,53
2.4.2.2. Até o efeito quadrático da idade do animal	0,9837	248089	142692170	8	10347370	2424,52
2.4.3.3. Até o efeito cúbico da idade do animal	0,9848	248087	133155760	6	810960	253,36

Tabela 5, Cont.

Modelo ¹	R ²	GLR	SQR	GLH ₀	SQH ₀	F
2.4.4.4. Até o efeito quártico da idade do animal	0,9848	248085	133133090	4	788290	369,41
2.4.5.5. Até o efeito do quinto grau da idade do animal	0,9849	248083	132358530	2	13730	12,87

¹A numeração (*m.ov.oam.oaf.*) indica tipo do modelo (*m*), ordem do polinômio da idade da vaca (*ov*), ordem do polinômio da idade dos animais machos (*oam*) e fêmeas (*oaf*), sendo que *m* = 0 é o modelo do tipo 1 sem o termo referente a (*IA_{ij}xIVN_{ij}*), e a ausência do último número (*oaf*) indica que apenas uma curva foi empregada para machos e fêmeas.

Modelo tipo 1:
$$y_{ijlmn} = \mu + G_i + \sum_{k=1}^{ov} a_k (IVN_{jm})^k + \sum_{k=1}^{oa} b_{kl} (IA_{lmn})^k + c(IA_{lmn}xIVN_{jm}) + e_{ijlmn}.$$

Modelo tipo 2:
$$y_{ijlmn} = \mu + G_i + \sum_{k=1}^{ov} a_k (IVP_{jlmn})^k + \sum_{k=1}^{oa} b_{kl} (IA_{lmn})^k + e_{ijlmn}.$$

peso do animal. Entretanto, a utilização da idade da vaca no dia pesagem (modelo 2.4.6.6.) produziu menor soma de quadrados dos resíduos que a inclusão de um termo na multiplicação entre idade da vaca no nascimento e idade do animal (modelo 1.4.6.6.). A vantagem de se utilizar modelo com idade da vaca no dia da pesagem fica mais evidente se for considerado que este modelo tenha um parâmetro a menos.

Embora tenham sido encontrados efeitos significativos da falta de ajustamento em todos os modelos reduzidos, o modelo com apenas os efeitos quadráticos de idade da vaca no dia da pesagem (modelo reduzido 2.2.6.6.) e o modelo com apenas o efeito cúbico da idade do animal (modelo reduzido 2.4.3.3.) apresentaram ajustes bastante próximos ao modelo completo ($R^2 > 0,98$).

FREITAS et al. (2000) e SILVA et al. (2000), ao utilizarem o modelo triparmétrico não-linear, de Von Bertalanffy, na estimação das curvas de crescimento de bovinos até 2,5 anos de idade, respectivamente, das raças Nelore e Guzerá, obtiveram coeficientes de determinação semelhantes aos encontrados neste trabalho.

Observando-se as curvas de crescimento dos animais, obtidas por funções polinomiais do peso dos animais em relação a suas idades (Figura 2), nota-se que tanto os machos quanto as fêmeas apresentaram desaceleração do crescimento após a desmama (entre 205 e 240 dias de idade), mantendo-se a taxa de crescimento mais lenta por alguns meses, para retornar a acelerar o crescimento após completarem um ano de idade. Essa desaceleração do crescimento é justificada pelo estresse causado pelo desmame (interrupção do fornecimento de leite e separação das mães), além de, muitas vezes, este manejo coincidir com o período de baixa disponibilidade de pasto.

A Figura 3 mostra as mesmas curvas de crescimento da Figura 2, porém o período estudado está dividido em etapas anterior e posterior à desmama. As funções do peso dos animais em relação a suas idades, descritas por polinômios de terceiro e sexto grau, produziram curvas de crescimento bastante semelhantes, principalmente nas idades de 150 a 550 dias. Observou-se maior divergência entre as trajetórias descritas pelos polinômios de terceiro grau, em relação às descritas pelos polinômios de sexto grau, no início do período anterior à desmama.

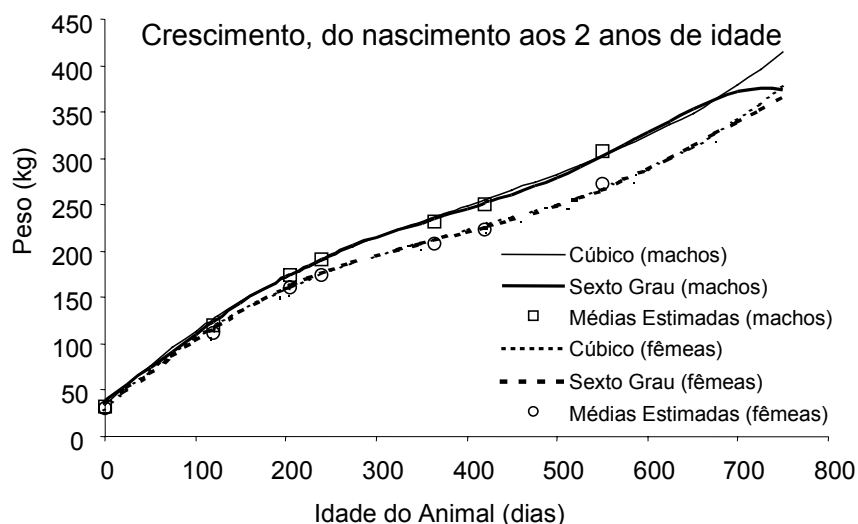


Figura 2 - Curvas de crescimento médio dos animais machos (contínua) e fêmeas (tracejada), estimadas por funções polinomiais de terceiro (fina) e sexto (grossa) graus, e médias de quadrados mínimos para machos (quadrados) e fêmeas (círculos).

Os interceptos das funções polinomiais de sexto grau foram menores que as médias estimadas para peso ao nascer, nos modelos que não se incluía a interação do sexo com grupo contemporâneo (Tabela 4). Os pesos no nascimento também foram superestimados em modelos não-lineares do tipo Von Bertalanffy, Gompertz e Logístico, nos trabalhos de PEROTO et al. (1992), com três genótipos de bovinos leiteiros, de FREITAS et al. (1998), com bovinos da raça Canchim, e de FREITAS et al. (2000), com bovinos da raça Nelore.

A diferença entre as curvas dos polinômios de terceiro e sexto graus volta a ser maior após os 650 dias de idade, quando o polinômio de maior ordem descreve certa redução da taxa de crescimento. Essa desaceleração do crescimento é mais evidente nos machos e é, provavelmente, provocada pela baixa qualidade de amostragem dos dados nas últimas idades.

A menor flexibilidade da função cúbica parece não ter prejudicado o ajustamento dos modelos de crescimento aos pesos corporais dos bovinos. Ao contrário, essa menor flexibilidade proporcionou curva de crescimento que parece ser mais condizente com o desenvolvimento corporal dos animais,

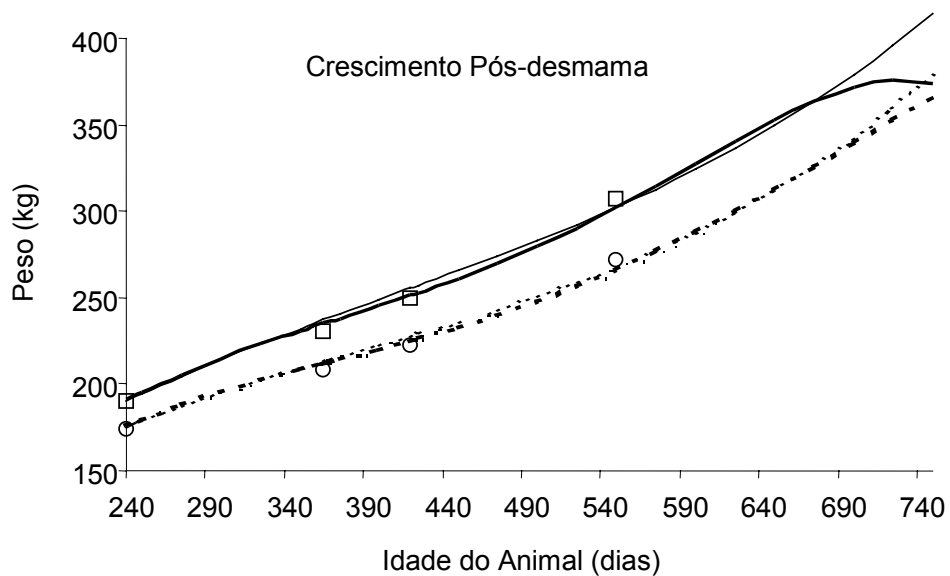
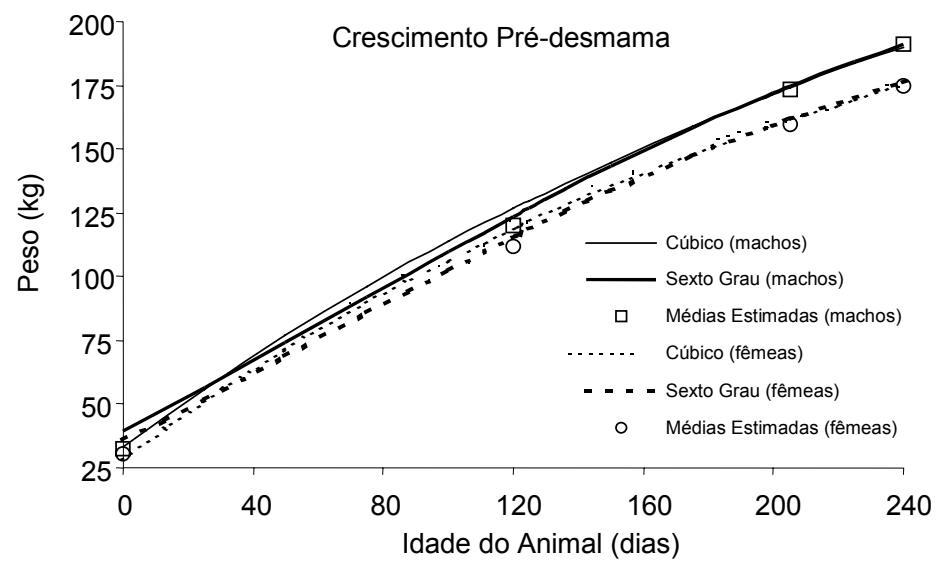


Figura 3 - Curvas de crescimento médio, nos períodos pré e pós-desmama, de machos (contínua) e fêmeas (tracejada), estimadas por funções polinomiais de terceiro (fina) e sexto (grossa) graus, e médias de quadrados mínimos para machos (quadrados) e fêmeas (círculos).

principalmente nas fases em que as curvas de terceiro e sexto graus foram mais divergentes, ou seja, nas primeiras e últimas fases consideradas. O intercepto das funções cúbicas foi mais próximo às médias observadas de peso no nascimento. A manutenção das taxas de crescimento nos períodos finais, descrita pelas funções cúbicas, parece refletir melhor a realidade que as mudanças de trajetória descritas pelas funções de sexto grau. O comportamento, aparentemente menos real, dessas últimas funções pode ser atribuído ao fato de os polinômios serem bastante influenciados por valores muito distanciados das médias (MEYER, 1999).

Conclusões

A utilização de funções polinomiais mostrou-se bastante eficiente na descrição dos efeitos fixos de idade da vaca e das curvas de crescimentos médios, até os dois anos de idade, de bovinos da raça Tabapuã.

Polinômios de, pelo menos, segundo grau devem ser empregados para representar os efeitos da idade da vaca, e polinômios de, pelo menos, terceiro grau, para curvas médias de crescimento.

Modelos que consideram o efeito da idade da vaca no dia de cada pesagem são mais apropriados que os que consideram a idade da vaca no dia do parto.

Modelos que ajustam curvas de crescimentos médios para machos e fêmeas são mais apropriados que os que consideram uma única curva média para todos os animais.

Referências Bibliográficas

- BRODY, S. 1945. *Bioenergetics and growth*. Reinhold Publ. Co. New York, NY.
- CARTWRIGHT, T. C. 1970. Selection criteria for beef cattle for the future. *J. Anim. Sci.*, 30: 706-711.
- FITZHUGH, JR., H. A. 1976. Analysis of growth curves and strategies for altering their shape. *J. Anim. Sci.*, 42: 1036-1051.
- FITZHUGH JR., H. A., TAYLOR, St. C. S. 1971. Genetic analysis of degree of maturity. *J. Anim. Sci.*, 33: 717-725.
- FREITAS, A. R., ALENCAR, M. M., SILVA, A. M. Ajuste de modelos não lineares em bovinos de corte II. Influência do mês de nascimento. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 35, 1997, Botucatu. *Anais...* Botucatu: SBZ, 1998, p.190-192.
- FREITAS, A. R., SILVA, L. O. C., MACHADO, C. H. C. et al. Curvas de crescimento na raça Nelore. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37, 2000, Viçosa. *Anais...* Viçosa: SBZ, 2000, p.209.
- JAMROZIK, J., KISTEMAKER, G.J., DEKKERS, J.C.M. et al. 1997. Comparison of possible covariates for use in a random regression model for analyses of test day yields. *J. Dairy Sci.*, 80:2550-2556.
- KIRKPATRICK, M., LOFSVOLD, D., BULMER, M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics*, 124: 979-993.
- MENCHACA, M. A., CHASE, JR., C. C., OLSON, T. A. et al. 1996. Evaluations of growth curves of Brahman cattle of various frame sizes. *J. Anim. Sci.*, 74:2140-2151.
- MEYER, K. 1993. Estimates of covariance components for growth traits of Australian Charolais cattle. *Aust. J. Agric. Res.*, 44: 1501-1508.
- MEYER, K. 1995. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. *Livest. Prod. Sci.*, 44: 125-137.
- MEYER, K. 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. *J. Anim. Breed. Genet.*, 116(3):181-203.
- OLIVEIRA, F. F., FERRAZ, J. B. S., ELLER, J. P. et al. Efeito da idade da vaca sobre o peso à desmama de bezerros Nelore. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37, 2000, Viçosa. *Anais...* Viçosa: SBZ, 2000, p.212.

PEROTO, D., CUE, R. I., LEE, A. R.. 1992. Comparison of nonlinear function for describing the growth curve of three genotypes of dairy cattle. *Can. J. Anim. Sci.*, 72: 773:782.

RICHARDS, J. F. 1959. A flexible growth function for empirical use. *J. Exp. Bot.*, 10:290-300.

SAS. 1992. SAS Technical Report P-229. SAS/STAT Software: Changes and Enhancements. Release 6.07. SAS Inst. Inc., Cary, NC.

SCHAEFFER, L. R., DEKKERS, J. C. M. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. in: Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., Guelph. *Proceedings...* vol. XVIII:443-446.

SILVA, A. M. R. S., BASTOS, J. F. P., BIANCHINI SOBRINHO, E. Estudo da curva de crescimento de Von Bertalanffy em bovinos da raça Guzerá. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37, 2000, Viçosa. *Anais...* Viçosa: SBZ, 2000, p.225.

SOUZA, J. C., SILVA, L. O. C., MALHADO, C. H. et al. Influência da idade da vaca e correlação genética para pesos de bezerros da raça Guzerá, criados nos estados de Minas Gerais e Goiás. In: REUNIÃO ANUAL DA SOCIEDADE BRASILEIRA DE ZOOTECNIA, 37, 2000, Viçosa. *Anais...* Viçosa: SBZ, 2000, p.234.

TORRE, G. L., CANDOTTI, J. J., REVERTER, A. et al. 1992. Effects of growth curve parameters on cow efficiency. *J. Anim. Sci.*, 70: 2668-2672.

VAN VLECK, L. D., GREGORY, K. E., BENNET, G. L. 1996. Direct and maternal genetic covariances by age of dam for weaning weight. *J. Anim. Sci.*, 74:2140-2151.

Avaliação do Crescimento de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã, por Meio de Análises de Funções de Covariâncias

Resumo - As estimativas de máxima verossimilhança restrita (REML), das variâncias e das covariâncias genéticas aditivas e residuais, do peso no nascimento e dos pesos ajustados aos 120, 205, 240, 365, 420 e 550 dias de idade foram empregadas para determinar funções de covariâncias (CF) do crescimento de 41.415 bovinos da raça Tabapuã, nascidos entre 1975 e 1997 e criados em regime de pastagem. A estimação das CF mostrou-se bastante útil, pois, além de avaliar covariâncias entre qualquer par de idades, a análise das autofunções, associada aos autovalores das matrizes de coeficientes das CF, revelou que as curvas de crescimento dos animais podem ser rapidamente alteradas pela seleção. Fatores como o estresse provocado pelo desmame, o ganho compensatório e a seleção de animais, nos períodos finais, provocaram várias mudanças na trajetória das (co)variâncias genéticas, fazendo com que apenas as CF de ordens de ajuste mais complexas estimassem valores mais próximos das estimativas da REML. Entretanto, nessas funções de alta ordem de ajuste, os polinômios de Legendre tenderam a descrever ondulações nas trajetórias das variâncias, nas extremidades do período, o que parece não ter uma razão biológica coerente.

Palavras-chave: crescimento de bovinos, funções de covariância, parâmetros genéticos, polinômios de Legendre.

Growth Evaluation of Young Tabapuã Beef Cattle by Covariance Functions Analyses

Abstract – Restricted maximum likelihood (REML) estimates of additive and residual variances and covariances of birth weight and adjusted weights at 120, 205, 240, 365, 420 e 550 days of age were used to estimate growth covariance functions (CF) of Tabapuã beef calves. Data were observed on 41,415 animals born from 1975 to 1997 and raised under pasture conditions. Estimation of CF is a very useful tool to analyze beef cattle growth. It was possible to estimate covariance between any pair of ages and the analyses of eigenfunctions associated with the eigenvalues of coefficients matrix of CF showed that the growth curves of Tabapuã calves could be easily changed by selection. Weaning stress, compensatory growth and selection of animals in the final period caused changes on (co)variance trajectories. Therefore only CF of more complex order were able to estimate values near to REML estimates. However, high order Legendre polynomials drew sharp waves on variances trajectories at the period edges, witch does not have a coherently biological reason.

Key Words: beef cattle growth, covariance functions, genetic parameters, Legendre polynomial.

Introdução

A principal fonte de informação das avaliações genéticas de gado de corte são os pesos corporais observados ao longo da vida dos animais. Com vistas em padronizar as análises, os programas de melhoramento estabelecem determinadas idades às quais os pesos são ajustados, antes de serem avaliados. Essas idades recebem a denominação de idades-padrão e são adotadas segundo princípios biológicos ou meramente cronológicos. As análises consideram que os pesos ajustados a determinada idade são observações de característica diferente das formadas pelos pesos em outras idades.

O número de dias que determina as idades-padrão tem variado nos programas de melhoramento. Na literatura, podem ser encontradas idades de 200, 205 e 240 dias, para peso no desmame; de 365 e 400 dias, para peso no ano; de 420, 550 e 600 dias, para peso no sobreano ou no final (e.g., MEYER, 1993; LOBO, 1996; CNPGC, 2000). Essas variações podem ser justificadas pelas diferenças no clima da região de abrangência de cada programa, no sistema de manejo adotado pelas fazendas integrantes, nos objetivos econômicos e nas características fisiológicas de cada raça ou linhagem.

Independente do critério adotado para definição das idades-padrão, a adoção do conceito de característica distinta, para peso a cada idade-padrão, impõe uma classificação descontínua a um conjunto de dados que têm base contínua, a idade (KIRKPATRICK e LOFSVOLD, 1992).

A utilização de técnicas multivariadas em análises conjuntas dos pesos ajustados às idades-padrão fornece informações sobre as relações lineares existentes entre cada par de idades, porém nenhuma inferência pode ser feita a respeito dos pesos das idades intermediárias. Por outro lado, melhor detalhamento, por meio da inclusão de várias características (i.e., pesos), pode fazer com que os modelos tenham número excessivo de parâmetros.

Utilizado na definição das características que podem ser descritas por funções contínuas, o conceito de "características de dimensão infinita" (KIRKPATRICK e HECKMAN, 1989) pode ser adequadamente aplicado aos pesos dos animais, quando o objeto de estudo é o crescimento em determinado período. As variâncias e covariâncias desse tipo de características

também são representadas por funções contínuas, denominadas de Funções de Covariâncias (CF). As CF podem ser empregadas para estimar as variâncias e covariâncias em quaisquer das idades abrangidas pelo período considerado. Assim, CF são equivalentes às matrizes de (co)variâncias que poderiam ser estimadas em análise multivariada do conjunto formado por todas as idades do período (KIRKPATRICK et al., 1990 e 1994). Entretanto, funções contínuas relativamente simples podem ser capazes de representar as (co)variâncias de determinado intervalo, e os modelos empregados teriam número relativamente pequeno de parâmetros.

Teoricamente, a estimação de CF envolveria operações com matrizes de dimensão infinita; contudo, KIRKPATRICK et al. (1990) utilizaram a metodologia de quadrados mínimos generalizados (GLS) para apresentar um método de estimação de CF, a partir de estimativas truncadas de matrizes de (co)variâncias de número finito de idades. Neste método, admite-se que as matrizes de (co)variâncias genéticas sejam previamente determinadas por regressão pai-filho ou por covariâncias entre meios-irmãos ou irmãos completos, nos correspondentes delineamentos experimentais.

Considerando-se que, em geral, as estimativas de parâmetros genéticos de gado de leite, obtidas pela metodologia de máxima verossimilhança restrita (REML), sejam próximas das estimativas obtidas de covariâncias entre meias-irmãs, VAN DER WERF e SCHAEFFER (1997) sugeriram a aplicação do método, proposto por KIRKPATRICK et al. (1990), em dados de campo, admitindo-se que estes sejam provenientes de um dos três delineamentos citados.

As análises propostas por KIRKPATRICK et al. (1990) envolvem operações algébricas relativamente simples, as quais podem ser prontamente executadas por meio dos vários pacotes matemáticos que, atualmente, se encontram disponíveis. Dessa forma, este trabalho objetivou avaliar a aplicação de análises de funções de covariâncias na avaliação genética do crescimento de bovinos jovens, da raça Tabapuã.

Materiais e Métodos

Parâmetros genéticos dos pesos às idades-padrão

As idades-padrão foram escolhidas com base nos programas de melhoramento genético de raças zebuínas existentes no Brasil (e.g., Lobo, 1996; CNPGC, 2000).

Considerando-se que o peso dos animais no nascimento (PN) e os pesos ajustados aos 120 (P120), 205 (P205), 240 (P240), 365 (P365), 420 (P420) e 550 (P550) dias de idade eram características diferentes, estimaram-se as variâncias e covariâncias genéticas aditivas e residuais por meio do programa REMLF90 (MISZTAL, 1999), que utiliza a metodologia de máxima verossimilhança restrita (REML) e o algoritmo de Maximização da Esperança (EM), com processo de aceleração da convergência. Admitiu-se que a convergência era atingida quando o quadrado das diferenças relativas entre estimativas consecutivas era menor que 10^{-9} .

Nas análises, utilizaram-se modelos com efeito genético aditivo e efeitos fixos da idade da vaca no nascimento, como covariável linear e quadrática, e de grupo contemporâneo, formado pela combinação das classes de sexo do animal, fazenda, ano e estação de nascimento, para todos os pares de pesos.

Os dados usados foram obtidos da Associação Brasileira de Criadores de Zebu (ABCZ) e foram cedidos pelo Centro Nacional de Pesquisa de Gado de Corte – Embrapa, Campo Grande, MS, sendo provenientes de animais da raça Tabapuã, nascidos entre 1975 e 1997 e criados em sistema de pastagem (Tabela 1).

Equivalência entre multicaracterísticas e características de dimensão infinita

Admitindo-se um período com t idades, de forma que o peso em cada idade correspondesse à observação em uma característica diferente, um modelo misto multivariado, que abrangesse todas as t características, poderia ser representado, para cada animal, por

$$y = Xb + u + e, \quad (1)$$

Tabela 1 - Descrição dos dados de peso no nascimento (PN) e de pesos ajustados às idades-padrão de 120 (P120), 205 (P205), 240 (P240), 365 (P365), 420 (P420) e 550 (P550) dias

Descrição	PN	P120	P205	P240	P365	P420	P550
Animais no pedigree	53152	51986	50452	46434	38432	35203	26028
Touros	816	800	788	774	719	696	627
Vacas	15530	15254	14920	14282	12460	11716	9554
Grupos contemporâneos	1894	1853	1804	1751	1520	1422	1183
Observações	41368	40303	38845	35126	28239	25535	17944
Médias	31,31	116,08	167,71	184,01	219,79	234,61	286,01

em que y é vetor com t pesos; b , vetor de efeitos fixos; u e e , vetores de efeitos aleatórios (e.g., genético aditivo e residual, respectivamente), tal que cada elemento corresponda ao respectivo efeito em uma das idades.

Considerando-se a natureza contínua das idades ($t = \infty$), os elementos de u poderiam ser descritos por função contínua do tipo:

$$u = \Phi\alpha_u, \quad (2)$$

em que Φ é a matriz (ou vetor) de covariáveis (constantes), e α_u , um vetor de t coeficientes, ou seja, caso $t = 3$, os três elementos de u poderiam ser exatamente representados por função quadrática do peso dos animais em relação às três idades, sendo α formado por α_{u_0} (constante da regressão), por α_{u_1} (coeficiente de regressão linear) e por α_{u_2} (coeficiente de regressão quadrático).

Desmembrado-se e , da equação (1), em dois termos independentes, c (e.g., efeito permanente de ambiente) e ε (e.g., efeito temporário de ambiente), e admitindo-se que c também possa ser representado por função contínua, tem-se

$$e = c + \varepsilon = \Phi\alpha_c + \varepsilon, \quad (3)$$

em que α_c é um vetor de coeficientes, relativos a c .

Assim, empregando-se as igualdades (2) e (3), a equação (1) pode ser reescrita da seguinte forma:

$$y = Xb + \Phi\alpha_u + \Phi\alpha_c + \varepsilon. \quad (4)$$

Como existem infinitas idades em qualquer intervalo, a equação (4) pode ter número infinito de covariáveis em Φ e de coeficientes em α_u e α_c .

Na prática, admite-se que um número finito de coeficientes seja suficiente para descrever os efeitos u e c , em todo o período, e que o modelo (4) seja equivalente aos chamados modelos de regressão aleatória (RRM) (HENDERSON JR., 1982). Assim, a partir das estimativas de α_u e α_c podem-se estimar os efeitos aleatórios referentes a u e c , para qualquer idade, por

$$\hat{u}_l = \sum_{i=0}^{o-1} \phi_i(a_i^*) \hat{\alpha}_{u_i} \quad \text{e} \quad \hat{c}_l = \sum_{i=0}^{o-1} \phi_i(a_i^*) \hat{\alpha}_{c_i}, \quad (5)$$

em que $\phi(a_i^*)$ são covariáveis correspondentes à idade a_i , de acordo com determinado tipo de função contínua (ver na próxima seção), de ordem de ajuste o . Nota-se que uma função contínua, de ordem de ajuste $o = 3$, corresponde a um polinômio quadrático (segundo grau).

Polinômios de Legendre

Optou-se pela utilização dos polinômios de Legendre para compor as funções contínuas, pois, além de serem normalizados e ortogonais, são também indicados para analisar padrões de variações genéticas em trajetórias de crescimento (KIRKPATRICK et al., 1990).

Cada polinômio k foi definido pela seguinte fórmula (ABRAMOWITZ e STEGUN, 1965):

$$\phi_k(a_i^*) = \frac{1}{2^k} \sqrt{\frac{2k+1}{2}} \sum_{m=0}^{\lfloor k/2 \rfloor} (-1)^m \binom{k}{m} \binom{2k-2m}{k} (a_i^*)^{k-2m}, \quad (6)$$

em que $a_i^* = 2(a_i - a_{min}) / (a_{max} - a_{min}) - 1$, tal que a_{min} e a_{max} são, respectivamente, a primeira (menor) e a última (maior) idade do intervalo considerado, e os colchetes, $\lfloor \cdot \rfloor$, sobre o somatório indicam que o número em

seu interior é arredondado para baixo, admitindo-se o valor inteiro mais próximo.

Em termos matriciais, as covariáveis resultantes dos polinômios de Legendre podem ser calculadas por $\Phi = M\Lambda$ (VAN DER WERF e SCHAEFFER, 1997), em que M é matriz com t linhas e o colunas, com elementos $m_{ij} = (a_i^*)^{j-1}$, e Λ é matriz de ordem o , composta pelos coeficientes polinomiais produzidos pela equação (6). Dessa forma, para $o=3$, tem-se

$$\Lambda = \begin{bmatrix} 1/\sqrt{2} & 0 & -\sqrt{5/8} \\ 0 & \sqrt{3/2} & 0 \\ 0 & 0 & \sqrt{45/8} \end{bmatrix}.$$

Funções de Covariância (CF)

Sendo G e R as matrizes de variâncias e covariâncias de u e e , respectivamente, e empregando-se as igualdades (2) e (3), tem-se que

$$G = \text{Var}(u) = \text{Var}(\Phi\alpha_u) = \Phi \text{Var}(\alpha_u)\Phi' = \Phi K_u \Phi', \quad (7)$$

$$R = C + E = \text{Var}(c) + \text{Var}(\varepsilon) = \Phi \text{Var}(\alpha_c)\Phi' + I\sigma_\varepsilon^2 = \Phi K_c \Phi' + I\sigma_\varepsilon^2, \quad (8)$$

em que $K_u = \text{Var}(\alpha_u)$; $K_c = \text{Var}(\alpha_c)$; I é uma matriz identidade de ordem t ; e σ_ε^2 é a variância do ambiente temporário de cada peso observado.

K_u e K_c são as matrizes de coeficientes das CF, e as estimativas dos seus elementos, $k_{u_{ij}}$ e $k_{c_{ij}}$, podem ser empregadas para calcular (co)variâncias entre efeitos de u e de c , para qualquer par de idades (a_l e a_m), por meio das seguintes funções de covariâncias:

$$\text{Côv}(u_l, u_m) = \sum_{i=0}^{o-1} \sum_{j=0}^{o-1} \phi_i(a_l^*) \phi_j(a_m^*) \hat{k}_{u_{ij}}, \quad (9)$$

$$\text{Côv}(c_l, c_m) = \sum_{i=0}^{o-1} \sum_{j=0}^{o-1} \phi_i(a_l^*) \phi_j(a_m^*) \hat{k}_{c_{ij}}. \quad (10)$$

Para o máximo de ajuste, ou seja, quando a ordem de ajuste da função contínua for igual ao número de idades (i.e., $o = t$), a matriz Φ é matriz quadrada e tem inversa comum; assim, as matrizes dos coeficientes das CF podem ser estimadas por

$$K_u = \Phi^{-1} G \Phi^{-t} \text{ e } K_c = \Phi^{-1} C \Phi^{-t},$$

em que o sobrescrito -t significa a inversa da matriz transposta.

Entretanto, o que se pretende, na maioria dos casos, é estimar CF, que, além de serem capazes de descrever os valores das covariâncias ao longo das idades, sejam simples o bastante (i.e., o pequeno) para facilitar as análises e as interpretações, principalmente quando t for relativamente grande. Para se estimarem funções de covariâncias de ordem de ajuste reduzida (i.e., $o < t$), utilizou-se o método proposto por KIRKPATRICK et al. (1990), citado, resumidamente, no próximo item.

Em razão da pequena magnitude das variâncias residuais de PN, quando comparada às demais, e do desconhecimento da proporção entre efeitos temporários e permanentes que compõem o resíduo, optou-se pela estimação de CF do resíduo, em vez de se estimarem apenas as CF dos efeitos permanentes de ambiente. Admitiu-se que apenas a diagonal da matriz de covariância seria inflacionada e que a heterocedasticidade dos resíduos também era decorrente da idade do animal. Assim, neste estudo, o modelo (4) e a igualdade (8) foram substituídos por

$$y = Xb + \Phi\alpha_u + \Phi\alpha_e, \quad (11)$$

tal que $e = \Phi\alpha_e$, e

$$R = \text{Var}(e) = \Phi \text{Var}(\alpha_e) \Phi' = \Phi K_e \Phi'. \quad (12)$$

Estimação de CF pelo Método de KIRKPATRICK et al. (1990)

Considerando-se que g seja um vetor-coluna, de ordem t^2 , composto pelas estimativas das matrizes de (co)variâncias (e.g., G ou R), empilhado por colunas sucessivas, tal que $g' = [G_{11}, \dots, G_{t1}, G_{12}, \dots, G_{t2}, \dots, G_{tt}]$ ou $g' = [R_{11}, \dots, R_{t1}, R_{12}, \dots, R_{t2}, \dots, R_{tt}]$, admitiu-se o seguinte modelo:

$$g = X_o k_o + \delta_o,$$

em que k_o é vetor-coluna, de ordem o^2 , composto pelos elementos da matriz de coeficientes das CF, dispostos da seguinte forma: $k_o' = [K_{11}, \dots, K_{o1}, K_{12}, \dots, K_{o2}, \dots, K_{oo}]$; $X_o = \Phi_o \otimes \Phi_o$, que é o produto de Kronecker (\otimes) da matriz de covariáveis

(Φ_o) , referentes a uma função de ordem o ; e δ_o é o vetor de erros de amostragem.

Para aplicar a metodologia do quadrados mínimos generalizados (GLS), é necessário estimar \hat{V} , que é a matriz de estimativas de covariâncias, referente aos erros nas estimativas de g . Ao se admitir que g tenha sido obtida de delineamento composto por 800 famílias ($s = 800$ reprodutores) de 50 meios-irmãos ($n = 50$ filhos por reprodutor), estimaram-se os elementos de \hat{V} por

$$\hat{V}_{ij,kl} = \frac{16}{n^2} [\text{Cov}(Ma_{ij}, Ma_{kl}) + \text{Cov}(Me_{ij}, Me_{kl})],$$

em que Ma e Me são, respectivamente, produtos cruzados de reprodutores e residuais, estimados por

$$Ma_{ij} = \frac{n-1}{4} \hat{G}_{ij} + \hat{P}_{ij} \quad \text{e} \quad Me_{ij} = \hat{P}_{ij} - \frac{\hat{G}_{ij}}{4},$$

em que \hat{G}_{ij} e \hat{P}_{ij} são estimativas das covariâncias genéticas e fenotípicas, respectivamente. As covariâncias entre os produtos cruzados foram obtidas por

$$\text{Cov}(Ma_{ij}, Ma_{kl}) = (Ma_{ik} Ma_{jl} + Ma_{il} Ma_{jk}) / (s + 1) \text{ e}$$

$$\text{Cov}(Me_{ij}, Me_{kl}) = (Me_{ik} Me_{jl} + Me_{il} Me_{jk}) / (n \cdot s - s + 2).$$

Os denominadores dessas duas equações são os graus de liberdade dos respectivos produtos cruzados, adicionados de dois para se obterem estimativas não-tendenciosas de $V_{ij,kl}$, uma vez que foram empregadas as estimativas Ma_{ij} e Me_{ij} .

Tendo em vista que as matrizes de covariâncias são simétricas, o vetor g contém redundâncias (e.g., $G_{ij} = G_{ji}$), o que faz com que \hat{V} seja singular. Assim, adotaram-se as seguintes modificações:

1. Para todos os G_i ou R_i , em que $i < j$, excluir as correspondentes linhas em g , \hat{V} e X_o e as correspondentes colunas em \hat{V} ;
2. Para todos os K_{ij} , tal que $i < j$, excluir as correspondentes linhas em k_o , e em X_o , somar cada coluna referente a K_{ij} com a coluna referente a K_{ji} , e excluir as colunas referentes a K_{ij} .

Após essas modificações, as funções de covariâncias foram estimadas de acordo com o sistema de equações abaixo:

$$\hat{k}_o^* = \left(X_o^{*'} (\hat{V}^*)^{-1} X_o^* \right)^{-1} X_o^{*'} (\hat{V}^*)^{-1} g^*,$$

em que o asterisco (*) indica que as matrizes tiveram suas dimensões reduzidas.

A partir das estimativas de k_o^* , estimaram-se (co)variâncias genéticas e residuais por $\hat{g}_o^* = X_o^* \hat{k}_o^*$, para qualquer idade do período analisado, ajustando-se apenas os valores em X_o^* .

Testes para falta de ajustamento

Para testar a consistência entre os valores de covariâncias, calculados pelas CF de ordem reduzida (\hat{g}_o^*), e as covariâncias estimadas para as idades-padrão, pela metodologia REML (\hat{G}), foi empregado o procedimento proposto por KIRKPATRICK et al. (1990), que admitiram que a soma de quadrados dos erros de amostragem, de determinado modelo de ordem reduzida, seguiu distribuição de χ^2 , aproximada com $m - p$ graus de liberdade, ou seja,

$$\chi^2_{(m-p)} = \delta_o^{*'} V^{*-1} \delta_o^* = (g^* - X_o^* k_o^*)' V^{*-1} (g^* - X_o^* k_o^*),$$

em que $m = t(t + 1)/2$ e $p = o(o + 1)/2$.

Foi também empregada a estatística F, proposta por VAN DER WERF e SCHAEFFER (1997), para testar a significância do aumento de precisão com adição de um coeficiente de ordem superior, dado pela fórmula:

$$F_{\text{calculado}} = \frac{\left(\delta_o^{*'} (\hat{V}^*)^{-1} \delta_o^* - \delta_{o+1}^{*'} (\hat{V}^*)^{-1} \delta_{o+1}^* \right) / (o+1)}{\left(\delta_{o+1}^{*'} (\hat{V}^*)^{-1} \delta_{o+1}^* \right) / (m-p)}.$$

Consistência das matrizes de covariâncias

As matrizes de covariâncias genéticas (G) e residuais (R), empregadas na estimação das CF, foram formadas pelas estimativas da REML de covariâncias dos pares de pesos às idades-padrão (fora da diagonal) e pelas médias das estimativas de variâncias (diagonal) das análises bicaracterísticas. A consistência dessas matrizes foi assegurada pela substituição dos autovalores

negativos, contidos na diagonal da matriz D_i , por 1×10^{-8} e pela reestruturação das matrizes, da seguinte forma:

$$G^* = A_g(D_g^* \rho_g)A_g' \quad \text{e} \quad R^* = A_r(D_r^* \rho_r)A_r',$$

em que D_i^* é matriz diagonal dos novos autovalores (não-negativos); A_i tem as colunas formadas pelos autovetores; e ρ_i é a razão da soma dos autovalores originais pela soma dos novos autovalores.

Autofunções e autovalores

Autofunções são funções contínuas, cujos coeficientes são formados pelos elementos dos autovetores das matrizes de coeficientes das CF. Para cada autofunção existe um autovalor, que representa a proporção de variação total que ela explica. As trajetórias descritas pelas autofunções podem ser utilizadas na avaliação das idades em que a seleção poderia ser mais eficiente.

Fazendo-se a decomposição da matriz de coeficientes das CF genéticas (K_u) em uma matriz diagonal (D) de autovalores e em uma matriz (U) cujas colunas são formadas pelos autovetores, tal que $K_u = UDU'$, as autofunções foram obtidas pela multiplicação da matriz de covariáveis Φ pela matriz de autovetores U , i.e., ΦU .

Resultados e Discussão

Pesos às idades-padrão

As estimativas EM-REML de (co)variâncias genéticas aditivas e residuais e heritabilidades, para peso no nascimento e pesos ajustados aos 120, 205, 240, 365, 420 e 550 dias de idade, obtidas em 21 análises bicaracterísticas, são apresentadas na Tabela 2. Encontrou-se variabilidade genética entre os pesos dos animais em todas as idades analisadas, o que indica que a seleção pode promover ganhos consideráveis no peso corporal dos animais da raça Tabapuã, em todas as idades-padrão.

A Figura 1 mostra que as taxas de aumento da magnitude das médias das variâncias genéticas aditivas e residuais são semelhantes até os 205 dias, ou seja, enquanto os animais estão sendo amamentados. Após os 205 dias, a variância residual continua aumentando a taxas semelhantes às do período pré-desmame, enquanto a variância genética aditiva reduz a taxa de aumento, entre 240 e 365 dias. MEYER et al. (1993) observaram também diminuição de variabilidade genética entre o peso no desmame (200 dias de idade) e o peso aos 400 dias de idade, em dados de bovinos da raça Polled Hereford e da raça sintética Wolkalup ($\frac{1}{4}$ zebuína e $\frac{3}{4}$ taurina), também criados em condições de pastagem. O ganho compensatório pode ter contribuído para essa redução na variabilidade genética por volta de um ano de idade, ao fazer com que os animais muito leves, por ocasião do desmame, tivessem ganho pós-desmame superior à média de seus rebanhos, provocando certa uniformização dos pesos, por volta do primeiro ano de idade.

Embora a variância genética tenha tido considerável aumento, dos 420 aos 550 dias de idade, as estimativas de heritabilidades aos 550 dias foram semelhantes aos valores encontrados para as idades de 365 e 420 dias, sendo que a heritabilidade média (Tabela 3), aos 550 dias, foi a menor de todas as idades consideradas. A menor heritabilidade da última idade considerada pode ser atribuída ao menor número de observações nessa idade. É bastante provável que exista tendência de eliminação dos animais que apresentaram baixo desempenho nas idades mais novas.

Tabela 2 - Estimativas de variância genética aditiva ($\hat{\sigma}_u^2$), variância residual ($\hat{\sigma}_e^2$) e heritabilidade (\hat{h}^2) das análises bicaracterísticas

Características ¹	$\hat{\sigma}_u^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	\hat{h}^2	Características	$\hat{\sigma}_u^2$	$\hat{\sigma}_e^2$	\hat{h}^2
PN+P120	4,0130	6,8798	0,3684	P120+PN	93,123	122,45	0,4320
+P205	4,0099	6,8811	0,3682	+P205	96,542	120,25	0,4453
+P240	4,0037	6,8845	0,3677	+P240	96,610	120,26	0,4455
+P365	4,0088	6,8821	0,3681	+P365	94,306	121,74	0,4365
+P420	4,0088	6,8823	0,3681	+P420	95,433	120,99	0,4410
+P550	4,0091	6,8815	0,3681	+P550	94,432	121,62	0,4371
P205+PN	198,12	231,63	0,4610	P240+PN	205,20	277,09	0,4255
+P120	208,51	230,14	0,4753	+P120	229,08	273,78	0,4556
+P240	202,11	228,95	0,4689	+P205	232,94	278,66	0,4553
+P365	201,80	229,24	0,4682	+P365	208,71	274,97	0,4315
+P420	203,61	228,03	0,4717	+P420	209,82	274,12	0,4336
+P550	201,14	229,63	0,4669	+P550	206,15	276,56	0,4271
P365+PN	185,55	371,96	0,3328	P420+PN	203,62	401,28	0,3366
+P120	224,75	359,42	0,3847	+P120	254,48	381,68	0,4000
+P205	236,62	359,22	0,3971	+P205	258,70	386,48	0,4010
+P240	228,95	361,84	0,3875	+P240	245,97	391,00	0,3862
+P420	192,50	367,52	0,3437	+P365	212,68	407,95	0,3427
+P550	187,87	370,63	0,3364	+P550	207,50	398,73	0,3423
P550+PN	263,67	584,96	0,3107				
+P120	343,84	551,86	0,3839				
+P205	354,19	554,47	0,3898				
+P240	334,28	562,06	0,3729				
+P365	301,29	570,23	0,3457				
+P420	304,55	566,91	0,3495				

¹ Características das análises conjuntas, em que as estimativas correspondem à primeira característica citada.

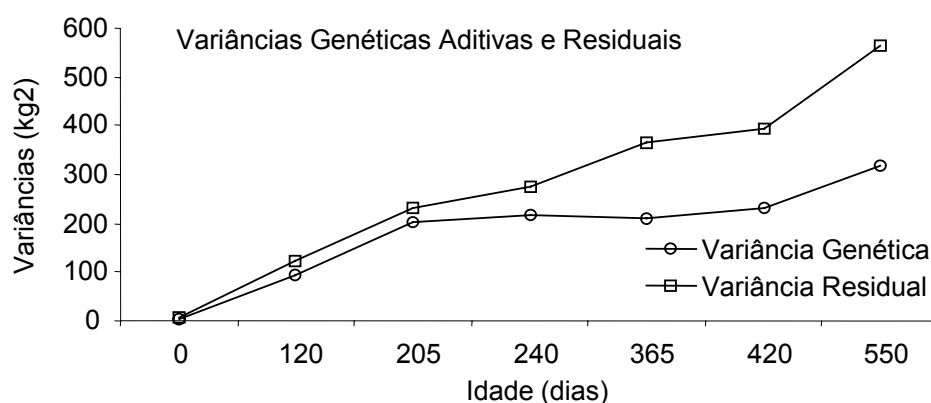


Figura 1 - Médias das estimativas de variância genética aditiva (círculos) e variância residual (quadrados) das análises bicaracterísticas.

Quanto mais próximas são as idades, maiores são as correlações genéticas e fenotípicas (Tabela 3), visto que o distanciamento entre as idades provoca maior queda na correlação fenotípica que na genética.

Tabela 3 - Estimativas das heritabilidades médias (diagonal e sublinhado), correlações genéticas aditivas (acima da diagonal) e fenotípicas (abaixo da diagonal) das análises bicaracterísticas

	PN	P120	P205	P240	P365	P420	P550
PN	<u>0,3681</u>	0,4306	0,3644	0,3631	0,4233	0,3955	0,4373
P120	0,2473	<u>0,4396</u>	0,9654	0,9616	0,8921	0,8522	0,8116
P205	0,2021	0,8029	<u>0,4687</u>	0,9872	0,8964	0,8797	0,8648
P240	0,1904	0,7207	0,9524	<u>0,4384</u>	0,9214	0,9069	0,8705
P365	0,1949	0,5421	0,6369	0,6963	<u>0,3645</u>	0,9707	0,8779
P420	0,1952	0,5233	0,5938	0,6221	0,8846	<u>0,3688</u>	0,9204
P550	0,1768	0,5086	0,5802	0,5742	0,6241	0,7122	<u>0,3594</u>

Os valores de correlação genética entre o peso ao nascer e as demais idades são relativamente baixos, sendo a maior correlação (0,44) observada no peso aos 550 dias de idade, e as menores (0,36), nos pesos próximos ao desmame (205 e 240 dias de idade).

Embora se possa esperar que animais mais pesados ao nascer mantenham essa vantagem nas idades posteriores, quando a seleção é praticada, o peso excessivo ao nascer pode comprometer o desenvolvimento pós-natal. Bezerros muito pesados podem sofrer maior estresse em situações de restrição de alimentos, quando comparados com animais mais leves, que apresentam menor exigência nutricional. As vacas zebuínas de corte, em geral, não são boas produtoras de leite e são criadas em regime extensivo de pastagem, estando sujeitas a períodos de entressafra. Além disso, o desgaste provocado pela gestação e pelo aleitamento de bezerros muito pesados pode dificultar a retomada do ciclo reprodutivo, o que não é economicamente interessante para os criadores.

Altas correlações genéticas aditivas ($>0,80$) foram encontradas entre pesos em idades posteriores ao nascimento, sendo as correlações próximas à unidade quando os pesos foram separados por menos de três meses. Essa expressiva relação linear entre os pesos após o nascimento indica que a seleção, para maior peso nas primeiras idades, tende a aumentar o peso nas idades mais avançadas e vice-versa.

Na pecuária de corte, questionamentos sobre a eficiência econômica do sistema de produção com animais de tamanho adulto excessivo são antigos (CARTWRIGHT, 1970). Entretanto, até recentemente, na avaliação genética de bovinos da raça Tabapuã, consideravam-se apenas os pesos ajustados às idades-padrão (JOSAHKIAN, 2000).

Funções de covariâncias

Com a estimação das funções de covariâncias dos efeitos genéticos aditivos e residuais, há mudança do panorama descontínuo das estimativas de variâncias e covariâncias nas idades-padrão para uma superfície contínua de covariâncias (Figura 2), o que permite que se estimem as covariâncias entre os pesos corporais de qualquer par de idades abrangidas pelo intervalo estudado.

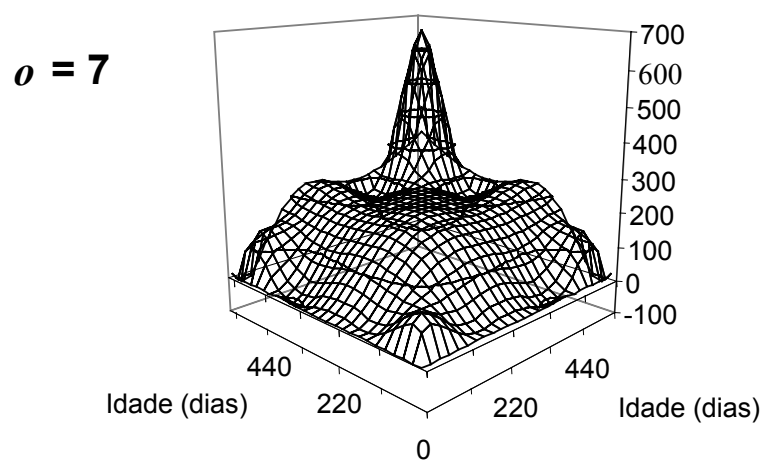
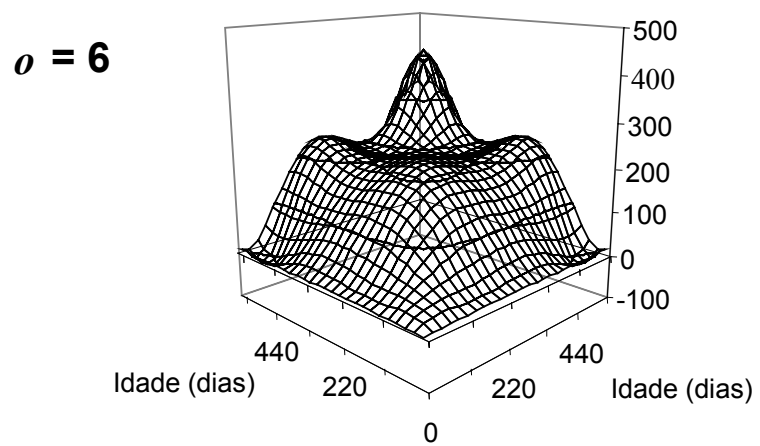
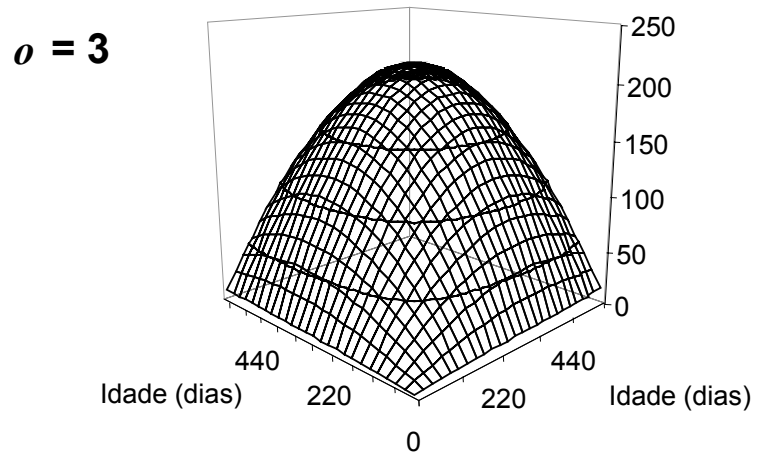


Figura 2 - Superfícies de (co)variâncias genéticas aditivas formadas pelas funções de covariâncias de ordem de ajuste (o).

A utilização de polinômios ortogonais é apenas uma das alternativas de estimação das funções de covariâncias a partir de matrizes de (co)variâncias (e.g., G e P). Independentemente do tipo de função adotado, quando se empregam funções com o máximo de ajuste ($o = t$), os valores estimados pelas CF, para os pontos da matriz original (i.e., as (co)variâncias das idades que compõem G), são sempre iguais aos valores originais. Entretanto, a escolha do tipo de polinômio influencia os valores das idades intermediárias, calculados por interpolação, e as estimativas obtidas por CF de ordem de ajuste reduzida (KIRKPATRICK et al., 1990).

Apesar de reproduzir as covariâncias entre as idades-padrão, as CF de máxima ordem de ajuste ($o = 7$), desenharam várias ondulações na superfície de (co)variâncias, o que dificultou uma interpretação biológica do crescimento dos animais.

Os modelos de ordens de ajuste mais baixos ($o < 6$) tenderam a subestimar as (co)variâncias genéticas dos pesos dos animais nas idades mais avançadas (P420 e P550). A superfície descrita pelo modelo de ordem de ajuste igual a seis percorre pontos próximos aos valores estimados para as idades-padrão, e suas ondulações parecem ter maior coerência com o comportamento do crescimento.

Na Tabela 4 encontram-se as estimativas de somas de quadrados e graus de liberdade dos erros de amostragem, empregados nos testes estatísticos que avaliaram o ajustamento dos modelos de CF de ordem de ajuste reduzida. Todas as estimativas de covariâncias genéticas e residuais, obtidas a partir das CF de ordens reduzidas, foram significativamente diferentes ($P < 0,01$) das respectivas estimativas EM-REML, pelo teste de qui-quadrado.

A necessidade de polinômio de alta ordem de ajuste pode ser atribuída à grande extensão do período avaliado, no qual houve fases de crescimento distintas que fizeram com que as covariâncias, principalmente genéticas, tivessem várias mudanças de trajetórias. Segundo VAN DER WERF e SCHAEFFER (1997), ao se subestimarem os valores de V , admite-se que as estimativas de covariâncias, empregadas na estimação das CF, sejam mais acuradas que a realidade, o que torna mais difícil encontrar um modelo de ordem de ajuste reduzido que seja suficiente.

Tabela 4 - Estatísticas F e χ^2 , graus de liberdade (GLR), somas de quadrados (SQR) e quadrados médios (QMR) dos erros de amostragem do modelo (7), para funções de covariâncias de ordem de ajuste (o)

	o	GLR	SSR e χ^2	QMR	$F_{(o, GLR)}$
<i>G</i>	1	27	201,85**	7,4759	
	2	25	179,66**	7,1862	3,09 ^{ns}
	3	22	117,58**	5,3447	11,61**
	4	18	101,24**	5,6243	2,91 ^{ns}
	5	13	85,11**	6,5469	2,46 ^{ns}
	6	7	45,63**	6,5187	6,06*
<i>R</i>	1	27	3432,55**	127,1313	
	2	25	2924,56**	116,9822	4,34*
	3	22	2546,08**	115,7309	3,27*
	4	18	1818,41**	101,0230	7,20**
	5	13	1082,43**	83,2638	8,84**
	6	7	504,67**	72,0960	8,01**

^{ns} ($P \geq 0,05$) * ($P < 0,05$) e ** ($P < 0,01$).

Pelo teste F, constatou-se que apenas as inclusões do terceiro ($o = 3$) e do sexto ($o = 6$) polinômios de Legendre produziram aumento significativo na precisão dos modelos de CF genéticas, enquanto todas as inclusões de polinômios adicionais foram significativas nos modelos de CF residuais.

Na Figura 3 estão representadas as variâncias genéticas e residuais estimadas pelas CF, de ordens iguais a 3, 6 e 7. Observa-se que as CF, de ordens mais altas, tendem a descrever picos nas extremidades, o que não apresenta justificativa biológica. Foram também encontrados problemas relativos à estimação de parâmetros genéticos nas extremidades do período de lactação, nos trabalhos de JAMROZIK e SCHAEFFER (1997), KETTUNEN et al. (1998), VAN DER WERF et al. (1998) e STRABEL e MISZTAL (1999), que

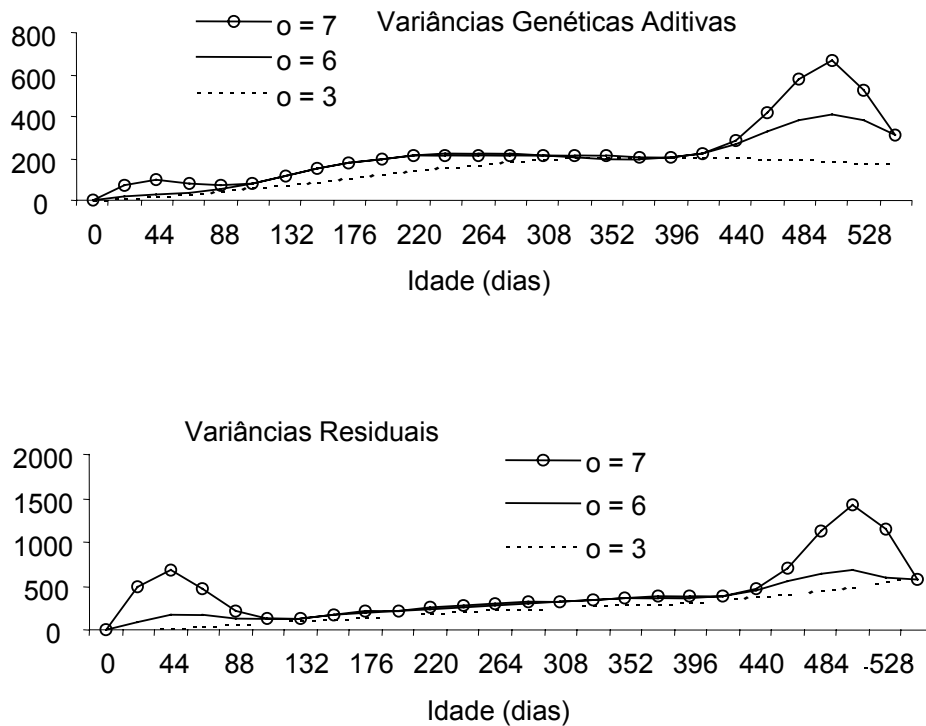


Figura 3 - Variâncias genéticas aditivas (acima) e residuais (abaixo) formadas pelas funções de covariâncias de ordem o .

empregaram os modelos de regressão aleatória para estimar CF em características de produção de leite. Nos dois primeiros trabalhos, admitiu-se que apenas as (co)variâncias genéticas variavam em decorrência do tempo.

Para VAN DER WERF (1998), o mal comportamento das CF, no início e no final da lactação, pode ter sido causado pela falta de um modelo correto para todos os componentes de variância e pela utilização de polinômios, que podem não se comportar bem nas periferias. Valores distantes das médias exercem grande influência em uma análise de regressão (MEYER, 1999). O menor número de observações no final da lactação foi outra possível causa de viés, segundo STRABEL e MISZTAL (1999), que obtiveram estimativas mais plausíveis, quando foram realizadas análises conjuntas de duas lactações.

Neste trabalho, o estranho comportamento das CF, nas idades da extremidade, pode ser atribuído à não-inclusão do efeito genético materno nos modelos que estimaram as (co)variâncias nas idades-padrão, principalmente nas primeiras idades, enquanto a seleção de animais pode ter influenciado as

estimativas referentes às últimas idades. Entretanto, MEYER (1999) eliminou as observações das últimas idades e continuou observando comportamento distorcido das CF, nas últimas idades. Segundo essa autora, os problemas encontrados eram também atribuídos à ordem de ajuste das CF.

Nas idades intermediárias (dos 100 a 420 dias de idade), os valores das variâncias genéticas e residuais, estimados pelos modelos de ordem de ajuste igual a seis, são muito semelhantes às estimativas do modelo de máxima ordem de ajuste, sendo as estimativas de todas as idades-padrão muito próximas nos dois modelos. Com exceção da ondulação na fase final, a trajetória descrita pelas variâncias genéticas, estimadas pelo modelo de ordem de ajuste igual a seis, parece ser biologicamente mais coerente que a trajetória descrita pelo modelo de máxima ordem de ajuste.

Os modelos de regressão quadrática ($\sigma = 3$) subestimaram as variâncias genéticas e residuais em quase todo o período estudado, e, nas idades próximas ao desmame e no período final, as diferenças entre as estimativas de variância genética dos modelos de ordem superior foram mais acentuadas. Entretanto, a ausência de ondulações nas extremidades faz com que o comportamento da trajetória das variâncias residuais, do modelo quadrático, pareça ser biologicamente mais apropriado.

Ao se analisarem os autovalores das matrizes de coeficientes das CF de ordens de ajuste iguais a 3, 6 e 7 (Tabela 5), observa-se que o primeiro autovalor é sempre dominante sobre os demais, sendo equivalentes a 97, 88 e 78% da variação genética total dos modelos de $\sigma = 3, 6$ e 7, respectivamente. Uma porção considerável (10 e 17%) da variação genética dos modelos de $\sigma = 6$ e 7, respectivamente, é atribuída ao segundo autovalor. Entretanto, no modelo quadrático, o segundo autovalor representou menos que 0,3% da variação genética.

A grande dominância dos primeiros autovalores também foi observada por MEYER (1999), ao analisar peso adulto (de 2 a 10 anos de idade) de vacas de corte das raças Polled Hereford e Wokalup, e por KOENEN e VEERKAMP (1998), ao analisaram o peso corporal, durante o período de lactação (25 semanas), de vacas da raça Holandesa. Entretanto, em ambos os trabalhos, as autofunções, associadas ao primeiro autovalor de cada modelo, descreveram

Tabela 5 - Primeiros autovalores (λ_i) das matrizes de coeficientes das CF, de ordem de ajuste o , e porcentagens (%) da variação explicada pelas autofunções correspondentes

Autovalores	$o = 3$		$o = 6$		$o = 7$	
	λ_i	(%)	λ_i	(%)	λ_i	(%)
Primeiro ($i=1$)	270,6546	0,9685	344,3745	0,8766	360,0174	0,7762
Segundo ($i=2$)	0,7264	0,0026	40,5471	0,1032	80,2486	0,1730
Total		0,9711		0,9798		0,9492

curvas de comportamento bem menos oscilatórias que as encontradas neste trabalho (Figura 4).

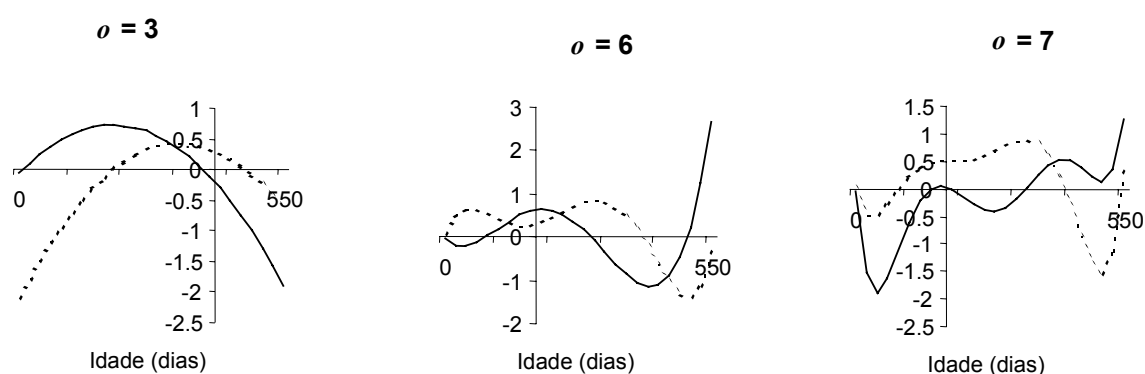


Figura 4 - Autofunções do primeiro (sólida) e do segundo (pontilhada) autovalor das matrizes de coeficientes das CF de ordem de ajuste o .

A utilização de pesos de animais mais jovens, durante o período em que a seleção foi praticada, pode ter sido a causa da maior oscilação das autofunções deste trabalho. Por estarem associadas às autofunções que explicam grande proporção da variância genética, essas oscilações indicam que a curva de

crescimento (até 2 anos de idade) dos animais da raça Tabapuã pode ser rapidamente alterada pela seleção.

Trajetórias planas descritas pelas autofunções associadas aos primeiros autovetores, como as encontradas nos trabalhos de KIRKPATRICK et al. (1990) e KOENEN e VEERKAMP (1998), indicam que as curvas de crescimento, nos períodos estudados, estão pouco sujeitas às alterações pela seleção.

Conclusões

As variabilidades genéticas, encontradas em todas as idades-padrão, indicaram a possibilidade de alcançar respostas à seleção de animais, em todo o período considerado.

A estimação das CF mostrou-se útil na avaliação do crescimento de bovinos, pois, além de determinar covariâncias entre qualquer par de idades, a análise das autofunções, associada aos autovalores das matrizes de coeficientes das CF, revelou que a curva de crescimento dos dois primeiros anos de vida pode ser rapidamente alterada pela seleção.

A segmentação, em períodos mais curtos que o estudado neste trabalho (2 anos), pode ser empregada para se tentar evitar a utilização de polinômios de alta ordem de ajuste, os quais podem descrever trajetórias de difícil interpretação biológica.

Agradecimentos

Os responsáveis por este trabalho agradecem ao professor Ignacy Misztal e ao pesquisador Shogo Tsuruta, da *University of Georgia*, EUA, por viabilizarem a utilização do programa REMLF90, ao professor Julius Van der Werf, da *University of New England*, Austrália, e ao estudante de doutorado Roberto A. A. Torres Jr., da *Cornell University*, EUA, pelas valiosas colaborações prestadas.

Referências Bibliográficas

- ABRAMOWITIZ, M., STEGUN, I. A., 1965. *Handbook of mathematical functions*. Dover, New York.
- CARTWRIGHT, T. C. 1970. Selection criteria for beef cattle for the future. *J. Anim. Sci.*, 30: 706-711.
- CNPGC. 2000. Sumário das raças zebuínas de corte – 1999 MA/ABCZ/EMBRAPA. Disponível em: <http://www.cnpgc.embrapa.br>. Acessado em 12/03/2000.
- HENDERSON JR., C.R. 1982. Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous, and random regressions. *Biometrics*, 38:623-640.
- JAMROZIK, J., SCHAEFFER, L.R. 1997. Estimates of genetic parameters for a test day model with random regressions for yield traits of first lactation Holsteins. *J. Dairy Sci.*, 80:762-770.
- JOSAHKIAN, L. A. Programa de melhoramento genético das raças zebuínas. In: SIMPÓSIO NACIONAL DE MELHORAMENTO ANIMAL, 3, 2000, Belo Horizonte. *Anais...* Belo Horizonte: SBMA, 2000, p.76-93.
- KETTUNEN, A., MÄNTYSAARI, E. A., STRANDÉN, I. et al. 1998. Estimation of genetic parameters for first lactation test day milk production using random regression models. in: Proc. 6th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., Armidale, New South Wales, Australia. *Proceedings...* 23:307-310.
- KIRKPATRICK, M. HECKMAN, N. 1989. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *J. Math. Biol.*, 27:429-450.
- KIRKPATRICK, M., HILL, W. G., THOMPSON, R. 1994. Estimating the covariance structure of traits during growth and ageing, illustrated with lactation in dairy cattle. *Genet. Res.*, 64:57-69.
- KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D., BULMER, M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics*, 124: 979-993.
- KIRKPATRICK, M., LOFSVOLD, D. 1992. Measuring selection and constraint in the evolution of growth. *Evolution*, 46:954-971.
- KOENEN, E. P. C., VEERKAMP, R. F. 1998. Genetic covariance functions for live weight, condition score, and dry-matter intake measured at different lactation stages of Holstein Friesian heifers. *Livest. Prod. Sci.*, 57:67-77.
- LÔBO, R. B. 1996. *Programa de melhoramento genético da raça Nelore – PMGRN*. 3ª ed., Ribeirão Preto, 1996, 88p.

MEYER, K., CARRICK, M. J., DONNELLY, B. J. P. 1993. Genetic Parameters for growth traits of Australian beef Cattle from a multibreed selection experiment. *J. Anim. Sci.*, 71: 2614-2622.

MEYER, K. 1993. Estimates of covariance components for growth traits of Australian Charolais cattle. *Aust. J. Agric. Res.*, 44: 1501-1508.

MEYER, K. 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. *J. Anim. Breed. Genet.*, 116(3):181-203.

MISZTAL, I. 1999. REMLF90 Manual. <ftp://nce.ads.uga.edu/pub/ignacy/blupf90/>. (Acessado em janeiro de 1999).

STRABEL, T., MISZTAL, I. 1999. Genetic parameters for first and second lactation milk yields of Polish Black and White cattle with random regression test-day models. *J. Dairy Sci.*, 82:2805-2810.

VAN DER WERF, J. H. J., GODDARD, M. E., MEYER, K. 1998. The use of covariance functions and random regressions for genetic evaluation of milk production based on test day records. *J. Dairy Sci.*, 81:3300-3308.

VAN DER WERF, J. H. J., SCHAEFFER, L. 1997. *Random regression in animal breeding*. CGIL Guelph, Canada. (Course Notes).

Modelos de Regressão Aleatória para Estimação de Parâmetros Genéticos do Crescimento de Bovinos Jovens da Raça Tabapuã

Resumo – Para avaliar a aplicação de modelos de regressão aleatória (RRM), foram analisados 66.430 pesos corporais, medidos entre as idades de 365 e 650 dias, de 28.234 bovinos da raça Tabapuã, nascidos no Brasil, de 1975 a 1997, e criados em condições de pastagem. Foram utilizados polinômios lineares, de Legendre, na descrição dos efeitos aleatórios, e os modelos foram comparados pelo teste da razão de verossimilhança. O modelo de repetibilidade mostrou-se inadequado para avaliar o conjunto de dados, pois os efeitos genéticos aditivos e de ambiente permanente se mostraram dependentes da idade do animal. Assim, o modelo que empregou funções contínuas na descrição desses dois efeitos foi o que mais se adequou aos dados. Os RRM permitiram estimar valores genéticos e componentes de variância referentes ao peso, a qualquer idade do período de crescimento considerado, e forneceram parâmetros úteis às avaliações genéticas de bovinos de corte. Contudo, as limitações computacionais ainda restringem a aplicação de funções mais complexas na determinação dos efeitos aleatórios, principalmente de grandes arquivos de dados.

Palavras-chave: bovinos de corte, crescimento, modelos de regressão aleatória, parâmetros genéticos.

Random Regression Models to Estimate Genetic Growth Parameters of Young Tabapuã Beef Cattle

Abstract – A total of 66,430 body weight measured at ages ranging from 365 to 650 days on 28,234 Tabapuã beef cattle born from 1975 to 1997 and raised under Brazilian pasture conditions **was** used to evaluate the application of random regression models (RRM). Linear Legendre polynomials were used to describe random effects. Likelihood ratio test was used to compare the animal models. Repeatability model was inappropriate to evaluate the current data file since additive genetic and permanent environmental effects were dependent of the age of animal. Therefore the model that used continuous functions to describe these two effects had the most adequate fit. RRM estimated breeding values and variance components for any pair of ages within the considered period, and provided additional useful parameters to beef cattle genetic evaluation. However, computing limitations still restrict the application of more complex functions on describing random effects mainly for large data files.

Key Words: beef cattle, genetic parameters, growth, random regression models.

Introdução

As terminologias "dados longitudinais" ou "medidas repetidas" são empregadas para definir um conjunto de observações provenientes de várias medições tomadas, ao longo do tempo, no mesmo indivíduo. Mencionam-se, como exemplo típico, os pesos corporais de um animal, medidos em diferentes idades. Na literatura estatística existem várias técnicas para análise de dados longitudinais (DIGGLE et al., 1994).

Os modelos de repetibilidade têm sido aplicados em avaliações genéticas de certos conjuntos de dados longitudinais, como produções de leite (WIGGANS et al., 1988) e características reprodutivas de suínos (PIRES et al., 2000). Entretanto, esses modelos admitem que as variâncias, genéticas e não-genéticas, sejam constantes ao longo do tempo, o que pode não ser adequado a determinados períodos de crescimento.

As análises de curvas de crescimento são outras formas de investigação de dados longitudinais. Em melhoramento animal, alguns pesquisadores (e.g., MEYER, 1995, e KAPS et al., 2000) utilizaram as estimativas dos parâmetros das curvas de crescimento de cada animal na avaliação de variâncias genéticas e heritabilidades. A estimação das curvas individuais, na primeira etapa desses trabalhos, não considerou o relacionamento existente entre os animais, além de exigir número mínimo de pesagens por animal.

SCHAEFFER e DEKKERS (1994) propuseram a utilização de um modelo animal que continha coeficientes de regressão aleatórios (HENDERSON JR., 1982; LAIRD e WARE, 1982), associados às curvas individuais. A única diferença entre esses Modelos de Regressão Aleatória (RRM) e os tradicionais modelos animais está na inclusão de colunas de covariáveis nas matrizes de delineamentos dos efeitos aleatórios, em substituição às colunas de zero e um. Dessa forma, o sistema de equações fica bem mais denso, o que traz algumas limitações computacionais. Por outro lado, os RRM consideram que as variâncias podem ser alteradas em decorrência do tempo, além de permitir a estimação de curvas de crescimento individuais que consideram o parentesco entre os animais e aproveitam as informações dos animais com apenas uma pesagem.

Em bovinos de corte, os parâmetros dos RRM têm sido estimados por métodos bayesianos, como a amostragem de Gibbs (VARONA et al., 1997; GRIGNOLA et al., 1998), e por metodologias de máxima verossimilhança restrita (REML) (MEYER e HILL, 1997; MEYER 1999). A implementação dos procedimentos bayesianos é mais simples e requer menos memória, porém ainda não está bem estabelecido o número de iterações necessárias para produzir boas estimativas "a posteriori". O número de iterações pode ser muito grande, o que demandaria longo tempo de análise, quando o modelo tiver muitos parâmetros e se o conjunto de dados for numeroso (MISZTAL et al., 2000).

Os métodos livres de derivadas (SMITH e GRASER, 1986 e GRASER et al., 1987), empregados para obtenção de estimativas REML de modelos animais, apresentam desvantagens em relação aos que usam derivadas, quando os modelos são muito parametrizados (MISZTAL, 1994). Assim, na análise de RRM, tem-se optado pela utilização dos métodos que empregam primeiras derivadas, mediante algoritmo de maximização da esperança (EM) (DEMPSTER et al., 1977), e segundas derivadas, pela implementação da "informação média" (AI) (JOHNSON e THOMPSON, 1995).

Os algoritmos AI-REML costumam convergir mais rapidamente que os algoritmos EM-REML; entretanto, os primeiros são mais complexos e a velocidade de convergência pode ser comprometida quando as matrizes de AI são não-positivas definidas (MISZTAL, 1999b).

Segundo FOULLEY et al. (2000), o algoritmo EM apresenta boa flexibilidade de aplicação em grande variedade de modelos, o que permite aumentar a utilidade dos RRM, que podem ser empregados para estudar a heterogeneidade de variâncias, causadas por variações temporais ou não. Dessa forma, este trabalho buscou avaliar a utilização dos RRM na obtenção de estimativas EM-REML de parâmetros genéticos de pesos corporais, medidos em bovinos da raça Tabapuã, cujas idades variavam de 365 a 650 dias.

Materiais e Métodos

Dados

As análises foram realizadas em 28.234 bovinos com 66.430 pesos corporais, medidos entre as idades de 365 e 650 dias, da raça Tabapuã, nascidos no Brasil, entre 1975 e 1997, e criados em regime de pasto. Os animais apresentavam até três observações, e o intervalo médio entre as pesagens foi de 90 dias.

O arquivo de pedigree totalizou 38.446 animais, sendo identificados 719 touros e 12.464 vacas com observações nas progênes. Os dados foram cedidos pela Embrapa Gado de Corte (CNPGC), Campo Grande, MS.

As médias gerais de machos e fêmeas e a distribuição dos dados, em relação às idades em meses (idade em dias/30,5), estão apresentadas na Figura 1.

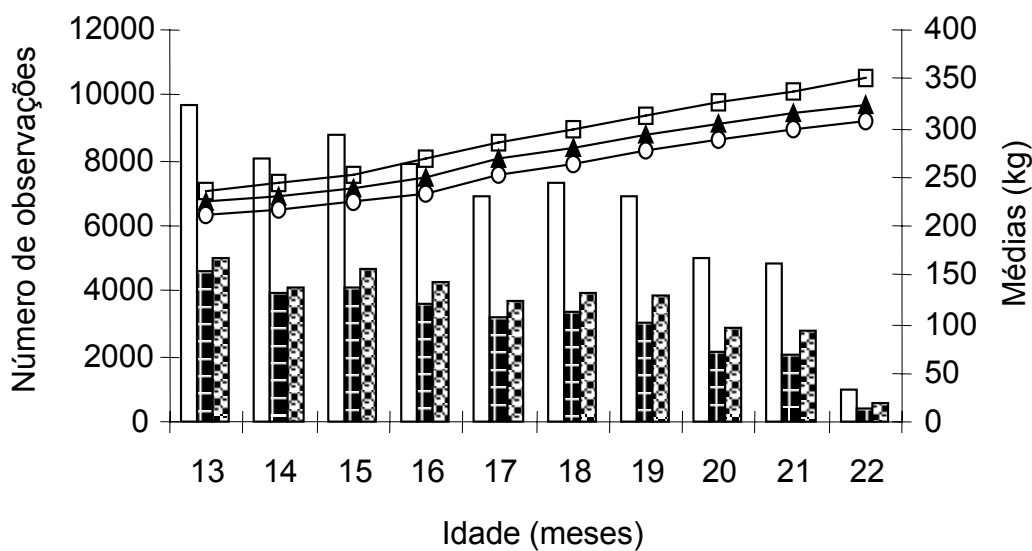


Figura 1 - Número de observações totais (colunas em branco) de machos (colunas quadriculadas) e de fêmeas (colunas com círculos) e médias gerais (linhas com triângulo) de machos (linhas com quadrado) e de fêmeas (linhas com círculos).

Modelos de regressão aleatória

Todos os modelos avaliados tiveram como efeitos fixos os grupos contemporâneos, as funções polinomiais quadráticas para idade da vaca no dia da pesagem e as curvas de crescimento médias de machos e fêmeas. Os 3.045 grupos contemporâneos foram formados pela combinação de sexo, fazenda, mês e ano da pesagem. Assim, cada observação y_{ij} , (i.e., o peso corporal j , do animal i) foi associada a um conjunto de efeitos fixos, representado por F_{ij} .

Os efeitos aleatórios foram representados por funções contínuas, cujas covariáveis foram compostas por polinômios de Legendre. Essas funções são ortogonais e normalizadas, razão por que, segundo POOL e MEUWISSEN (1999), conduzem à melhor convergência das análises e à melhor acurácia dos resultados.

Cada polinômio k (i.e., para intercepto, $k = 0$; efeito linear, $k = 1$; efeito quadrático, $k = 2 \dots$) foi definido pela seguinte fórmula (ABRAMOWITZ e STEGUN, 1965):

$$\phi_k(a_{ij}^*) = \frac{1}{2^k} \sqrt{\frac{2k+1}{2}} \sum_{m=0}^{\lfloor k/2 \rfloor} (-1)^m \binom{k}{m} \binom{2k-2m}{k} (a_{ij}^*)^{k-2m},$$

em que a idade (em dias) do animal i , para o peso j observado, foi padronizada da seguinte maneira: $a_{ij}^* = 2(a_{ij} - a_{min}) / (a_{max} - a_{min}) - 1$, tal que a_{min} e a_{max} são, respectivamente, a primeira (365) e a última (650) idade do intervalo considerado, e os colchetes, $\lfloor \cdot \rfloor$, sobre o somatório indicam que o número em seu interior é arredondado para baixo, considerando o valor inteiro mais próximo.

Admitindo-se que $\alpha_{u_{ik}}$ e $\alpha_{c_{ik}}$ sejam os coeficientes de regressão dos efeitos aleatórios genético aditivo e permanente de ambiente, respectivamente, referentes ao polinômio k , do animal i , os modelos de regressão aleatória empregados foram

$$y_{ij} = F_{ij} + \sum_{k=0}^{o_u-1} \alpha_{u_{ik}} \phi_k(a_{ij}^*) + \sum_{k=0}^{o_c-1} \alpha_{c_{ik}} \phi_k(a_{ij}^*) + \varepsilon_{ij}, \quad (1)$$

em que ε_{ij} é o resíduo aleatório (ou efeito de ambiente temporário), associado a cada observação, e y_{ij} , o_u e o_c são as ordens de ajuste das funções.

Quando o_u ou o_c era igual a um, preferiu-se utilizar as matrizes de incidências normais, com apenas valores de zero e um. Assim, se $o_u = o_c = 1$, o modelo (1) é equivalente ao modelo de repetibilidade:

$$y_{ij} = F_{ij} + u_i + c_i + \varepsilon_{ij}, \quad (2)$$

em que u_i e c_i são, respectivamente, efeito genético aditivo e efeito permanente de ambiente do animal i .

Equações de modelos mistos

Tomando-se todas as observações em conjunto, a equação (1) pode ser escrita, na notação seguinte matricial, por

$$y = Xb + Z_u \alpha_u + Z_c \alpha_c + \varepsilon, \quad (3)$$

em que y é um vetor dos N pesos corporais, medidos em N_O animais; b é o vetor de efeitos fixos; α_u e α_c são os vetores de coeficientes de regressão aleatórios para efeitos genéticos aditivos e de ambiente permanente, respectivamente, cujas dimensões são $(o. \times N_A)$ e $(o. \times N_O)$, sendo N_A o número de total de animais do arquivo de pedigree, o qual incluiu os pais que não possuem observações; X , Z_u e Z_c , matrizes de delineamento que conectam b , α_u e α_c às observações; e ε , vetor de N erros aleatórios associados às observações.

A variância de y é dada por

$$\text{Var}(y) = Z_u (A \otimes K_u) Z_u' + Z_c (I_{N_O} \otimes K_c) Z_c' + E,$$

em que A é a matriz de relacionamento genético aditivo; I_{N_O} , matriz identidade de ordem N_O ; K_u e K_c , matrizes de (co)variâncias entre coeficientes de regressão aleatória dos efeitos genéticos aditivos e permanente de ambiente, respectivamente; e E , matriz de (co)variâncias residuais (ou dos efeitos temporários ambiente). As matrizes K_u e K_c são também conhecidas como matriz de coeficientes das funções de covariâncias, e seus elementos podem ser empregados para estimar covariâncias entre qualquer par de idades.

O sistema de equações de modelos mistos (MME), para os RRM empregados nas análises, foi a seguinte:

$$\begin{bmatrix} X'X & X'Z_u & X'Z_c \\ Z_u'X & Z_u'Z_u + A^{-1} \otimes K_u^{-1} \sigma_\varepsilon^2 & Z_u'Z_c \\ Z_c'X & Z_c'Z_u & Z_c'Z_c + I \otimes K_c^{-1} \sigma_\varepsilon^2 \end{bmatrix} \begin{bmatrix} b \\ \alpha_u \\ \alpha_c \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} X'y \\ Z_u'y \\ Z_c'y \end{bmatrix}.$$

Estimadores EM-REML

Admitiu-se que os resíduos eram independentes e homogêneos (i.e., $E = I\sigma_\varepsilon^2$); assim, o logaritmo da função de verossimilhança restrita do modelo (3) foi calculado pela seguinte equação:

$$\begin{aligned} \ln L = -\frac{1}{2} & \left[\text{constante} + N \ln |Z_c K_c Z_c' + I \sigma_\varepsilon^2| \right. \\ & \left. + N_A \ln |K_u| + \ln |C| + y' P y + N_A \ln |Z_u Z_u'| + \ln |A| \right], \end{aligned}$$

em que $P = V^{-1} - V^{-1}X(X'V^{-1}X)^{-1}X'V^{-1}$ e C é a matriz de coeficientes das MME, cuja inversa generalizada é representada por

$$C^{-} = \begin{bmatrix} C^{X'X} & C^{X'Z_u} & C^{X'Z_c} \\ C^{Z_u'X} & C^{Z_u'Z_u} & C^{Z_u'Z_c} \\ C^{Z_c'X} & C^{Z_c'Z_u} & C^{Z_c'Z_c} \end{bmatrix}.$$

As variâncias e covariâncias dos modelos utilizados foram obtidas por meio do programa REMLF90 (MISZTAL, 1999a), que utiliza a metodologia de máxima verossimilhança restrita (REML) e o algoritmo de Maximização da Esperança (EM), com processo de aceleração da convergência. A fórmula de Aitken,

$$x^{(\infty)} = \frac{x^{(i)} + [x^{(i+1)} - x^{(i)}]}{1 - \alpha_i},$$

em que $\alpha_i = [x^{(i+2)} - x^{(i)}]/[x^{(i+1)} - x^{(i)}]$, que é utilizada na aceleração do processo de obtenção das estimativas $x(\cdot)$, quando os alfas são similares em uma série de iterações i . Admitiu-se que a convergência era atingida quando o quadrado das diferenças relativas entre estimativas consecutivas era menor que 10^{-9} .

Foram empregados os seguintes estimadores:

$$a) \quad \hat{\sigma}_\varepsilon^{2(l+1)} = \frac{(y' y - \hat{b}^{(l)'} X' y - \hat{\alpha}_u^{(l)'} Z_u' y - \hat{\alpha}_c^{(l)'} Z_c' y)}{N - r(X)},$$

em que N é o número de observações, e $r(X)$, o posto da matriz X ;

$$b) \quad \hat{K}_{u_{ij}}^{(l+1)} = \frac{(\hat{\alpha}_{u_i}^{(l)} A^{-1} \hat{\alpha}_{u_j}^{(l)} + \text{tr}(A^{-1} C^{ij})) \hat{\sigma}_\varepsilon^{2(l)}}{N_A},$$

em que $\hat{K}_{u_{ij}}$ é o estimador do elemento da linha i e da coluna j , da matriz K_u ; tr é o operador “traço de”; e C^{ij} é o elemento da linha i e da coluna j , da matriz C ;

$$c) \quad \hat{K}_{c_{ij}}^{(l+1)} = \frac{(\hat{\alpha}_{c_i}^{(l)} \hat{\alpha}_{c_j}^{(l)} + \text{tr}(C^{Z_c Z_c})) \hat{\sigma}_\varepsilon^{2(l)}}{N_o},$$

em que $\hat{K}_{c_{ij}}$ é o estimador do elemento da linha i e da coluna j , da matriz K_c ; e $C^{Z_c Z_c}$ é a submatriz referente aos efeitos de ambiente permanente da matriz C .

Comparação dos modelos

Empregou-se o teste da razão de verossimilhança (LR) para verificar se a inclusão de um novo parâmetro provocou aumento significativo no ajuste do modelo. Assim, para comparar o modelo i , que contém um parâmetro adicional, a outro modelo j , no qual este parâmetro não estava presente, utilizou-se a estatística do teste da razão de verossimilhança (RAO, 1973), dada por

$$LR_{ij} = 2 \ln L_i - 2 \ln L_j,$$

em que $\ln L_i$ é o logaritmo da função que maximiza a verossimilhança restrita do modelo i .

Para rejeitar a hipótese de nulidade do parâmetro adicional, o valor calculado de LR_{ij} foi comparado ao valor da tabela de qui-quadrado (χ_{tab}^2) com um grau de liberdade, a 5% de significância.

Resultados e Discussão

Na Tabela 1 encontram-se os valores relacionados com os logaritmos das verossimilhanças restritas ($\ln L$) e estimativas da variância residual (ambiente temporário) dos modelos estudados. Ao aplicar o teste da razão de verossimilhança (LR), observou-se que a inclusão de funções lineares na descrição dos efeitos aleatórios aumentou, significativamente, o ajuste dos modelos, visto que as diferenças entre os valores de $\ln L$ foram sempre maiores que os valores tabelados. Portanto, o modelo de repetibilidade mostrou-se inadequado às avaliações genéticas dos pesos corporais de bovinos Tabapuã com 365 a 650 dias de idades, criados em regime de pasto.

Observou-se que houve considerável redução da variância residual apenas com a inclusão de uma função linear na descrição do efeito permanente de ambiente (Modelo Legendre₁₂) e que a inclusão adicional da função linear, para efeito genético aditivo (Modelo Legendre₂₂), provocou redução bem mais modesta. Esses resultados indicam ocorrência de certa heterogeneidade de variâncias entre as idades, que pode ser levada em consideração em alguns estudos, principalmente quando se avaliam longos períodos de crescimento (MEYER, 1999).

Tabela 1 - Logaritmos da verossimilhança restrita ($\ln L$) e estimativas da variância residual ($\hat{\sigma}_\varepsilon^2$) dos modelos

Modelo ¹	Efeito Aleatório		- 2 $\ln L$	$\hat{\sigma}_\varepsilon^2$
	Genético Aditivo	Permanente de Ambiente		
Repetibilidade	Constante	Constante	462254,10	220,95
Legendre ₁₂	Constante	Linear	458169,48	143,02
Legendre ₂₁	Linear	Constante	457625,50	147,24
Legendre ₂₂	Linear	Linear	457334,71	142,61

¹ Legendre_{ij} significa que o modelo teve polinômios de ordens de ajuste i , para efeito genético aditivo, e j , para efeito permanente de ambiente.

Tanto o efeito genético aditivo quanto o efeito permanente de ambiente mostraram ser funções da idade do animal. Dessa forma, as funções contínuas devem ser consideradas nos modelos animais de certos períodos de crescimento. O comportamento das variâncias genéticas aditivas, variâncias permanentes de ambiente e heritabilidades, estimadas pelos quatro modelos ao longo dos períodos, é apresentado na Figura 2.

Quando foi empregado o modelo que incluía apenas uma função contínua no efeito permanente de ambiente (Legendre₁₂) ou no efeito genético aditivo (Legendre₂₁), observou-se que, além da redução da variância temporária de ambiente (Tabela 2), ocorria transferência de certa porção das variâncias entre os efeitos permanentes de ambiente e genéticos aditivo, o que mostra que certa confusão pode ocorrer se apenas uma função contínua for considerada.

Valores bem baixos ou bem altos foram encontrados nas últimas idades, quando se estimaram as heritabilidades pelo modelo Legendre₁₂ ou pelo modelo Legendre₂₁, respectivamente. A maior estabilidade dos valores estimados para heritabilidade ao longo do período, pelo modelo que considerou uma função contínua para efeito permanente de ambiente e outra para efeito genético aditivo (Legendre₂₂), parece ser biologicamente mais coerente. As estimativas deste último modelo foram sempre superiores aos valores encontrados pelo modelo de repetibilidade, o que indica a possibilidade de obtenção de maiores ganhos genéticos com aplicação de RRM.

Embora tenham sido empregadas apenas funções lineares, as trajetórias das variâncias não são descritas por retas, uma vez que as funções de covariâncias (CF) apresentam um termo referente ao quadrado das idades. As CF podem ser empregadas para estimar as (co)variâncias entre qualquer par de idades padronizadas (e.g., a_i^* , a_m^*), e as funções estimadas pelo modelo Legendre₂₂, para os efeitos genéticos aditivos e permanentes de ambiente, são, respectivamente (KIRKPATRICK et al., 1990),

$$\text{Cov}(u_i, u_m) = 262,3850 + 83,7299 (a_i^* + a_m^*) + 121,6140 (a_i^* a_m^*) \text{ e}$$

$$\text{Cov}(c_i, c_m) = 395,2600 + 108,8767 (a_i^* + a_m^*) + 104,5725 (a_i^* a_m^*).$$

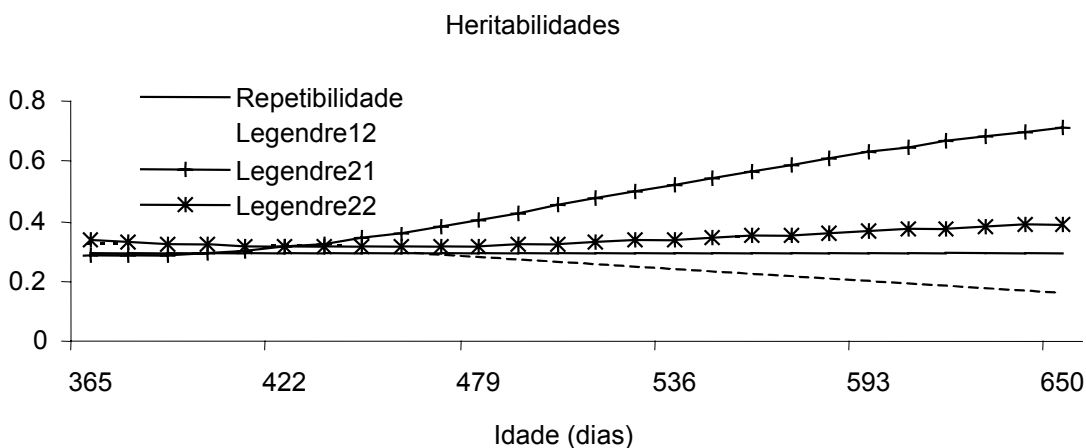
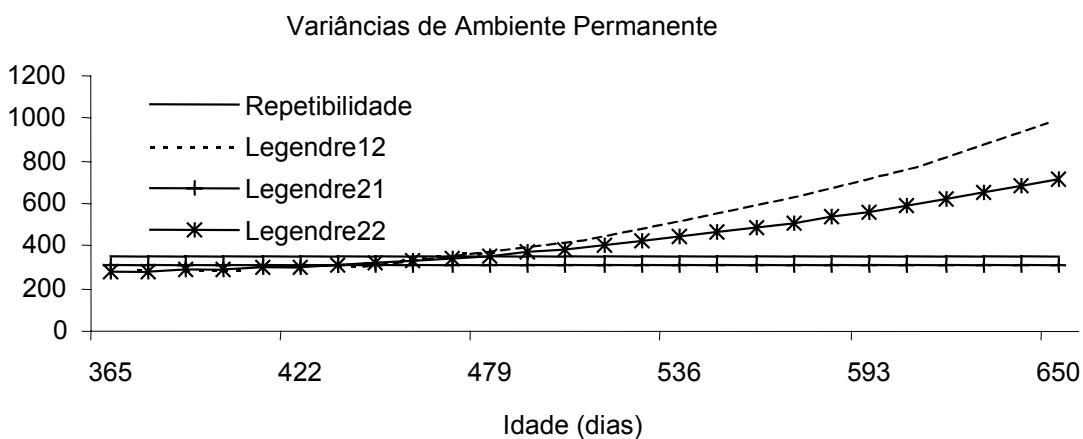
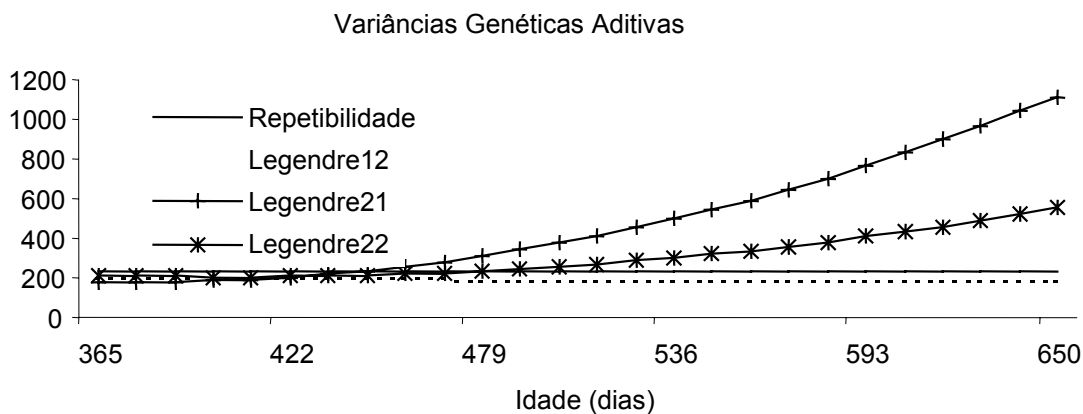


Figura 2 - Comportamento das variâncias genéticas aditivas (V_a), das variâncias permanentes de ambiente (V_c) e das heritabilidades (h^2), estimadas pelos modelos de repetibilidade (—), Legendre₁₂ (---), Legendre₂₁ (-+-) e Legendre₂₂ (-*-).

Tabela 2 - Estimativas de (co)variâncias genéticas aditivas e permanentes de ambiente, correlações genéticas e fenotípicas e heritabilidades, estimadas pelas CF do modelo Legendre₂₂

Idade (dias)	Idade (dias)					
	365	422	479	536	593	650
Variâncias (<u>diagonal</u>), covariâncias (acima da diagonal) e correlações genéticas aditivas (abaixo da diagonal)						
365	<u>216,5391</u>	201,3855	186,2319	171,0783	155,9246	140,7710
422	0,9542	<u>205,6901</u>	209,9947	214,2993	218,6040	222,9086
479	0,8278	0,9577	<u>233,7576</u>	257,5204	281,2833	305,0461
536	0,6704	0,8616	0,9713	<u>300,7415</u>	343,9626	387,1837
593	0,5255	0,7559	0,9123	0,9836	<u>406,6420</u>	469,3213
650	0,4074	0,6619	0,8496	0,9507	0,9911	<u>551,4589</u>
Variâncias (<u>diagonal</u>) e covariâncias (acima da diagonal) permanentes de ambiente e correlações fenotípicas (abaixo da diagonal)						
365	<u>282,0791</u>	283,8008	285,5224	287,2441	288,9658	290,6875
422	0,7512	<u>302,2540</u>	320,7073	339,1606	357,6139	376,0672
479	0,6885	0,7689	<u>355,8922</u>	391,0771	426,2620	461,4469
536	0,6079	0,7289	0,8051	<u>442,9936</u>	494,9101	546,8266
593	0,5267	0,6772	0,7838	0,8447	<u>563,5582</u>	632,2062
650	0,4535	0,6250	0,7539	0,8350	0,8789	<u>717,5859</u>
Heritabilidades						
	0,3377	0,3162	0,3192	0,3393	0,3654	0,3906

Os valores 262,385 e 395,26, referentes aos interceptos, correspondem às variâncias genéticas aditivas e permanentes de ambiente, respectivamente, do peso corporal, aos 507,5 dias de idade (idade central).

Analogamente, os valores 121,614 e 104,5725, dos últimos termos, podem ser interpretados com sendo as variâncias da taxa de crescimento, que produz um valor de heritabilidade de 0,54, admitindo-se homocedasticidade dos resíduos. Portanto, podem-se esperar ganhos genéticos consideráveis com a seleção para taxa de crescimento, uma vez que os valores genéticos desses parâmetros são disponibilizados pelos RRM. A partir das soluções do sistema de equações de modelos mistos, podem-se estimar curvas de crescimento individuais para cada animal do arquivo de pedigree.

VARONA et al. (1997) estimaram valores de 0,44, 0,47 e 0,45, respectivamente, para média, moda e mediana, "a posteriori", da heritabilidade do coeficiente de regressão linear de dados de pesos de bovinos da raça espanhola Pirenaica, com 100 a 300 dias de idade.

Os valores dos termos intermediários (83,7299 e 108,8767), que se referem às covariâncias entre peso aos 507,5 dias de idade e taxa de crescimento, permitiram estimar as correlações genéticas ($r_G = 0,4687$) e fenotípicas ($r_P = 0,4527$). O valor positivo da correlação genética indica que a seleção de animais mais pesados também provoca ganhos genéticos nas taxas de crescimento, e vice-versa. Entretanto, a utilização de índices de seleção pode alterar a forma (inclinação) das curvas de crescimento.

Com as CF, podem-se estimar superfícies de (co)variâncias para os efeitos genéticos aditivos e de ambiente permanente (Figura 3), ilustrando a abrangência das CF em todo o intervalo considerado.

Na Tabela 2 encontram-se estimativas de (co)variâncias genéticas aditivas, (co)variâncias permanentes de ambiente e heritabilidades em seis idades equidistantes entre si. Os valores estimados são semelhantes aos obtidos no artigo anterior, para pesos ajustados às idades-padrão encontradas. Contudo, neste trabalho, as estimativas de heritabilidades são levemente menores, em algumas idades, atribuídas, provavelmente, à inclusão do efeito de ambiente permanente, que pode ter absorvido parte da variância genética considerada no primeiro trabalho.

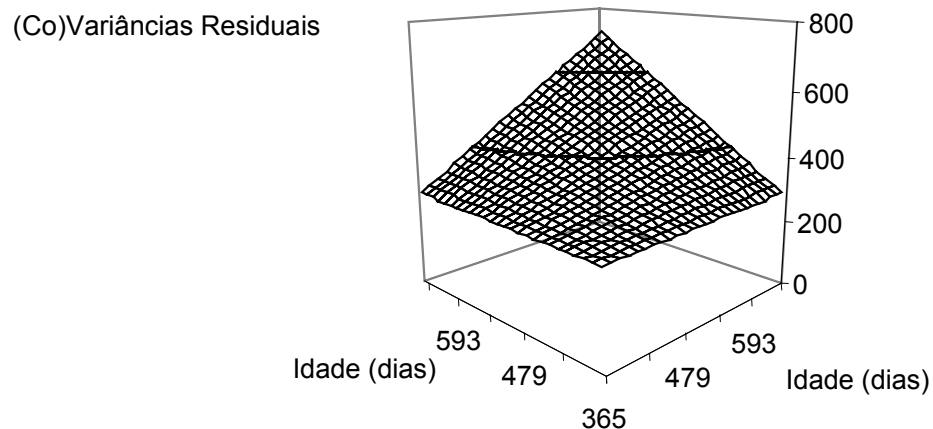
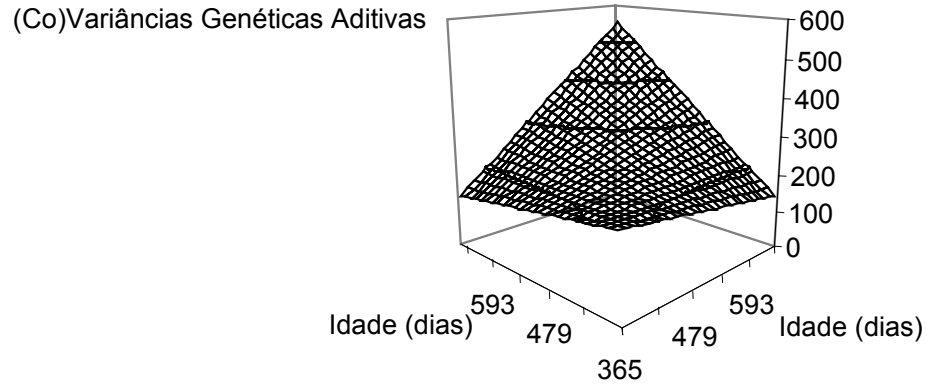


Figura 3 - Superfícies das (co)variâncias genéticas aditivas e permanentes de ambiente, estimadas pelo modelo Legendre²².

Os RRM também estimaram correlações genéticas e fenotípicas menores e com quedas mais acentuadas quando as idades se distanciavam. A utilização da mesma observação intermediária no cálculo de pesos ajustados a idades-padrão consecutivas de alguns animais pode ter sido a causa das maiores correlações encontradas nos trabalhos em que se analisaram dados ajustados.

Em razão das limitações computacionais, foram analisados apenas os modelos que incluíam as funções de ordem de ajuste igual a dois, ou seja, funções lineares para efeitos genéticos aditivos e efeitos permanentes de ambiente. O sistema de equações deste modelo tinha 133.360 equações referentes aos efeitos aleatórios, sendo $2 \times N_A$, efeitos genéticos aditivos, e $2 \times$

N_O , efeitos permanentes de ambiente ($N_A = 38.446$ animais no arquivo de pedigree e $N_O = 28.234$ animais com observação). A convergência foi atingida com cerca de 200 iterações, sendo o tempo gasto em cada iteração maior que duas horas, em um microcomputador de velocidade de processamento igual a 300 MHz e com 320 Mbytes de memória de acesso aleatório (RAM). A inclusão de polinômios de ordens superiores aumenta o tempo de computação em forma não-linear (e.g., quadrática ou exponencial), dado o aumento do número de equações. A alta correlação entre os coeficientes pode atrasar, ainda mais, o processo de convergência.

Nos trabalhos em que se estimam parâmetros genéticos por meio de RRM, a limitação computacional ainda restringe o número de observações (animais e pesos) e a ordem das funções contínuas dos efeitos aleatórios. Em trabalhos realizados com bovinos de corte, utilizaram-se menos de 1000 animais (GRIGNOLA et al., 1998; MEYER e HILL, 1998; MEYER, 1999; VILLALBA et al., 2000) ou adotaram-se funções polinomiais simples (VARONA et al., 1997).

VARONA et al. (1997), ao avaliarem 5.050 pesos corporais de 3.467 animais com idades de 100 a 300 dias, utilizaram apenas polinômios lineares. Por volta dos 300 dias de idade, foram observados comportamentos não-lineares entre as médias de pesos em relação às idades. Mesmo assim, as informações provenientes dos coeficientes de regressão aleatória foram empregadas para ilustrar o potencial da utilização de RRM. VILLALBA et al. (2000), para obterem altos graus de ajustamento das curvas de crescimento pré-desmame (do nascimento aos 150 dias de idade), utilizaram um RRM com polinômio quadrático na descrição da curva de crescimento média (efeito fixo) e polinômios lineares na determinação dos efeitos genéticos animais.

Funções lineares também foram suficientes na descrição das (co)variâncias genéticas do peso corporal de vacas em lactação, avaliadas durante 25 (KOENEN e VEERKAMP, 1998) e 15 semanas (VEERKAMP e THOMPSON, 1999). Entretanto, MEYER (1999) usou funções cúbicas para descrever as (co)variâncias genéticas do peso de vacas de corte, de 2 a 10 anos de idade. A aplicação dessas funções mais parametrizadas somente foi possível porque se tratava de avaliações de número de animais relativamente pequeno (menor que 1000).

Recentemente, algoritmos eficientes vêm sendo propostos na aplicação dos RRM em grandes arquivos de dados (STRANDEN e LIDAUER, 1999; LIDAUER et al., 1999; GENGLER et al., 2000).

Por tratar-se de um período relativamente curto e em que, provavelmente, os animais já superaram o desgaste provocado pelo desmame, acredita-se que as funções lineares descreveram, adequadamente, as variações dos efeitos aleatórios sobre o peso corporal de bovinos, uma vez que uma curva quadrática média foi considerada para os animais de cada sexo. Além disso, as funções lineares são mais facilmente interpretadas.

Apesar de a análise do ganho de peso também medir a taxa de crescimento linear, a utilização de funções lineares, por meio de RRM, apresenta a vantagem de incorporar informações de animais com uma ou mais de duas observações, além de fornecer maior flexibilidade em relação aos parâmetros que podem ser empregados como critérios de seleção. Assim, podem-se selecionar animais com peso mínimo em qualquer idade e com expressivas taxas de crescimento.

Conclusões

Os efeitos genéticos aditivos e permanentes de ambiente dependem da idade do animal. Assim, modelos que não utilizam funções contínuas na descrição desses efeitos aleatórios são inadequados para avaliar o peso corporal de bovinos com idades entre 365 e 650 dias.

A taxa de crescimento dos animais, estimada por meio dos coeficientes aleatórios das regressões lineares de cada animal, apresentou heritabilidade de 0,54, e correlação genética, com peso aos 507,5 dias, de 0,47.

Em análises de longos períodos de crescimento, devem-se considerar funções mais complexas que as empregadas neste trabalho; entretanto, ainda existem limitações computacionais na aplicação de modelos muito parametrizados, principalmente quando o número de dados é extenso.

Agradecimentos

Os responsáveis por este trabalho agradecem ao professor Ignacy Misztal e ao pesquisador Shogo Tsuruta, da *University of Georgia*, EUA, por viabilizarem a utilização do programa REMLF90 e por suas valiosas sugestões e comentários.

Referências Bibliográficas

- ABRAMOWITZ, M., STEGUN, I. A., 1965. *Handbook of mathematical functions*. Dover, New York.
- CNPGC. 2000. Sumário das raças zebuínas de corte – 1999 MA/ABCZ/EMBRAPA. Disponível em: <http://www.cnpgc.embrapa.br>. Acessado em 12/03/2000.
- DEMPSTER, A. P., LAIRD, N. M., RUBIN, D. B. 1977. Maximum likelihood from incomplete data via the EM algorithm. *J. Roy. Statist. Soc., Ser. B.*, 39:1-38.
- DIGGLE, P. J., LIANG, K. Y., ZEGER, S. L. 1994. *Analysis of longitudinal data*. Oxford University Press, New York.
- FOULLEY, J. L., JAFFREZIC, F., ROBERT-GRANIÉ, C. 2000. EM-REML estimation of covariance parameters in Gaussian mixed models for longitudinal data analysis. *Genet. Sel. Evol.*, 32:129-141.
- GENGLER, N., TIJANI, A., WIGGANS, G. R. 2000. Use of sequential estimation of regression and effects on regressions to solve large multitrait test-day models. *J. Dairy Sci.*, 83(Febr.). Online. Disponível em <http://www.adsa.org/jds/papers/2000/online/JDS9162.htm>. Acessado em 20/03/2000.
- GRASER, H. S., SMITH, S. P., TIER, B. 1987. A derivative-free approach for estimating variance components in animal models by restricted maximum likelihood. *J. Anim. Sci.*, 64: 1362-1370.
- GRIGNOLA, F. E., JAMROZIK, J., VARONA, L., et al. 1998. A random regression approach to estimate variance components for longitudinal records in beef cattle via Gibbs sampling. *J. Anim. Sci.*, 76(suppl. 1):57(Abstr.).
- HENDERSON Jr., C.R. 1982. Analysis of covariance in the mixed model: higher-level, nonhomogeneous, and random regressions. *Biometrics*, 38:623-640.
- JOHNSON, D. L., THOMPSON, R. 1995. Restricted maximum likelihood estimation of variance components for univariate animal models using sparse matrix techniques and average information. *J. Dairy Sci.*, 78:449-456.
- KAPS, M., HERRING, W. O., LAMBERSON, W. R. 2000. Genetic and environmental parameters for traits derived from the Brody growth curve and their relationship with weaning weight in Angus cattle. *J. Anim. Sci.*, 78: 1436-1442.
- KIRKPATRICK, M.; LOFSVOLD, D., BULMER, M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics*, 124: 979-993.

- KOENEN, E. P. C., VEERKAMP, R. F. 1998. Genetic covariance functions for live weight, condition score, and dry-matter intake measured at different lactation stages of Holstein Friesian heifers. *Livest. Prod. Sci.*, 57:67-77
- LAIRD, N. M.; WARE, J. H. 1982. Random effects models for longitudinal data. *Biometrics*, 38:963-974.
- LIDAUER, M., STRANDÉN, I., MÄNTYSAARI, E. A., et al. 1999. Solving large test-day models by iteration on data and preconditioned conjugate gradient. *J. Dairy Sci.*, 82:2788-2796.
- MEYER, K. 1995. Estimates of genetic parameters for mature weight of Australian beef cows and its relationship to early growth and skeletal measures. *Livest. Prod. Sci.*, 44: 125-137.
- MEYER, K. 1999. Estimates of genetic and phenotypic covariance functions for postweaning growth and mature weight of beef cows. *J. Anim. Breed. Genet.*, 116(3):181-203.
- MEYER, K.; HILL, W. G. 1997. Estimation of genetic and phenotypic covariance functions for longitudinal or 'repeated' records by restricted maximum likelihood. *Livest. Prod. Sci.*, 47: 185-200.
- MISZTAL, I. 1994. Comparison of computing properties of derivative and derivative-free algorithms in variance-component estimation by REML. *J. Anim. Breed. Genet.*, 111:346-355.
- MISZTAL, I. 1999a. Computer Strategies Applied to Animal Breeding. In: Simpósio Internacional de Genética e Melhoramento Animal, 1999, Viçosa, MG. *Anais...*, Viçosa:UFV, p. 1-19.
- MISZTAL, I. 1999b. REMLF90 Manual. <ftp://nce.ads.uga.edu/pub/ignacy/blupf90/>. (Acessado em janeiro de 1999).
- MISZTAL, I., STRABEL, T., JAMROZIK, J. et al. 2000. Strategies for estimating the parameters needed for different test-day models. *J. Dairy Sci.*, 83:1125-1134.
- PIRES, A. V., LOPES, P. S., TORRES, R. A. et al. 2000. Avaliação de Modelos para Estimação de Componentes de (Co)variância em Características Reprodutivas de Suínos. *Rev. Bras. Zoot.* (submetido).
- POLL, M. H., MEUWISSEN, T. H. E. 1999. Prediction of dairy milk yields from a limited number of test days using test day models. *J. Dairy Sci.*, 82:1555-1564.
- RAO, C.R. *Linear statistical inference and its applications*. 2 Ed. New York: John Wiley & Sons, 1973. p. 417-420.
- SCHAEFFER, L. R.; DEKKERS, J. C. M. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. in: Proc. 5th World Congr. Genet. Appl. Livest. Prod., Guelph. *Proceedings...* vol. XVIII:443-446.

- SMITH, S. P., GRASER, H. S. 1986. Estimating variance components in a class of mixed models by restricted maximum likelihood. *J. Dairy Sci.*, 69:1156-1165.
- STRANDÉN, I., LIDAUER, M. 1999. Solving large mixed linear models using preconditioned conjugate gradient iteration. *J. Dairy Sci.*, 82:2788-2796.
- VARONA, L.; MORENO, C., GARCÍA CORTÉS, L. A., ALTARRIBA, J. 1997. Multiple trait genetic analysis of underlying biological variables of production functions. *Livest. Prod. Sci.*, 47: 201-209.
- VEERKAMP, R. F., THOMPSON, R. 1999. A covariance function for feed intake, live weight, and milk yield estimated using a random regression model. *J. Dairy Sci.*, 82:1565-1573.
- VILLALBA, D., CASASÚS, I., SANZ., A. et al. 2000. Prewaning growth curves in Brown Swiss and Pirenaica calves with emphasis on individual variability. *J. Anim. Sci.*, 78:1132-1140.
- WIGGANS, G. R., MISZTAL, I., VAN VLECK, L. D. 1988. Implementation of an animal model for genetic evaluation of dairy cattle in United States. Proceedings of animal model workshop, Edmonton, Alberta, *J. Dairy Sci.*, 71(suppl. 2):54-65.

RESUMO E CONCLUSÕES

Um arquivo com 255.181 pesos corporais de 41.415 bovinos da raça Tabapuã, nascidos nos anos de 1975 a 1997, foi empregado para avaliar o crescimento, nos dois primeiros anos de vida, de animais mantidos exclusivamente em regime de pasto.

Ao se avaliarem os efeitos fixos de sexo do animal e idade da vaca, verificou-se que ambos exerciam influência significativa nos pesos corporais. O efeito da idade da vaca era variável em decorrência da idade dos filhos. Assim, foi obtido melhor resultado ao se utilizarem modelos com funções polinomiais, em relação à idade da mãe no dia em que a medida foi realizada, que corresponde à idade da vaca no parto mais a idade do animal no dia de sua pesagem. Os modelos lineares polinomiais mostraram-se eficientes na estimação de trajetórias médias de crescimento, sendo os melhores resultados alcançados quando se adotaram curvas diferenciadas para machos e fêmeas. Por fim, concluiu-se que, na avaliação do crescimento nos dois primeiros anos, a parte fixa dos RRM pode ser bem representada por funções polinomiais de, pelo menos, segundo grau, para representar os efeitos da idade da vaca, e de polinômios de, pelo menos, terceiro grau, para as curvas médias de crescimento de machos e de fêmeas.

Mediante estimação das CF, a partir das estimativas de (co)variâncias dos pesos em idades-padrão, foi possível projetar superfícies de (co)variâncias que abrangessem todo o intervalo estudado. Adicionalmente, a análise das autofunções, associada aos autovalores das matrizes de coeficientes das CF,

revelou que a curva de crescimento dos dois primeiros anos de vida pode ser rapidamente alterada pela seleção. Entretanto, apenas as funções mais complexas estimaram (co)variâncias genéticas e residuais próximas às estimativas EM-REML de (co)variâncias às idades-padrão.

Mediante a utilização de RRM na avaliação dos pesos de bovinos com idades de 365 a 650 dias, observou-se que os efeitos genéticos aditivos e permanentes de ambiente foram dependentes da idade do animal. Além de permitir estimar CF genéticas e fenotípicas, os RRM forneceram parâmetros adicionais que podem ser empregados para selecionar padrões desejáveis de crescimento. Contudo, dadas as limitações computacionais, apenas funções lineares aleatórias foram avaliadas.

Quando as matrizes de (co)variâncias genéticas e fenotípicas, estimadas por pesos ajustados, estiverem disponíveis, a estimação de CF a partir dessas matrizes é computacionalmente bem menos exigente que a utilização de RRM. Dessa forma, a aplicação dessa metodologia em grandes volumes de dados e a utilização de funções mais complexas podem ser implementadas sem muito esforço computacional. Com isso, importantes informações poderiam ser obtidas de análises conjuntas de CF com duas ou mais características de dimensão infinita (e.g., peso corporal e circunferência escrotal). Outra vantagem desse método é que suas CF conduzem a estimativas bastante próximas dos valores estimados nas análises multicaracterísticas. Por outro lado, cabe ressaltar que os ajustes impostos à estimação de (co)variâncias em idades-padrão (ou constantes preestabelecidas) podem desvirtuar os reais parâmetros. Além disso, tendo em vista que, em geral, na fase preliminar, são realizadas apenas análises de pares de idades (bicaracterísticas), o viés atribuído à seleção de animais pode não ser adequadamente considerado.

A utilização de RRM na estimação da CF é teoricamente mais atrativa, pois permite melhor definição dos efeitos aleatórios (e.g., separa os efeitos permanentes e temporários de ambiente) e utiliza as informações obtidas diretamente das observações, sem que transformações arbitrárias sejam previamente feitas. Dessa forma, na avaliação do crescimento de bovinos de corte, a sua aplicação deve ser preferencialmente escolhida sempre que os recursos computacionais disponíveis possibilitarem a aplicação de modelos adequados.

Em análises de longos períodos de crescimento, pode-se requerer a aplicação de funções relativamente complexas. Assim, a segmentação em períodos mais curtos pode ser alternativamente empregada no estudo do crescimento de bovinos. Entretanto, certo período de amadurecimento ainda é necessário, antes da efetiva utilização dessa metodologia em avaliações genéticas de gado de corte. Outros tipos de funções contínuas e outros conjuntos de dados precisam ser testados. A estimação de CF revelou-se bastante útil na avaliação do crescimento de animais.

A popularização dos RRM/CF entre pesquisadores de melhoramento animal, que estão buscando implementar metodologias de análises mais eficientes, e a rápida evolução dos computadores estão tornando a aplicação dos RRM cada vez mais acessível. Dessa forma, acredita-se que esses modelos serão empregados na maioria das avaliações genéticas de gado de corte, num futuro próximo.