

# A Análise do Crescimento em Crocodilianos

CLARENCE L. ABERCROMBIE

Department of Biology,  
Wofford College  
Spartanburg, South Carolina 29303 USA  
Email: [abercrombicl@wofford.edu](mailto:abercrombicl@wofford.edu)

LUCIANO M. VERDADE

Laboratório de Ecologia Animal / ESALQ  
Universidade de São Paulo  
Cx.P. 09 Piracicaba, SP 13418-900 BRASIL  
Email: [lmv@esalq.usp.br](mailto:lmv@esalq.usp.br)

## Resumo

O estudo do crescimento de crocodilianos pode ser uma aventura fascinante e ao mesmo tempo cheia de armadilhas. Também do ponto de vista intelectual. A tentação de ajustar modelos matemáticos aos padrões biológicos do crescimento de crocodilianos tem iludido alguns pesquisadores iniciantes e afastado alguns especialistas mais experimentados. Este capítulo tenta abordar de forma simples as bases matemáticas do uso de modelos de crescimento, alertando sobre possíveis idiosincrasias da biologia de crocodilianos. Tentamos oferecer alternativas sobre o que um biólogo novato nesta área pode e, principalmente, algumas coisas que ele não deve fazer. Além de considerações amostrais, abordamos aspectos básicos dos modelos de crescimento de von Bertalanffy e da família de Richards. E suas possibilidades (e impossibilidades) de uso para crocodilianos. Por fim, sugerimos alternativas de teste de hipóteses em questões relativas à biologia do crescimento deste grupo fascinante através do uso dos modelos tratados e mostramos alguns padrões possíveis de relação entre taxa de crescimento e tamanho.

## Abstract

Modeling crocodilian growth can be a fascinating intellectual adventure. Nevertheless, it is full of small, technical pitfalls, and for that reason some researchers have avoided the enterprise entirely. This chapter presents relatively simple mathematical growth-models and suggests how they may be applied to crocodilians, despite a few idiosyncrasies in the biology of these fascinating animals. We offer suggestions about what new “croc” biologists should—and should not—do. After a brief discussion of sampling, we show some basic aspects of von Bertalanffy and Richards-family curves, focusing on their applicability to crocodilians. Then we present an F-test technique for evaluating hypotheses about model selection. Finally we ask readers to think about several possible patterns of relationship between growth rate and body size.

## 1. Introdução

Este não é um livro de receitas sobre como analisar crescimento em crocodilianos. Seria impossível fazermos sugestões sobre *como* você poderia examinar taxas de crescimento etc., sem saber *por que* você precisou estudá-las em primeiro lugar. Além disso, os dados que você coletou são apenas seus. Ninguém sabe mais sobre eles – as dificuldades para obter financiamento, os altos e baixos da maré numa noite de lua cheia, os mosquitos esmagados sobre a planilha de dados – que você. Seria presunçoso de nossa parte dizer como você, o especialista, deveria lidar com a informação que você trabalhou tão duro para obter. No entanto, neste capítulo nós desejamos fazer duas coisas. Primeiro, gostaríamos de sugerir algumas formas gerais (muitas delas indubitavelmente já bem conhecidas por você) de pensamento sobre dados de crescimento de crocodilianos. Não há nenhuma sugestão analítica específica nessa primeira sessão. No entanto, ela é a parte mais importante deste capítulo porque, se você tomar um tempo para ponderar sobre ela, talvez se lembre de alguma idéia analítica especial amadurecendo em sua cabeça – e assim será capaz de oferecer seu próprio e único *insight* sobre o estudo da biologia de crocodilianos.

A segunda parte de nosso capítulo será ligeiramente mais técnica. Ela consistirá de quatro sub-sessões: 1) Nós ofereceremos algumas breves considerações sobre o processo amostral; 2) Nós listaremos algumas curvas que você não deverá usar e explicaremos por que as consideramos impróprias para o estudo de crocodilianos; 3) Nós consideraremos as curvas da “família” de Richards, sugerindo como elas poderiam ser ajustadas e explicando um pouco sobre testes de hipóteses nesse contexto; e, 4) Nós falaremos sobre a oportunidade para testar hipóteses ecológicas quando se lida com dados de crescimento de animais de idade desconhecida.

## 2. Pensamentos Gerais sobre a Análise do Crescimento em Crocodilianos

Biólogos e outras pessoas estranhas têm brincado com análises de crescimento de crocodilianos há bastante tempo, em parte porque é divertido capturar jacarés e, uma vez que você tenha suas mãos em um, parece cientificamente obrigatório medir o animal antes de soltá-lo. Depois de alguns anos (e algumas recapturas) os dados começam a se acumular. Então, finalmente, você precisa produzir uma publicação sobre “taxas de crescimento” para alegrar seu(ua) chefe para que ele(a) permita que você continue trabalhando com jacarés.

Há também algumas razões potencialmente legítimas para se estudar o crescimento de crocodilianos. Por exemplo, eventualmente informações sobre o crescimento podem ajudá-lo a tomar melhores **decisões** em nível de **manejo**. Muitos fatores demográficos da história natural de crocodilianos são mediados ao menos em parte pelo tamanho corpóreo. Por exemplo, se você deseja saber quão rápido uma população de jacarés pode crescer (ou sob que nível uma população pode ser explorada em termos biologicamente sustentáveis), você precisa ter ao menos uma idéia de quão rápido os animais alcançam a maturidade sexual (que é um das variáveis demográficas mais importantes) (Caughley 1977, Abercrombie e Verdade 1995).

Além disso, a trajetória do crescimento de crocodilianos é fundamental para a **natureza biológica básica da Ordem**. Da eclosão até o tamanho máximo adulto, crocodilianos podem crescer enormemente. De fato, a massa corpórea das maiores espécies pode aumentar na ordem de dez mil vezes! Seria, portanto, enganoso supor que a fisiologia ou ecologia de um crocodiliano permanecesse inalterada durante esta variação enorme de tamanho por que ele passa.

Fisiologicamente, trocas entre um crocodiliano e seu ambiente são definidas em grande parte pela relação superfície-volume que, por suposto, varia enormemente enquanto um animal cresce. Para um crocodiliano que passa parte da vida no mar, a regulação osmótica é particularmente crítica. Um gradiente osmótico que iria imediatamente estressar um filhote de 100 g pode ser irrelevante para um adulto de 100 kg. Em que ponto da vida de um animal (em termos de tamanho), ele começa a se tornar razoavelmente independente da “proteção” da água doce? Em que ponto considerações energéticas começam a se tornar mais importantes que considerações osmóticas para o forrageamento e seleção da dieta?

Trocas térmicas com o ambiente também são substancialmente afetadas pela relação superfície-volume (e conseqüentemente pelo tamanho). Um filhote de jacaré, especialmente na água, tem poucas opções térmicas (além, por exemplo, da temperatura da própria água). Um adulto, ao contrário, pode apresentar uma razoável homeotermia inercial e os crocodilianos de maior porte podem até mesmo exibir um modesto grau de endotermia (Lang 1987).

O significado ecológico do tamanho é também relevante para a biologia de crocodilianos e outros vertebrados (Peters 1983). Um filhote, por exemplo, começa a vida como uma presa potencial de um grupo de animais que, alguns anos mais tarde, ele poderá caçar e consumir com *mucho gusto*. Tamanho também apresenta um importante papel eco-social em relações intra-específicas na vida de um crocodiliano. Talvez (dependendo da espécie e do ambiente) um jacaré possa ser protegido por co-específicos enquanto filhote e comido quando jovem, ou desaparecer quando sub-adulto para reaparecer subitamente quando adulto e dominar o pântano.

Infelizmente, no entanto, embora seu estudo possa ser importante, o **crescimento de crocodilianos é**, por três tipos de razões, **muito difícil de se lidar**.

## 2.1 Razões biológicas

Há alguns “fatores” na biologia de crocodilianos que fazem seu crescimento ser mais difícil de modelar do que, por exemplo, o de mamíferos domésticos. Quando desenhamos um gráfico do tipo idade-tamanho, estamos matematicamente sugerindo que o tamanho aumente em função do tempo. Isto, obviamente, não faz sentido do ponto de vista biológico. Em longo prazo o tempo *per se* não produz crescimento em nenhum organismo. Na verdade, crescimento resulta de processos envolvendo (entre outras coisas) a apreensão, ingestão, digestão, absorção e incorporação de energia em tecido corpóreo (Brody 1945). **Tempo**, a variável independente ou pseudocausal, em nosso gráfico idade-tamanho é meramente uma combinação alternativa conveniente no lugar de todos esses processos biológicos complexos. No caso de alguns endotermos<sup>1</sup>, o **tempo** pode, de fato, ser um substituto razoável para os processos básicos de crescimento. Supridos com leite durante o desenvolvimento inicial, com um metabolismo quase constante<sup>2</sup>, quando se aproxima da maturidade sexual e com um tamanho máximo fixo, muitas espécies de mamíferos podem ser consideradas como tendo uma trajetória estabelecida de crescimento – a partir da qual desvios em uma curva idade-tamanho possam indicar patologias ou mesmo levar à morte.

---

<sup>1</sup> O crescimento de animais termorreguladores comportamentais, como os crocodilianos, pode também ser mais difícil de modelar que o de espécies cuja temperatura varie de acordo com o ambiente, especialmente talvez, peixes de pequeno a médio porte em ambientes termicamente previsíveis.

<sup>2</sup> Ou pelo menos razoavelmente previsível a partir de fatores internos ao animal.

Crescimento definido pelo tempo, entretanto, não é absolutamente o caso de crocodilianos. Talvez a variável complicadora mais evidente seja a temperatura. Para um crocodiliano jovem, uma semana a confortáveis 30 °C certamente não equivale a uma semana a gélidos 10 °C, ainda que essas duas distintas semanas ocupem comprimentos idênticos ao longo de um eixo horizontal de nosso gráfico idade-tamanho<sup>3</sup>. Devemos também lembrar que considerações térmicas não são os únicos obstáculos para a modelagem do crescimento como uma função direta do tempo. Um mamífero sob privação acentuada de alimento só irá cair muito abaixo da curva idade-tamanho de sua espécie quando estiver próximo da morte. Por outro lado, tentativas de matar um jacaré de fome costumam ter resultados bem diferentes. Por exemplo, podemos citar o caso extremo de um crocodilo-de-estuário (*Crocodylus porosus*) mantido em cativeiro e alimentado com quase nada durante os primeiros anos de vida e que, aos cinco anos de idade, tinha um comprimento total de um pouco mais de um metro. Então, este crocodilo “subnutrido” ganhou um novo curador que passou a alimentá-lo *ad libitum*. A partir daí, ele começou a crescer a uma taxa semelhante a seus co-específicos de mesmo tamanho. Então, que bagunça você crê que dados como esses iriam fazer em seu gráfico idade-tamanho?

Obviamente, um especialista pode fazer poucas coisas para remover esses impedimentos biológicos a fim de facilitar sua modelagem e nós não as listamos para não o(a) deprimirmos. Em vez disso, nós simplesmente o lembramos – e a nós próprios – da sua existência. Assim, talvez possamos pensar sobre essas realidades e finalmente transformar a dificuldade em oportunidade criativa. Lembre-se que desde o início escolhemos trabalhar com crocodilianos porque eles são interessantes, não porque são simples!

## 2.2 Razões logísticas

Agora, continuamos o tema de que crocodilianos podem ser difíceis de se estudar e admitimos que algumas dificuldades existem por razões amplamente logísticas. Pelo menos alguns desses fatores podem ser parcialmente controlados e, por isso, devem ser seriamente considerados quando se delineia um estudo de crescimento. Como não conhecemos os objetivos específicos de sua pesquisa, não temos como incluir uma longa lista de dificuldades logísticas neste capítulo, mas nos sentimos obrigados a incluir pelo menos alguns exemplos de problemas práticos que um pesquisador pode ter que encarar.

Mesmo que alguém deseje modelar o crescimento mostrando o tamanho como função da idade, é geralmente difícil conseguir uma amostra suficientemente grande (incluindo uma larga faixa de idades e tamanhos) de animais com idade conhecida<sup>4</sup>. Se se deseja, ao contrário, usar modelos com intervalos individuais de crescimento, então tem-se que lidar com as dificuldades implícitas na recaptura de animais a intervalos de tempo apropriados e em número suficiente. (Estudos que envolvem marcação e recaptura são sempre difíceis e caros; além disso, eles frequentemente necessitam de um prazo superior ao permitido pela maioria das agências financiadoras de pesquisa. Por isso, é normalmente mais apropriado delinear estudos de crescimento como atividades suplementares a outros projetos de pesquisa).

---

<sup>3</sup> Esta é a razão pela qual alguns especialistas em crocodilianos falam de dias com ou sem crescimento, ainda que esteja longe de ser clara a ocorrência de crescimento como variável binária influenciada apenas pela temperatura.

<sup>4</sup> Tais problemas com tamanho de amostra tornam-se ainda mais sérios quando se necessita diferenciar os sexos – o que é quase sempre o caso quando se lida com crocodilianos com mais do que um ou dois anos de idade.

Preocupações logísticas menores – por exemplo, como tomar as medidas corretamente (principalmente de massa corpórea) – parecem triviais no papel, mas podem ser problemáticas durante o trabalho prático de campo (veja os cuidados necessários para isso, por exemplo em Verdade 1997:18-24). A maior parte desses problemas é tratada mais apropriadamente quando considerada *a priori*, no planejamento do estudo de campo.

### 2.3 Razões analíticas

Analisar dados de crescimento de crocodilianos, nós admitimos, pode trazer sua parcela de dores de cabeça. Esses problemas serão nossa maior preocupação na porção final deste capítulo. Nós listaremos alguns exemplos aqui e então tentaremos lidar com eles mais tarde.

#### 2.3.1 Relações idade-tamanho e questões tempo-seriais

Um problema que é frequentemente ignorado em estudos de crescimento envolve a natureza potencialmente independente das observações de tempo-tamanho. Digamos que você possa capturar e medir corretamente um jacaré toda vez que deseje. Seria, é claro, apropriado ajustar uma curva (podemos definir o tipo de curva depois) para os dados de idade-tamanho da “fera”. Mas, a maioria dos pesquisadores não se impressiona muito com curvas a não ser que elas venham acompanhadas de intervalos de confiança. E, considerando-se o conjunto de dados acima, seria difícil determinar intervalos de confiança estatisticamente verossímeis. Teorias de variação esperada em relação a curvas que convencionalmente ajustamos baseiam-se na premissa de que as observações (os pontos no gráfico) sejam independentes. No entanto, o tamanho de qualquer crocodiliano no **tempo t + 1**, pelo menos em parte, é função do tamanho do animal no **tempo t** e, por isso, as observações descritas acima para o mesmo animal não são independentes. Obviamente, nenhum estudo decente se basearia em apenas um único animal, mas muitos dados que pudemos examinar incluem observações múltiplas de um ou mais crocodilianos – desta forma, violando a premissa da independência<sup>5</sup>.

#### 2.3.2 Seleção da variável.

Como iremos medir tamanho? Há muita coisa a ser dita sobre massa, mas muitos estudos de crescimento não lidaram com ela. Se você considerar apenas uma única dimensão linear, qual deveria ser: comprimento total, comprimento rostro-anal, comprimento cranial ou o que? Que tipos de classificação cruzada você será forçado a considerar: sexo, ano de nascimento, sítio de estudo ou o que?<sup>6</sup>. Mesmo medidas lineares, como comprimento do crânio e comprimento rostro-anal, podem apresentar padrões distintos de crescimento (alométrico) em função da idade (i.e., do tempo) ou da taxa de crescimento (i.e., do tamanho) do animal (Verdade 2000), resultando em curvas distintas de idade-tamanho.

---

<sup>5</sup> De fato, um conhecido nosso num estudo de crescimento inicial de aligátors, baseou-se em três animais, que ele chamou de *Big Bertha*, *Grover* e *Dr. Hume*.

<sup>6</sup> Note que assim que se inicia o planejamento de um estudo real, as distinções entre problemas biológicos, logísticos e analíticos começam a ficar evidentes.

### 2.3.3 Seleção do modelo

Você precisará ajustar um modelo que será comparado diretamente com os resultados de alguns trabalhos pré-existentes, ou você tem mais liberdade de ação? Se você for de fato o mestre de seu próprio destino analítico, então seu desejo é montar uma curva idade-tamanho? Você tem como adquirir uma amostra adequada de animais com idade conhecida? Você planeja trabalhar com dados de intervalos de recapturas? Você deveria maximizar sua acurácia descritiva (às custas da teoria), ou ater-se à descrição e tentar estabelecer apenas alguns princípios gerais sobre a natureza do crescimento de crocodilianos? Você deveria usar técnicas não lineares de ajuste a curvas (cuja computação pode ser tediosa), ou deveria tentar linearizar seus dados (e se arriscar a cometer erros de especificação)? Você deveria tentar ajustar seus dados a uma curva de Richards (Richards 1959) e interpretar seus parâmetros, ou poderia fazer melhor com o “velho” von Bertalanffy (Bertalanffy 1938), o que pelo menos seria comparável ao que os outros pesquisam?

### 2.3.4 Propósito

Torna-se especialmente difícil analisar dados de crescimento de crocodilianos quando se está incerto sobre os propósitos da empreitada. Por outro lado, dificuldades quanto à seleção de variáveis e modelos desaparecem quando o biólogo tem uma estratégia de pesquisa claramente formulada, que inclui a razão para o desenvolvimento de um modelo de crescimento. Razões adequadas para o estudo do crescimento poderiam incluir (mas certamente não se limitariam a):

- a. Definir uma curva para estimativas da idade, dado o tamanho;
- b. Comparar taxas de crescimento entre áreas de estudo;
- c. Desenvolver um índice de condição física dos animais;
- d. Definir os efeitos da sazonalidade no crescimento.

Em qualquer caso, até que você saiba exatamente por que está estudando crescimento de crocodilianos, é extremamente difícil definir uma estratégia de pesquisa e direcionar seus problemas biológicos, logísticos ou analíticos. Na verdade, se temos uma questão central neste artigo, é que uma resposta explícita para a pergunta “por que estudar?” é crítica para uma boa pesquisa.

## 3. Sugestões analíticas mais específicas

É crucial que você não considere nossas sugestões como regras absolutas. Você sabe bastante sobre sua população de estudo e sobre os dados que você coletou. Sua própria formação em estatística e outras técnicas analíticas são provavelmente substanciais. Amigos, colegas e conselheiros (talvez incluindo-nos, via e-mail, se você quiser nos lisonjear desta forma) podem oferecer “dicas” especialmente aplicáveis a seus dados e propósitos analíticos. Até mesmo editores e revisores de revistas científicas não são inimigos: a maioria é bastante sábia e quase todos desejam ajudar. Então, gostaríamos de frisar novamente que o que irá se seguir aqui são meras sugestões – e não a passagem analítica para a Verdade Eterna.

### 3.1 Considerações amostrais

Apesar da maioria de nossas técnicas de ajuste de curvas assumirem amostras simples e aleatórias, nós, pesquisadores da vida selvagem, normalmente conseguimos viver com o fato de que nossas amostras de campo raramente podem ser consideradas tecnicamente como aleatórias. No entanto, devemos fazer o máximo esforço para assegurar que nossas amostras sejam aleatórias, pelo menos com respeito às variáveis analíticas que nos interessam. Como um mínimo, se estivermos interessados em analisar crescimento, devemos obter uma amostra que seja livre de viés de idade e tamanho e da combinação dessas duas variáveis. Porém, mesmo este modesto requisito é algumas vezes violado em estudos de crescimento. Por exemplo, se estamos conduzindo um estudo repetitivo (captura de animais, medição, recaptura, nova medição), há sempre alguma idade ou tamanho que tende a “sumir”, apesar de nossos mais elaborados esforços de captura. Ou, se baseamos nosso trabalho em animais conhecidos, teremos normalmente muito mais dados sobre animais pequenos do que sobre os grandes. As distorções que resultam de tais amostras podem ser substanciais. Leberg et al. (1989) nota que problemas críticos podem ocorrer quando segmentos de uma curva idade-tamanho são sub-representados em uma amostra. Tais problemas podem ser particularmente severos quando tentamos ajustar uma curva com um parâmetro assintótico de tamanho<sup>7</sup>. Da mesma forma, nossas simulações (Abercrombie 1992) indicam que quase todos os modelos populares de curva de crescimento apresentam baixa performance quando animais de grande porte são sub-representados<sup>8</sup>.

Em relação à questão dos tamanhos dos animais capturados, há um ponto adicional, algo sutil, mas que merece ser notado. Se você deseja descrever a trajetória típica de crescimento para uma população de crocodilianos, você necessita, em certo sentido, de uma amostra aleatória de tamanhos e idades através de uma distribuição uniforme dessas variáveis – e, não necessariamente, uma amostra aleatória de animais em sua população focal<sup>9</sup>. Leberg et al. (1989) e nossas próprias simulações (Abercrombie 1992) sugerem fortemente que muitos modelos de curva de crescimento trabalham mais apropriadamente quando se ajustam a uma distribuição aproximadamente uniforme de tamanhos e idades dos animais. Para conseguir uma distribuição assim, um especialista em crocodilianos precisará concentrar seus esforços de captura nos animais de médio e, principalmente, grande porte. Afinal de contas, os relativamente poucos grandes crocodilianos de uma população selvagem provavelmente representam uma amostra suficiente (certamente a única amostra disponível) da relação idade-tamanho de grandes animais com maior chance de sobrevivência.

---

<sup>7</sup> Nós observamos que tais desastres no ajuste de curvas são frequentemente (mas, infelizmente nem sempre) detectáveis quando o tamanho assintótico estimado é aberrante: e.g., quando se estima que um *Paleosuchus palpebrosus* possa alcançar 4 metros de comprimento ostro-anal, ou um *Melanosuchus niger* supostamente pare de crescer com 2 metros de comprimento total. Nestes casos, algo está obviamente errado! Mas, e se o comprimento total assintótico de *Caiman crocodilus* for estimado em 3 metros? Você pode estar seguro de que sua estimativa esteja “furada”, ou será que seus dados estão realmente querendo lhe dizer alguma coisa?

<sup>8</sup> Claro que problemas também podem acontecer quando animais de pequeno porte também são sub-representados. No trabalho real de campo, no entanto, esta situação é relativamente menos comum. Além disso, quando o tamanho ao nascer é estimado pelo modelo rotineiro de ajuste da curva, a maioria dos especialistas em crocodilianos tem dados suficientes para detectar possíveis aberrações do modelo.

<sup>9</sup> A sobrevivência no mundo real sempre representa um processo amostral em si própria. É claro que este “regime amostral natural” deixa disponíveis ao pesquisador muitos animais pequenos e jovens e relativamente poucos animais grandes e velhos. Num certo sentido, nossos esforços de captura nos proporcionam apenas sub-amostras da potencial relação idade-tamanho (Abercrombie 1992).

Nossas recentes e muito limitadas simulações sugerem que curvas da família de Richards (veja abaixo), ajustadas a dados com distribuição desuniforme, apresentam performance razoavelmente boa nas regiões do gráfico em que a amostra é mais densa. Se, por exemplo, temos muitos dados sobre crescimento de filhotes até a fase de início da reprodução, pode ser mais apropriado restringirmos nossa curva até o tamanho mínimo de reprodução. Extrapolar a curva para além dos limites de sua região mais densa no gráfico pode ser altamente impróprio e qualquer estimativa de tamanho assintótico nesse caso pode não ter qualquer sentido biológico. Além disso, se você possui dados densamente distribuídos em uma determinada região da curva de crescimento de um crocodiliano, talvez haja mais a dizer sobre a representação gráfica de seus dados reais do que de uma curva teórica sobreposta. Algumas vezes, dados “crus” falam por si próprios: não há qualquer questão sobre violação de premissas paramétricas e temas como *outliers* e limites de intervalo de confiança podem ser tratados através de um simples exame visual.

### 3.2 Três coisas que você nunca deve fazer com seus dados

#### 3.2.1 A questão dos polinômios

Uma das coisas mais interessantes que aprendemos no segundo ano de Cálculo é que qualquer relação funcional X-Y pode ser ajustada tão bem quanto desejarmos se estivermos dispostos a usar um polinômio de grau suficientemente alto. Isto é, se medirmos a idade de crocodilianos com acurácia perfeita (de forma que não haja dois indivíduos com *exatamente* a mesma idade, em nível de microssegundos)<sup>10</sup>, a equação abaixo pode descrever um grupo de pontos tão perfeitamente quanto desejarmos:

$$\text{TAMANHO} = b_0 + b_1(\text{IDADE}) + b_2(\text{IDADE}^2) + b_3(\text{IDADE}^3) + \dots + b_n(\text{IDADE}^n)$$

Quer surpreender seus amigos com um  $r^2$  maior que 0.999? Apenas ajuste um polinômio de alto grau. Até com computadores da década de 1980 isto já era fácil. O problema filosófico é, no entanto, que a equação resultante não pode ter qualquer interpretação biológica que não seja ambígua. O problema estatístico é que coeficientes com termos de alta ordem normalmente não são significativos estatisticamente<sup>11</sup>. E dois problemas práticos foram demonstrados com simulação (Abercrombie 1992): 1) Polinômios acima do segundo grau (quadráticos) ajustados a amostras aleatórias não servem para generalizações boas para as populações de onde os dados foram tomados, mesmo dentro da faixa em que os dados foram analisados; e, 2) A extrapolação de polinômios *além* da faixa em que os dados foram analisados (como, por exemplo, uma forma de estimar quão grande um velho crocodiliano pode ser) produz resultados sem sentido e frequentemente cômicos. Em outras palavras, apesar de polinômios fornecerem descrições matemáticas excelentes, eles não são biologicamente interpretáveis, parecendo sem valor como instrumentos para inferência. Nós somos fortemente contra seu uso.

<sup>10</sup> É claro que biólogos nunca conseguem informação tão boa sobre a idade dos animais. Mas a mesma tentação de elevar o  $r^2$  – e as mesmas consequências desastrosas – existem para dados mais realistas.

<sup>11</sup> Mesmo se forem, a equação ainda assim não terá sentido biologicamente interpretável.



### 3.2.2 Interdependência entre os dados pontuais

Pelas razões sugeridas no início deste capítulo, acreditamos que cada amostra animal deva contribuir com apenas um ponto para o típico ajuste de curvas de crescimento. Múltiplos dados pontuais de um único animal violam a premissa da independência e assim invalidam os assim chamados intervalos de confiança, originados pelos procedimentos de ajuste das curvas. Assim, acreditamos que, geralmente, cada animal deva contribuir com apenas um único ponto para um estudo de inferências sobre o crescimento. Há, no entanto, três notas adicionais:

a. Certamente, um “único ponto” não significa necessariamente uma “única captura”. Se você estiver fazendo um estudo transacional examinando o crescimento de animais de idade desconhecida, obviamente terá que capturar animais duas vezes a fim de medir o crescimento ao longo de um período de tempo. Em outras palavras, “um único ponto” significará “um único intervalo”<sup>12</sup>.

b. Não queremos sugerir que medições múltiplas de um mesmo animal sejam algo ruim ou inteiramente impróprio. Se alguém tiver coletado muitas observações de idade-tamanho durante a vida de um único animal, certamente seria interessante reportar esses dados de forma gráfica e também seria perfeitamente legítimo ajustar uma curva a esses pontos. Os resultados de tais análises, entretanto, deveriam ser possivelmente apresentados como descrições de um único indivíduo. Sendo assim, “intervalos de confiança” seriam irrelevantes.

De certa forma, o melhor conjunto de dados sobre crescimento de crocodilianos envolveria muitas observações de idade-tamanho para cada um de muitos animais. Então, o pesquisador poderia apresentar um conjunto completo de curvas de crescimentos individuais (ou simplesmente de pontos, marcados com diferentes símbolos para cada um dos animais). Se, por exemplo, você tivesse essas “linhas” de crescimento para uma centena de diferentes animais, então para uma certa idade, um intervalo de confiança de 95% poderia ser heurísticamente interpretado como a dimensão vertical das 95 curvas mais “internas” entre as 100 curvas totais.

c. Inúmeras tentativas para lidar com o problema da interdependência entre observações de crescimento têm sido feitas. Uma abordagem potencialmente interessante tem sido desenvolver processos de modelagem de erros por estocasticidade (White e Brisbin 1980). Somos cautelosos quanto a isso por nunca termos tido a possibilidade de testar tais técnicas analíticas em dados simulados ou reais.

### 3.2.3 Uso de técnicas lineares para ajuste de modelos não-lineares

Antes do advento dos convenientes pacotes estatísticos, que funcionam em computadores pessoais de baixo custo, era freqüente ter que trabalhar um pouco com mágica algébrica e usar técnicas lineares para estimar parâmetros de equações não-lineares de crescimento. Isto era particularmente popular para o modelo de crescimento de von Bertalanffy (veja abaixo), em que um modelo de diferenças finitas permitia que técnicas lineares estimassem os parâmetros de

---

<sup>12</sup> No caso de múltiplas recapturas, acreditamos que você deva de fato, analisar apenas um único intervalo. Tecnicamente, talvez, este intervalo devesse ser selecionado ao acaso. Entretanto, é mais comum escolher o intervalo mais longo, ou o último, ou o intervalo que melhor preencha os espaços vazios de um conjunto de dados esparsos. Não acreditamos que nenhum desses procedimentos de seleção afetará adversamente as análises subsequentes de maneira significativa.

crescimento (como a inclinação da curva) e o tamanho assintótico (como o ponto em que a projeção da linha ajustada cruzasse o eixo Y). Já em 1982, Andrews (1982) sugeriu que se evitasse esse procedimento se a forma usual (integrada) do modelo de crescimento pudesse ser convenientemente ajustada. Nossa compreensão analítica de por que este seja o caso é um pouco precária<sup>13</sup>, mas simulações indicam que certamente é (Abercrombie 1992)! Empreste um computador com um pacote estatístico se precisar, mas de qualquer forma, ajuste a forma integrada (não a linearização por diferenças finitas) de seu modelo de crescimento<sup>14</sup>.

#### 4. Análise do crescimento de crocodilianos através do uso de curvas da família de Richards

Este tem se tornado muito popular nos EUA. Acredito que seja por que Lehr Brisbin seja solicitado tantas vezes a revisar artigos sobre crescimento (e por que às vezes também somos). Mas este tem sido o procedimento padrão também no Brasil (Magnusson e Sanaiotti 1995, Moulton et al., 1999).

##### 4.1 O que a curva é e o que os parâmetros significam

Basicamente, a curva de Richards é uma função, tomando a seguinte fórmula geral:

$$\text{Tamanho}_t = [\text{Tamanho}_a - (\text{Tamanho}_a^{1-m} - \text{Tamanho}_0^{1-m})e^{-2[1+m]\text{idade}/T}]^{1/(1-m)}, \text{ onde:}$$

**Idade** é a idade do animal;

**Tamanho<sub>t</sub>** é o tamanho do animal quando idade = t;

**Tamanho<sub>0</sub>** é o tamanho original do animal;

**Tamanho<sub>a</sub>** é o tamanho assintótico, um parâmetro ajustado;

**T** é um parâmetro ajustado de taxa de crescimento, conforme expresso por Brisbin et al. (1986), e;

**m** é um parâmetro ajustado de forma da curva.<sup>15</sup>

<sup>13</sup> Acreditamos que o problema seja um artefato relacionado ao peso das observações. Ele pode também ser exacerbado por uma distribuição não uniforme dos dados. De qualquer forma, em nossas simulações, ajustes do modelo de von Bertalanffy por diferenças finitas apresentaram inevitavelmente um baixo desempenho em termos analíticos.

<sup>14</sup> Numa sessão posterior deste capítulo nós mostraremos algumas etapas de estudos de crescimento para os quais acreditamos que as análises de diferenças finitas sejam apropriadas.

<sup>15</sup> A fórmula acima é para a modelagem de crescimento de animais com idade conhecida. Quando se faz um estudo longo, envolvendo capturas e recapturas, necessita-se de uma curva um pouco diferente:

$$\text{Tamanho}_{\text{recap}} = [\text{Tamanho}_a - (\text{Tamanho}_a^{1-m} - \text{Tamanho}_{\text{cap inic}}^{1-m})e^{-2[1+m]\Delta\text{tempo}/T}]^{1/(1-m)},$$

onde todos os parâmetros sejam definidos como no texto acima, mas Tamanho<sub>recap</sub> é o tamanho à última captura, Tamanho<sub>cap inic</sub> é o tamanho à captura inicial e Δtempo é o intervalo de tempo entre capturas.

Agora, deixe-nos rapidamente descrever os componentes do modelo acima. Variáveis de idade e tamanho podem ser medidas em qualquer unidade razoável que você escolha. A escolha da unidade afetará, é claro, a magnitude dos parâmetros ajustados. Desta forma, se o modelo servirá para comparar diferentes conjuntos de dados, suas unidades deverão ser as mesmas. Tamanho<sub>t</sub> é o tamanho que você mede quando captura o animal cuja idade é t. Isto é parte do conjunto de dados (X,Y) que você insere no computador. Para a maior parte de nosso trabalho, Tamanho<sub>0</sub> será o tamanho ao nascer. Normalmente, este dado é razoavelmente bem conhecido pelo pesquisador que pode, se necessário, introduzir uma média aproximada na equação. É também possível ter uma rotina de ajuste da curva para Tamanho<sub>0</sub> em relação aos dados em mãos. Isto obviamente, no entanto, custa um grau de liberdade.

Tamanho<sub>a</sub>, o tamanho assintótico, é o valor aproximado por estimativas de Tamanho<sub>t</sub> para idades cada vez mais avançadas. Existe uma tentação de interpretar Tamanho<sub>a</sub> como “o tamanho máximo que um crocodiliano poderá alcançar”. Este não é o caso! Ao contrário, Tamanho<sub>t</sub> pode ser considerado como um tipo de “tamanho máximo médio”; é o tamanho máximo esperado quando a idade se aproxima do infinito. A rotina de ajuste da curva produz uma estimativa para Tamanho<sub>a</sub>.

T pode ser considerado “o tempo em que a maior parte do crescimento ocorre”. T é um parâmetro ajustado (fornecido a você pela rotina de ajuste da curva), dado em unidades de tempo, e que controla a taxa de crescimento. Tecnicamente é um inverso da taxa de crescimento média proporcional<sup>16</sup>. Assim, valores altos de T significam que períodos longos de tempo são necessários para um animal completar seu crescimento. Richards (1959) diz que T “... pode ser grosseiramente considerado para medir o tempo necessário para que a maior parte do crescimento ocorra e, para propósitos comparativos, representa o período de desenvolvimento tanto quanto qualquer outra figura derivável de uma função assintótica”.<sup>17</sup>

O parâmetro de forma, m, sem unidade, é também ajustado. Aqui, consideraremos apenas valores positivos por dois motivos: em termos biológicos, salvo circunstâncias especiais, o crescimento é sempre positivo; e, valores negativos requerem uma dose extra de álgebra, que não caberia neste artigo. De certa forma, m nos diz se a maior parte do crescimento se dá cedo ou tarde naquele “período de crescimento” representado por T. Valores de m próximos a zero (0) indicam uma concentração de crescimento em fases precoces, enquanto valores altos indicam que o crescimento é tardio. Um m igual a dois (2), por exemplo, dá uma curva logística. De qualquer forma, os próximos gráficos devem ilustrar o que estamos dizendo.

Considere as seguintes situações:

1.  $m = 0$ . Isto é, às vezes, chamado de “modelo de crescimento monomolecular”. Às vezes, é também chamado de “modelo de dimensões lineares de von Bertalanffy”, ou apenas de “modelo de von Bertalanffy” (Figura 1).

2.  $m = 2/3$ . Isto é algumas vezes chamado de “modelo de von Bertalanffy para crescimento em volume ou massa” ou somente “von Bertalanffy” (Figura 2).

<sup>16</sup> Dentro da família de curvas de Richards, é possível definir um parâmetro semelhante a T, só que mais simples. Entretanto, tornar T um parâmetro como acima é aconselhável para que as rotinas de ajuste da curva não “estourem” na possibilidade potencialmente interessante de m se aproximar de 1.

<sup>17</sup> Brisbin et al. (1986) também citam esta explanação.

3.  $m = 2$ . Isto é uma curva logística (Figura 3).

#### 4.2 Teste de hipóteses através do modelo de Richards

Aqui, falaremos primeiro a respeito de testes sobre parâmetros e depois a respeito de testes sobre subgrupos.

Os procedimentos sobre a realização de Testes F em modelos de Richards são demonstrados no fim do trabalho de White e Brisbin (1980). Aqui está a forma de fazê-lo.

##### 4.2.1 Formas reduzidas do modelo “completo de Richards”

Algumas vezes pode ser apropriado reduzir o número de parâmetros que a rotina de ajuste da curva é forçada a estimar. Considere, por exemplo,  $S_0$ , “tamanho inicial” ou “comprimento do filhote recém-eclodido”. O ajuste da curva (a proporção da variância total ao redor da média explicada pelo modelo que você ajusta) será sempre mais estreito<sup>18</sup> se você deixar a rotina de ajuste da curva estimar esse parâmetro. Mas talvez você conheça muito bem a média do comprimento dos filhotes ao eclodir. Você pode então querer tentar “ajustar” este parâmetro com seus próprios dados – e aí ver se a perda de ajuste do modelo foi significativa. O teste estatístico apropriado é:

$$F_{(r,c)} = [(SQ_r - SQ_c)/(gl_r - gl_c)]/SQ_c/gl_c, \quad \text{onde:}$$

$r$  e  $c$  são sub-escritos, representando respectivamente o modelo reduzido e o modelo completo;

$F_{(r,c)}$  é o teste estatístico com  $r$ ,  $c$  graus de liberdade;

$SQ_r$  é soma dos quadrados do resíduo do modelo reduzido;

$SQ_c$  é a soma dos quadrados do resíduo do modelo completo;

$gl_r$  é o número de graus de liberdade associado ao modelo reduzido; e,

$gl_c$  é o número de graus de liberdade associado ao modelo completo.<sup>19</sup>

Outra questão potencialmente interessante sobre modelos reduzidos envolve a curva de von Bertalanffy. Suponha que você esteja tentando modelar uma relação idade-comprimento em crocodilianos. Outros pesquisadores têm ajustado tais dados à curva de von Bertalanffy e você pode querer comparar parâmetros. Mas você foi avisado que editores de importantes jornais científicos preferem o modelo completo de Richards. Aqui está o que você pode fazer:

<sup>18</sup> Isto é, a soma dos quadrados do resíduo será quase sempre menor. Num caso matematicamente mais simples a soma dos quadrados do resíduo poderia ser a mesma.

<sup>19</sup> Esta não é a forma como normalmente as pessoas escrevem o Teste F, mas é assim apresentado aqui por ter sido descrito desta forma por White e Brisbin (1980). Nossa intenção assim é evitar confusões desnecessárias àqueles que desejem consultá-los no original.

- Ajuste o modelo completo de Richards. Do *output* do computador, retire a soma de quadrados do resíduo e o número de graus de liberdade; estes serão  $SQ_c$  e  $gl_c$  da equação acima.
- Ajuste o mesmo modelo, mas em vez de deixar o modelo estimar  $m$ , ajuste a  $m=0$ . Isto dará a você a curva de von Bertalanffy para dimensões lineares. Do *output* do computador retire a soma dos quadrados do resíduo e o número de seus graus de liberdade. Isto será  $SQ_r$  e  $gl_r$  da equação acima.
- Calcule  $F$ , consulte um livro de estatística com as tabelas apropriadas (e.g., Zar 1996) e encontre o valor de  $P$ .

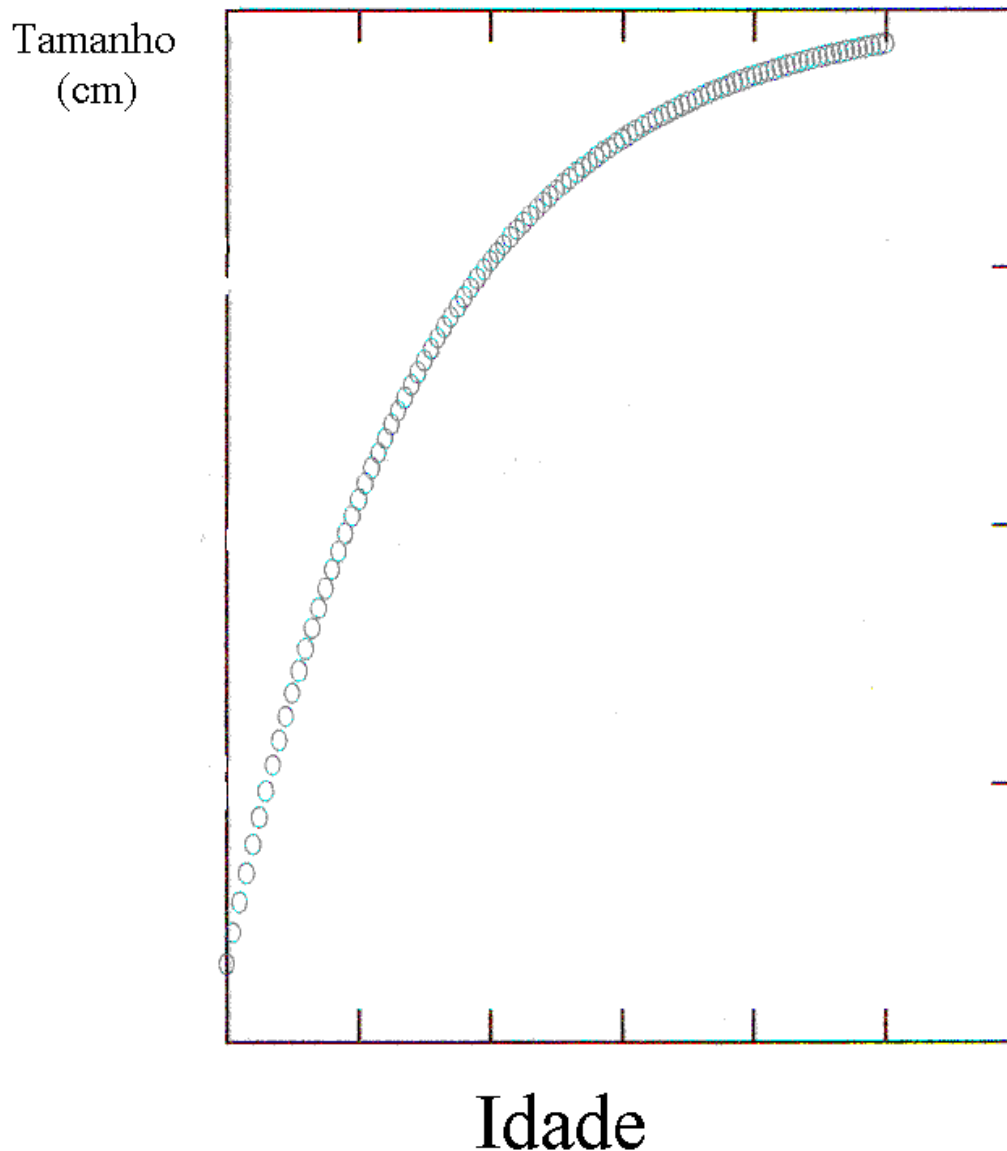


Figura 1. Curva de Richards ( $m = 0$ ): “monomolecular” ou “von Bertalanffy para crescimento em uma dimensão linear” (e.g., comprimento total ou comprimento rostro-anal).

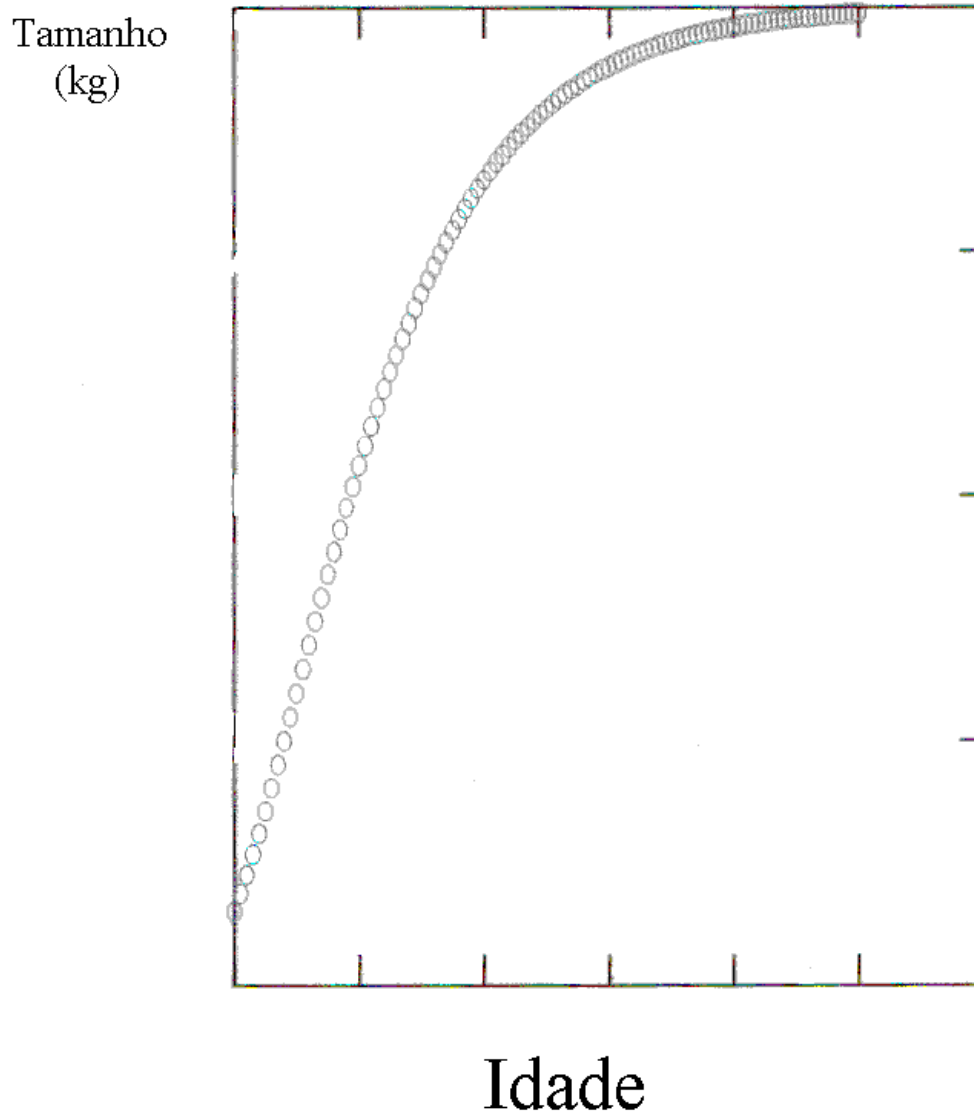


Figura 2. Curva de Richards ( $m = 2/3$ ): “von Bertalanffy para volume, massa ou peso”.

#### 4.2.2 Testando hipóteses sobre a significância da classificação de variáveis

Suponhamos que você esteja pensando se as curvas de Richards (ou von Bertalanffy ou outros modelos reduzidos de Richards) diferem significativamente entre machos e fêmeas ou entre áreas de estudo. Considerando o exemplo do sexo, veja abaixo como fazer um apropriado teste de hipótese.

a. Ajuste curvas separadas para sua amostra de fêmeas e de machos. Retire a soma dos quadrados do resíduo do *output* do modelo das fêmeas; adicione à soma dos quadrados do

resíduo do modelo dos machos. Isto fornece a  $SQ_c$  da fórmula acima. Considere os graus de liberdade<sup>20</sup> do resíduo do modelo dos machos e some-o ao do modelo das fêmeas. Isto lhe dá o  $df_c$  da equação acima.

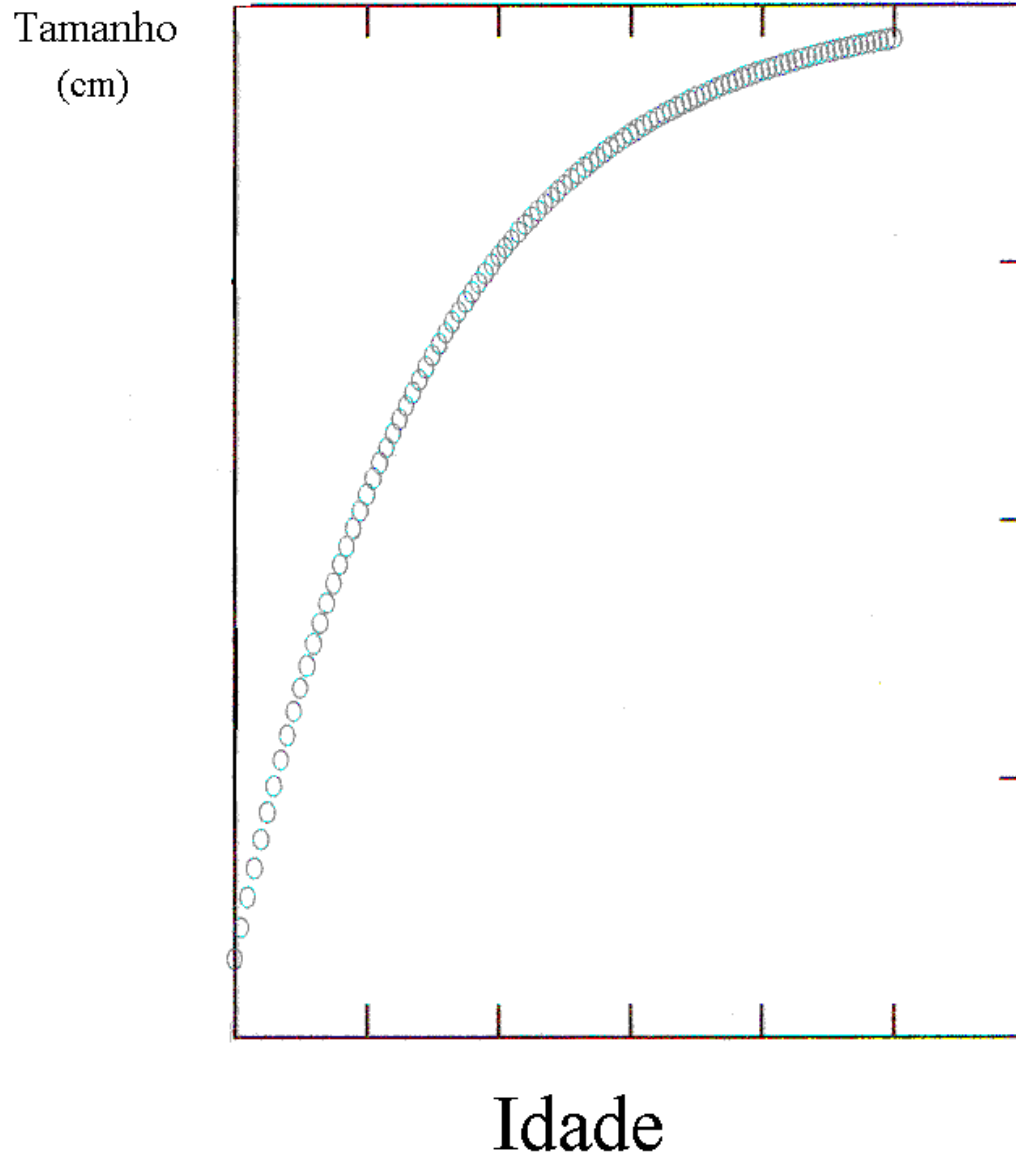


Figura 3. Curva de Richards ( $m = 2$ ): curva logística.

<sup>20</sup> Alguns pacotes estatísticos dão nomes diferentes a graus de liberdade e outros parâmetros aqui citados. Lembre-se também que a maioria dos pacotes estatísticos é de língua inglesa, com siglas que geralmente seguem as iniciais em inglês.

b. Ajuste uma curva única à sua amostra combinada entre machos e fêmeas. A soma dos quadrados do resíduo dá  $SQ_r$  e o número de graus de liberdade do resíduo dá  $gl_r$  da equação acima. Como mostrado anteriormente, calcule F e procure pelo valor de P em uma tabela apropriada.

### 4.3 O caso especial das curvas de von Bertalanffy

Se o teste de hipóteses, como sugerido acima, indica que  $m$  não é significativamente diferente de 0 (zero)<sup>21</sup>, então há duas razões pelas quais você pode estar particularmente interessado em ajustar o modelo de von Bertalanffy em vez do modelo completo de Richards. Primeiro, um bom número de outros pesquisadores já aplicou este método e você pode querer comparar os parâmetros de seu próprio modelo com aqueles estimados em outros estudos. Segundo, a curva de von Bertalanffy expressa uma teoria biologicamente interpretável sobre a natureza do crescimento – que o aumento de tamanho em um organismo resulta do balanço entre processos anabólicos e catabólicos. Em outro artigo tentamos simplificar os argumentos matemáticos que suportam esta conexão teórica (Abercrombie 1992).

## 5. Oportunidades para o teste de hipóteses ecológicas quando se lida com dados de crescimento

Considere um projeto de pesquisa sobre crescimento de crocodilianos em que os animais sejam capturados, marcados, medidos, soltos e recapturados para uma segunda medição após um período de tempo específico. Talvez o pesquisador saiba a idade do animal. Neste caso, uma curva idade-tamanho poderia ser ajustada pelos métodos sugeridos acima<sup>22</sup>. Mas há muito mais em relação a estudos de crescimento que meramente tentar especificar alguma curva de idade-tamanho! Talvez você esteja interessado na relação entre crescimento de crocodilianos e sazonalidade. Neste caso, você poderia examinar as diferenças entre taxas de crescimento da estação seca *versus* estação úmida (ou verão *versus* inverno). O principal é ilustrado na Figura 4, a seguir. O eixo x dá a média<sup>23</sup> do tamanho, à captura e à recaptura, de uma amostra de crocodilianos. O eixo y dá o crescimento médio (talvez, como ilustrado, em mm/dia) ao longo do período entre capturas. Note que a distribuição geral desses dados hipotéticos poderia ser

---

<sup>21</sup> Isto é para relações idade-comprimento; se você estiver lidando com massa, talvez você queira considerar a curva de von Bertalanffy se  $m$  não for significativamente diferente de  $2/3$ . Incidentalmente, em diversas conversas Brisbin tem parecido pelo menos sugerir que vale a pena ajustar o modelo completo de Richards mesmo se  $m$  não for significativamente diferente dos valores de von Bertalanffy. Aparentemente, sua preocupação é com o erro de especificação e o temor que na ausência de um  $m$  ajustado, valores estimados de outros parâmetros possam ser impróprios. Nossas simulações sugerem que isto não seja um problema crítico.

<sup>22</sup> Ou, mesmo se todos os animais forem de idade desconhecida, ainda se poderia ajustar, por exemplo, uma curva de Richards usando a curva de forma-intervalo oferecida em uma nota-de-rodapé anterior.

<sup>23</sup> Há vários tipos de “média”. Normalmente, a mais usada é a média aritmética, mas nós preferimos a média geométrica. Suas diferenças são mostradas nos capítulos iniciais de qualquer bom livro-texto de estatística (e.g., Sokal e Rohlf 1995).



apropriadamente sumarizada por uma linha reta de inclinação negativa<sup>24</sup>. Pesquisas reais poderiam exibir outras distribuições e a escolha da curva apropriada para sumarizar tais dados de crescimento pode ser importante. Mas, talvez mais interessantes sejam as posições relativas do conjunto de pontos que representam intervalos de captura nas estações seca e chuvosa. Várias técnicas estatísticas (nós imediatamente pensamos em análise de covariância) seriam apropriadas para o teste de hipóteses ligadas à sazonalidade.

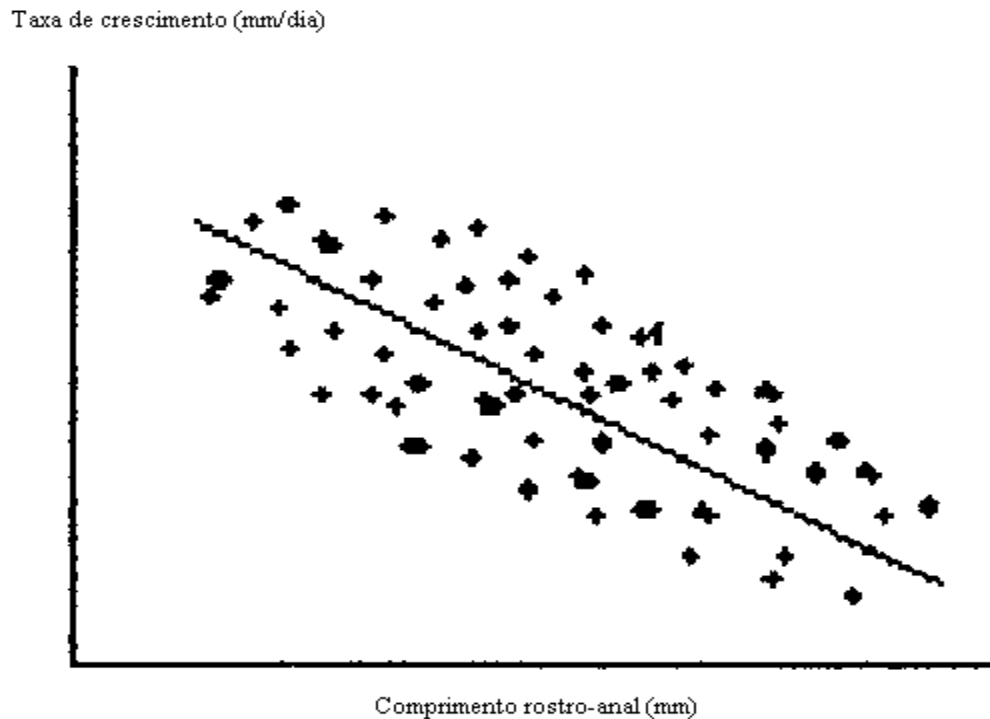


Figura 4. Curva de von Bertalanffy (*plot* de diferenças finitas).

Por fim, já que a maioria de nossos possíveis leitores trabalha com *Caiman* sp., mostramos a seguir alguns modelos de crescimento simulados ou já observados com as espécies, em que a taxa de crescimento é mostrada em função do tamanho. Mostramos a seguir quatro possibilidades. As figuras 5 a 7 mostram *plots* de diferenças finitas do modelo de von Bertalanffy. As figuras 5 e 6 (ambas decrescendo monotonicamente) apresentam *plots* de diferenças finitas para regimes de crescimento apropriadamente modelados por curvas de Richards. A figura 7, por outro lado, é algo distinta, apresentando dados não usuais, mas reais observados em *Caiman crocodilus*. Lidar com curvas de crescimento peculiares, que fogem do padrão pode ser extremamente interessante, mas foge ao contexto deste capítulo.

<sup>24</sup> Em outras palavras, o modelo idade-tamanho apropriado provavelmente seria o de von Bertalanffy, mas esta não é nossa principal preocupação aqui.

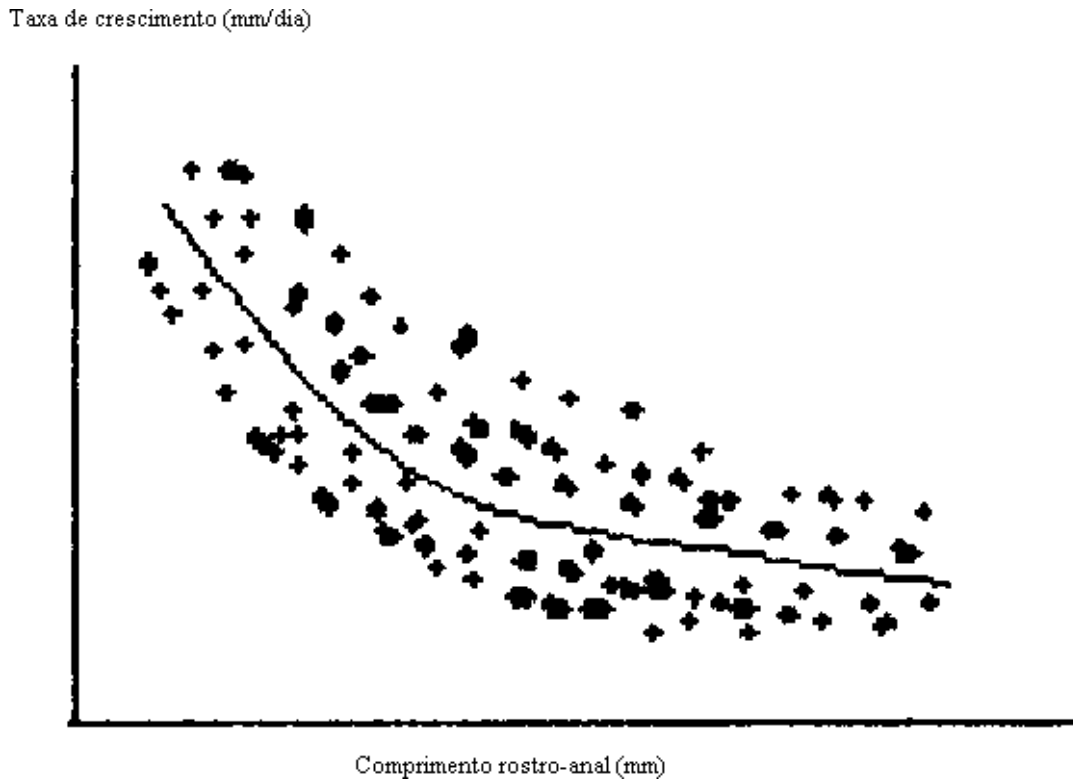


Figura 5. Curva de Richards (declínio precoce da taxa de crescimento)

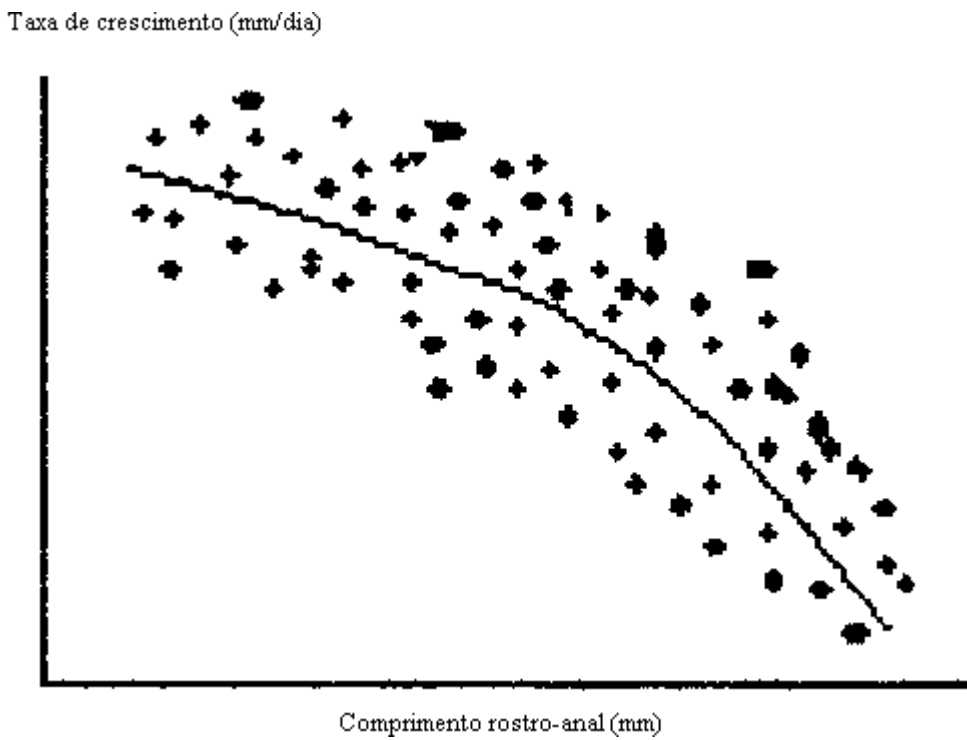


Figura 6. Curva de Richards (declínio tardio da taxa de crescimento)

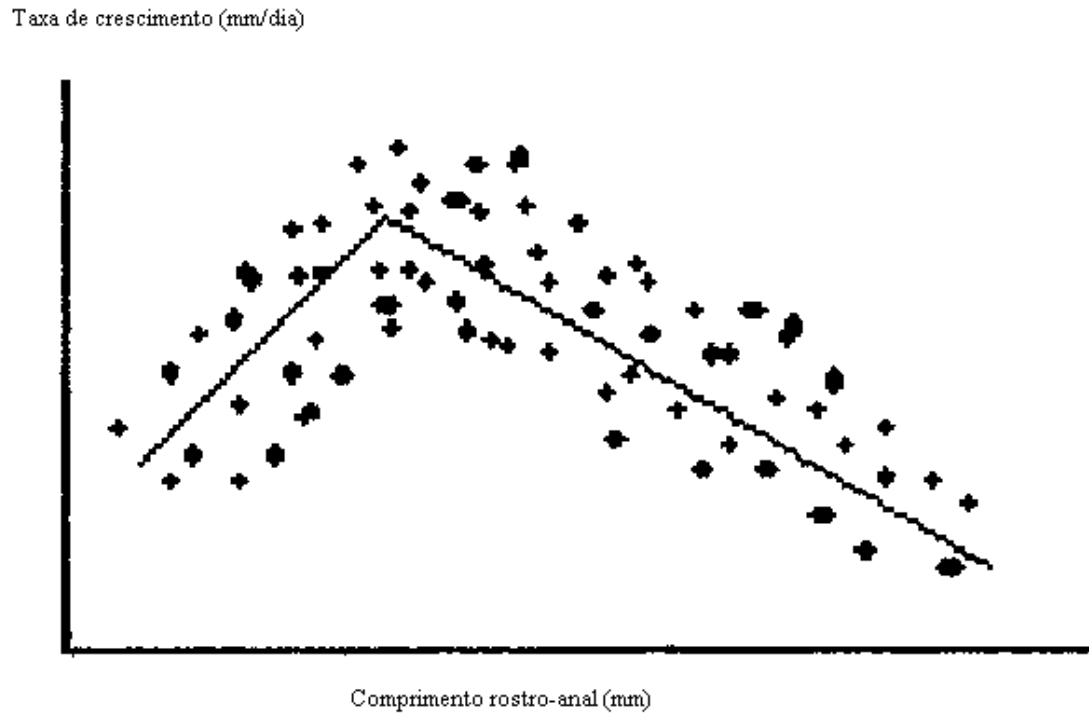


Figura 7. Dados reais observados em *Caiman crocodilus*.

## Agradecimentos

Este estudo foi parcialmente financiado pela FAPESP (Proc. 00/01495-3). Algumas das idéias aqui apresentadas foram previamente discutidas com Phil Wilkinson, Chris Hope e José Eurico P. Cyrino. Bill Magnusson revisou o texto e nos deu sugestões particularmente interessantes sobre o uso de intervalos de confiança em modelos de crescimento.

## Literatura Citada

Abercrombie, C.L. 1992. Fitting curves to crocodilian age-size data: some hesitant recommendations. pp.5-21. In: Crocodiles. Proc. 11<sup>th</sup> Work. Meet. Croc. Spec. Group / SSC / IUCN – The World Conservation Union. Gland, Switzerland.

Abercrombie, C.L. e L.M. Verdade. 1995. Dinâmica populacional de crocodilianos: elaboração e uso de modelos. pp.33-55. In: Larriera, A. & L.M. Verdade [Eds.]. La Conservación y el manejo de Caimanes de América Latina. Vol. 1. Fundación Banco Bica, Santo Tomé, Santa Fe, Argentina.

Andrews, R.M. 1982. Patterns of growth in reptiles. Pp.273-320. In: Gans, C. and F.H. Pough [Eds.]. Biology of the Reptilia. Vol. 13. Physiology D: Physiological Ecology. Academic Press, New York.

- Bertalanffy, L.v. 1938. A quantitative theory of organic growth (inquires on growth laws. II). *Human Biology* 10(2):181-213.
- Brisbin, I.L., Jr. , G.C. White and P.B. Bush. 1986. PCB intake and the growth of waterfowl: multivariate analysis on a reparameterized Richards sigmoid model. *Growth* 50:1-11.
- Brisbin, I.L., Jr. 1990. Growth curve analysis and their application to the conservation and captive management of crocodilians. Pp.116-145. In: Crocodiles. Proc. 9<sup>th</sup> Work. Meet. Croc. Spec. Group / SSC / IUCN – The World Conservation Union. Gland, Switzerland.
- Brody, S. 1945. Bioenergetics and Growth with Special Reference to the Efficiency Complex in Domestic Animals. Hafner Press, New York.
- Caughley, G. 1977. Analysis of Vertebrate Populations. John Wiley & Sons, New York.
- Lang, J.W. 1987. Crocodilian thermal selection. pp.301-317. In: Webb, G.J.W., S.C. Manolis and P.J. Whitehead [Eds.]. Wildlife Management: Crocodiles and Alligators. Surrey Beatty and Sons, Chipping Norton, Australia.
- Leberg, P., I.L. Brisbin, Jr., M.H. Smith and G.C. White. 1989. Factors affecting the analysis of growth patterns of large mammals. *Journal of Mammalogy* 70:275-283.
- Magnusson, W. E. and T. M. Sanaiotti. 1995. Growth of *Caiman crocodilus crocodilus* in Central Amazonian. *Copeia* 1995(2):498-501.
- Moulton, T. P., W. E. Magnusson, and M. T. Q. Melo. 1999. Growth of *Caiman latirostris* inhabiting a coastal environment at Ilha do Cardoso, SP, Brazil. *Journal of Herpetology* 33(3):479-484.
- Peters, R.H. 1983. The Ecological Implications of Body Size. Cambridge University Press, Cambridge, U.K.
- Richards, F.J. 1959. A flexible growth function for empirical use. *Journal of Experimental Botany* 10(29):290-300.
- Sokal, R.R. and F.J. Rohlf. 1995. Biometry. 3<sup>rd</sup>. ed. W.H. Freeman, New York.
- Verdade, L. M. 1997. Morphometric Analysis of the Broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*): an Assessment of Individuals' Clutch, Body Size, Sex, Age, and Area of Origin. Doctor Dissertation, University of Florida, Gainesville, Florida, U.S.A. 174pp.
- Verdade, L.M. 2000. Regression equations between body and head measurements in the broad-snouted caiman (*Caiman latirostris*). *Revista Brasileira de Biologia* 60(3):469-482.
- White, G.C. e I.L. Brisbin, Jr. 1980. Estimation and comparison of parameters in stochastic growth models for barn owls. *Growth* 44:97-111.
- Zar, J.H. 1996. Biostatistical Analysis. 3<sup>rd</sup> ed. Prentice Hall, Upper Saddle River, New Jersey, USA.