

UNIVERZA V LJUBLJANI
BIOTEHNIŠKA FAKULTETA

Betka LOGAR

**OKOLJSKA OBČUTLJIVOST LASTNOSTI MLEČNOSTI PRI
SLOVENSKIH POPULACIJAH GOVEDA**

DOKTORSKA DISERTACIJA

**ENVIRONMENTAL SENSITIVITY FOR DAIRY TRAITS IN
SLOVENIAN CATTLE POPULATIONS**

DOCTORAL DISSERTATION

Ljubljana, 2016

Na podlagi Statuta Univerze v Ljubljani ter po sklepu Senata Biotehniške fakultete in sklepa 4. seje Komisije za doktorski študij (po pooblastilu 30. seje Senata Univerze z dne 20. 1. 2009) z dne 25. 3. 2010 je bilo potrjeno, da kandidatka izpolnjuje pogoje za opravljanje doktorata znanosti na doktorskem študiju Bioloških in biotehniških znanosti, znanstveno področje genetika. Za mentorico je bila imenovana prof. dr. Milena Kovač, za somentorico pa doc. dr. Špela Malovrh.

Raziskovalno delo za doktorsko disertacijo je bilo opravljeno na Kmetijskem inštitutu Slovenije.

Komisija za oceno in zagovor:

Predsednik: prof. dr. Jurij POHAR
Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, Oddelek za zootehniko

Član: prof. dr. Miroslav KAPŠ
Sveučilište u Zagrebu, Agronomski fakultet Zagreb

Član: prof. dr. Jože VERBIČ
Kmetijski inštitut Slovenije, Oddelek za živinorejo

Datum zagovora:

Podpisana izjavljam, da je naloga rezultat lastnega raziskovalnega dela. Izjavljam, da je elektronski izvod identičen tiskanemu. Na univerzo neodplačno, neizključno, prostorsko in časovno neomejeno prenašam pravici shranitve avtorskega dela v elektronski obliki in reproduciranja ter pravico omogočanja javnega dostopa do avtorskega dela na svetovnem spletu preko Digitalne knjižnice Biotehniške fakultete.

Betka LOGAR

KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA

ŠD Dd
DK UDK 636.2(043.3)=163.6
KG govedo/krave/molznice/mlečnost/genetika/okolje/okoljska občutljivost/Slovenija
KK AGRIS L10/5214
AV LOGAR, Betka, mag., univ. dipl. inž. zoot.
SA KOVAČ, Milena (mentorica)/ MALOVRH, Špela (somentorica)
KZ SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
ZA Univerza v Ljubljani, Biotehniška fakulteta, doktorski študij Bioloških in biotehniških znanosti, področje genetika
LI 2016
IN OKOLJSKA OBČUTLJIVOST LASTNOSTI MLEČNOSTI PRI SLOVENSKIH POPULACIJAH GOVEDA
TD Doktorska disertacija
OP XI, 125 str., 28 tab., 22 sl., 18 pril., 179 vir.
IJ sl
JI sl/en
AI Sposobnost organizma, da se prilagodi spremembam v okolju, opredeljujemo kot okoljsko občutljivost ali fenotipsko odzivnost. V Sloveniji kljub geografski majhnosti govedo redimo v dokaj heterogenih okoljih. Namen raziskave je bil proučiti okoljsko občutljivost lastnosti mlečnosti v populacijah črno-bele, rjave in lisaste pasme. Kot okoljsko spremenljivko smo uporabili letna povprečja za lastnost v čredi. Proučevali smo količine mleka, beljakovin in maščobe v standardni laktaciji v prvi in v prvih treh laktacijah v obdobju 1990 do 2009 in 2000 do 2009. Uporabili smo dvolastnostno analizo z modelom živali, kjer smo zajeli opazovanja do prvega (slabo okolje) in nad tretjim (dobro okolje) kvartilom, ter analizo po metodi reakcijske norme z modelom očetov, kjer smo zajeli vsa opazovanja in okolje opisali s standardizirano okoljsko spremenljivko. Pri dvolastnostni analizi so ocene genetske korelacije za prirejo v slabem in dobrem okolju za črno-belo pasmo od 0,91 do 1,00, pri rjavi od 0,76 do 0,91 in pri lisasti od 0,86 do 1,00. Ocene dednostnega deleža so višje v dobrem okolju, od 0,14 do 0,30, v slabem okolju so le od 0,06 do 0,14, najvišje so za črno-belo pasmo (od 0,19 do 0,30 in od 0,07 do 0,14). Pri analizi po metodi reakcijske norme se dednostni delež povečuje od 0,03 pri vrednosti okoljske spremenljivke -2 standardna odklona (SD) do 0,40 pri $+2$ SD. Variance za permanentno okolje in ostanek so heterogene, povečujejo se z večanjem vrednosti okoljske spremenljivke. Ocene variance za nagib reakcijske norme so večje od nič in kažejo prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost, največje variance so pri črno-beli pasmi, do $43 \cdot 10^{-4}$. Genetske korelacije med nivojem in nagibom reakcijske norme so v večini primerov nad 0,8, kar zaznamo kot spremembo razpršenosti. Reakcijske norme imajo različen naklon, prisotno je spreminjanje razlik med očeti in tudi posamezne prerazporeditve, ki so pogostejše v slabem okolju (< -1 SD). Rezultati kažejo na prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost pri lastnostih mlečnosti v majhnih slovenskih populacijah, kjer pričakujemo spreminjanje razlik med živalmi in tudi prerazporeditve.

KEY WORDS DOCUMENTATION

DN Dd
DC UDC 636.2(043.3)=163.6
CX cattle/dairy cows/milk production/genetics/environment/environmental sensitivity/Slovenia
CC AGRIS L10/5214
AU LOGAR, Betka
AA KOVAČ, Milena (supervisor)/MALOVRH, Špela (co-supervisor)
PP SI-1000 Ljubljana, Jamnikarjeva 101
PB University of Ljubljana, Biotechnical Faculty, Postgraduate Study Programme of Biological and Biotechnical Sciences, Scientific Area Genetics
PY 2016
TI ENVIRONMENTAL SENSITIVITY FOR DAIRY TRAITS IN SLOVENIAN CATTLE POPULATIONS
DT Doctoral Dissertation
NO XI, 125 p., 28 tab., 22 fig., 18 ann., 179 ref.
LA sl
AL sl/en
AB The ability of organisms to adapt to environmental changes is defined as environmental sensitivity or phenotypic plasticity. Despite Slovenia being geographically small, cattle are reared in heterogeneous environments. The study examines the environmental sensitivity of dairy traits in Holstein, Brown and Simmental populations. Milk, protein and fat yields in 305-day lactation were studied in the periods of 1990-2009 and 2000-2009. The first and first three lactations data were used. Herd-year averages were treated as environmental variables. Data analyses were done by bivariate animal model including observations below the first (low environment) and above the third (high environment) quartile and reaction norm sire model, including all the observations and implementing a standardized environmental variable (EV). Genetic correlations between yields in low and high environment were ranging from 0.91 to 1.0 in Holstein, from 0.76 to 0.91 in Brown and 0.86 to 1.0 in Simmental. Heritability estimates were higher in high (0.14-0.30) than low (0.06-0.14) environment, with the highest estimates (0.19-0.30 and 0.07-0.14) in Holstein. Estimates of heritabilities in reaction norm models varied from 0.03 at -2 standard deviation (s.d.) of EV and 0.40 at +2 s.d. The permanent environment and residual variances were heterogeneous, and estimates were increasing by improving the value of environmental variable. Estimates of variance of the reaction norm slopes were greater than zero and indicated the presence of genetic variability of the environmental sensitivity, the highest being up to 43·10⁻⁴ for Holstein. Genetic correlation between the level and the slope estimated by reaction norm model was high, in most cases above 0.8, suggesting a scaling effect. There is evidence of scaling and re-ranking of sires, which is more common in the low environment (< -1 s.d.). The results suggest the presence of genetic variability of the environmental sensitivity of dairy traits in the Slovenian populations in which scaling and also re-ranking of animals are anticipated.

KAZALO VSEBINE

	str.
KLJUČNA DOKUMENTACIJSKA INFORMACIJA	III
KEY WORDS DOCUMENTATION	IV
KAZALO VSEBINE	V
KAZALO PREGLEDNIC	VII
KAZALO SLIK	IX
KAZALO PRILOG	X
OKRAJŠAVE IN SIMBOLI	XI
1 UVOD	1
1.1 RAZISKOVALNI PROBLEM	1
1.2 CILJ DOKTORSKE DISERTACIJE	2
1.3 RAZISKOVALNE HIPOTEZE	2
2 PREGLED OBJAV	4
2.1 OKOLJSKA OBČUTLJIVOST	4
2.2 VREDNOTENJE INTERAKCIJE MED GENOTIPOM IN OKOLJEM	7
2.2.1 Genotip in okolje	8
2.2.2 Metode vrednotenja interakcije med genotipom in okoljem	9
2.3 INTERAKCIJA GENOTIP OKOLJE IN ODBIRA ŽIVALI	15
2.3.1 Okoljska občutljivost in odbira živali	18
2.4 INTERAKCIJA GENOTIP OKOLJE ZA LASTNOSTI MLEČNOSTI PRI GOVEDU	20
2.4.1 Proučevanja okoljske občutljivosti pri mlečnem govedu	23
2.4.2 Druga proučevanja okoljske občutljivosti	27
2.4.3 Selekcija na okoljsko občutljivost v govedorejskih populacijah	28
2.4.4 Genetski parametri za lastnosti mlečnosti v različnih okoljih reje	29
3 MATERIAL IN METODE	33
3.1 MATERIAL	33
3.1.1 Priprava podatkov	33
3.1.2 Podatki za dvolastnostno analizo	35
3.1.3 Podatki za analizo po metodi reakcijske norme	42

3.1.4	Poreklo	47
3.2	METODE DELA	48
3.2.1	Analize okoljske občutljivosti z dvolastnostno analizo	48
3.2.2	Analize okoljske občutljivosti po metodi reakcijske norme	51
4	REZULTATI IN RAZPRAVA	54
4.1	DVOLASTNOSTNA ANALIZA OKOLJSKE OBČUTLJIVOSTI	54
4.1.1	Razčlenitev strukture podatkov v nizih za dvolastnostno analizo	54
4.1.2	Ocene parametrov disperzije v slabem in dobrem okolju	62
4.2	MODELIRANJE OKOLJSKE OBČUTLJIVOSTI Z REAKCIJSKO NORMO	69
4.2.1	Opisne statistike pri analizi z reakcijsko normo	70
4.2.2	Ocenjevanje parametrov disperzije v majhnih, razdrobljenih populacijah	71
4.2.3	Komponente variance za model reakcijske norme	72
4.2.4	Dednostni delež pri analizi z reakcijsko normo	78
4.2.5	Reakcijske norme za lastnosti mlečnosti	90
4.3	OKOLJSKA OBČUTLJIVOST LASTNOSTI MLEČNOSTI	101
5	SKLEPI	105
6	POVZETEK (SUMMARY)	106
6.1	POVZETEK	106
6.2	SUMMARY	109
7	VIRI	113

ZAHVALA

PRILOGE

KAZALO PREGLEDNIC

	str.
Preglednica 1: Primerjava modelov za vrednotenje GxE med makro okolji (Mulder, 2007)	14
Preglednica 2: Ocene heritabilite v študijah okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti	32
Preglednica 3: Začetna struktura podatkov po pasmah	33
Preglednica 4: Osnovni kriteriji za vključitev podatkov v raziskavo	34
Preglednica 5: Število opazovanj in število očetov po pasmah	34
Preglednica 6: Načrti obdelav z nizi podatkov po pasmah	35
Preglednica 7: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri črno-beli pasmi	37
Preglednica 8: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri rjavi pasmi	39
Preglednica 9: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri lisasti pasmi	41
Preglednica 10: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri črno-beli pasmi	42
Preglednica 11: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri črno-beli pasmi	43
Preglednica 12: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri rjavi pasmi	44
Preglednica 13: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri rjavi pasmi	45
Preglednica 14: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri lisasti pasmi	46
Preglednica 15: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri lisasti pasmi	47
Preglednica 16: Struktura podatkov pri nizih za črno-belo pasmo	56
Preglednica 17: Struktura podatkov pri nizih za rjavo pasmo	58
Preglednica 18: Struktura podatkov pri nizih za lisasto pasmo	60
Preglednica 19: Ocene in struktura (v deležih) fenotipske variance v slabem in dobrem okolju in genetske korelacije med okoljema za prve laktacije	66
Preglednica 20: Ocene in struktura (v deležih) fenotipske variance v slabem in dobrem okolju in genetske korelacije med okoljema za tri laktacije	67
Preglednica 21: Število čred, nivojev letnih povprečij v čredi, krav in očetov pri analizi po metodi reakcijske norme	71

Preglednica 22: Ocene komponent in deležev varianc pri izbranih vrednostih standardizirane okoljske spremenljivke	72
Preglednica 23: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino mleka	74
Preglednica 24: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino beljakovin	74
Preglednica 25: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino maščobe	75
Preglednica 26: Variance za razrede permanentnega okolja po analiznih scenarijih	76
Preglednica 27: Variance za razrede ostanka po analiznih scenarijih	77
Preglednica 28: Dednostni deleži za lastnosti mlečnosti za izbrane vrednosti standardizirane okoljske spremenljivke pri posameznih analiziranih scenarijih	88

KAZALO SLIK

	str.
Slika 1: Reakcijske norme za tri genotipe vzdolž različnih okolij (prirejeno po Bowman, 1972; Lynch in Walsh, 1998; Strandberg, 2006)	6
Slika 2: Dednostni delež za količino mleka v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi	79
Slika 3: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri črno-beli pasmi	80
Slika 4: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri rjavi pasmi	81
Slika 5: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri lisasti pasmi	81
Slika 6: Dednostni delež za količino beljakovin v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi	82
Slika 7: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri črno-beli pasmi	83
Slika 8: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri rjavi pasmi	84
Slika 9: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri lisasti pasmi	84
Slika 10: Dednostni delež za količino maščobe v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi	85
Slika 11: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri črno-beli pasmi	86
Slika 12: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri rjavi pasmi	87
Slika 13: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri lisasti pasmi	87
Slika 14: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino mleka	91
Slika 15: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino mleka	93
Slika 16: Reakcijske norme za količino mleka	94
Slika 17: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino beljakovin	95
Slika 18: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino beljakovin	96
Slika 19: Reakcijske norme za količino beljakovin	97
Slika 20: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino maščobe	98
Slika 21: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino maščobe	99
Slika 22: Reakcijske norme za količino maščobe	100

KAZALO PRILOG

- Priloga A: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri črno-beli pasmi
- Priloga B: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri rjavi pasmi
- Priloga C: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri lisasti pasmi
- Priloga D: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri črno-beli pasmi za prvo laktacijo
- Priloga E: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri črno-beli pasmi za tri laktacije
- Priloga F: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri rjavi pasmi za prvo laktacijo
- Priloga G: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri rjavi pasmi za tri laktacije
- Priloga H: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri lisasti pasmi za prvo laktacijo
- Priloga I: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri lisasti pasmi za tri laktacije
- Priloga J: Struktura porekla za dvolastnostno analizo
- Priloga K: Struktura porekla za analizo po metodi reakcijske norme
- Priloga L: Ocene varianc v dobrem in slabem okolju za prve laktacije
- Priloga M: Ocene varianc v dobrem in slabem okolju za tri laktacije
- Priloga N: Število opazovanj, čred in očetov po letih telitev pri prvi laktaciji
- Priloga O: Število opazovanj, čred in očetov po letih telitev pri treh laktacijah
- Priloga P: Delež permanentnega okolja za količino mleka
- Priloga Q: Delež permanentnega okolja za količino beljakovin
- Priloga R: Delež permanentnega okolja za količino maščobe

OKRAJŠAVE IN SIMBOLI

CPZ	Centralna podatkovna zbirka
GxE	interakcija genotip okolje
ICAR	Mednarodni komite za kontrolo proizvodnje živali (angl. International Committee for Animal Recording)
REML	metoda omejene največje zanesljivosti (<i>angl. restricted maximum likelihood</i>)
PVS	napoved plemenske vrednosti očeta
9009	obdobje od 1990 do 2009
0009	obdobje od 2000 do 2009
SD	standardni odklon
SP	primerjalna vrednost skupno povprečje
LP	primerjalna vrednost letno povprečje

1 UVOD

1.1 RAZISKOVALNI PROBLEM

Organizmi v naravi izkazujejo veliko sposobnost prilagajanja na spremembe v okolju. To jim omogoča tako imenovana fenotipska odzivnost ali okoljska občutljivost – sposobnost genotipa, da v različnih okoljih razvije različen fenotip (De Jong in Bijma, 2002). Genetska varianca za okoljsko občutljivost se uporablja kot pokazatelj prisotnosti interakcije med genotipom in okoljem (GxE). O interakciji GxE govorimo, kadar se genotipi različno odzivajo na spremembe v okolju (Falconer, 1989). Interakcijo GxE največkrat zaznamo v dveh oblikah. Ko so razlike med genotipi v enem okolju večje kot v drugem okolju, sama razvrstitev genotipa pa se ne spremeni, se interakcija kaže kot spreminjanje razlik med genotipi (»scaling«). Kadar se razvrstitev genotipov v različnih okoljih spreminja, se interakcija GxE kaže v obliki prerazvrstitev (prerangiranje). Tako spreminjanje razlik kot prerazvrstitev vplivata na zmanjšanje učinka selekcije (Falconer, 1952). To je pomembno s stališča biologije lastnosti in s stališča selekcije živali. Za samo selekcijsko delo je še posebno pomembna oblika interakcije GxE s prerazvrstitvijo. Tako bo npr. plemenska žival v bogatem okolju razvrščena zelo visoko, v skromnem pa morda ne bo dosegla niti povprečja.

Interakcijo GxE lahko proučujemo z različnimi statističnimi modeli, npr. z vključitvijo interakcije v t. i. tradicionalni kvantitativni genetski model ali z obravnavo fenotipskih vrednosti v različnih okoljih kot različnih lastnosti in ocenjevanjem genetskih korelacij med njimi (Lynch in Walsh, 1998). Model z reakcijskimi normami (De Jong, 1995) omogoča obravnavo okolja kot kvantitativne (zvezne) spremenljivke, saj opišemo fenotipsko izražanje genotipa v različnih okoljih kot funkcijo okolja (Falconer, 1990). Metoda je primerna, kadar se fenotip spreminja postopno in nenehno v izbranem intervalu okolja. Modeli z reakcijsko normo so sicer že dolgo znani v evolucijski genetiki, vse bolj pa se uporabljajo tudi v živinoreji. Za napovedi reakcijske norme se uporablja naključna regresija, s katero opišemo odziv genotipa živali na spremembe v okolju. Indikator prisotnosti interakcije GxE je genetska varianca za nagib reakcijske norme (Kolmodin in sod., 2002). Metoda je zelo uporabna za selekcijske programe v živinoreji, saj omogoča razporeditev plemenskih živali ali genetskega materiala za različna okolja (De Jong in Bijma, 2002).

Pomembnost poznavanja in ovrednotenja interakcije GxE pri selekciji goveda narašča tudi zaradi vse večjega sodelovanja med državami, ki sestavljajo skupaj zelo širok spekter različnih okolij. Pogosto se dogaja, da živali iz drugih populacij, npr. biki v novi populaciji, še zdaleč ne dosežajo genetske vrednosti, dosežene v preizkusu v izvorni državi. Poznavanje interakcije med genotipom in okoljem je podlaga, da lahko pri izboljševanju lastnosti prireje domačih živali upoštevamo tudi njihovo prilagojenost na okolje. Obenem prepoznavanje interakcije GxE omogoči tudi napredek v razvoju metod preizkušanja, genetskega vrednotenja in odbire plemenskih živali, kar je tudi v dobrobit ohranjanju in trajnostni rabi genetskih virov ter genetskemu izboljšanje funkcionalnih lastnosti domačih živali in uporabi lokalnih virov.

V Sloveniji so, kljub njeni majhnosti, po posameznih območjih dokaj različne razmere za rejo govedi: govedo redimo na rodovitnih ravnicah, strminah dolenskega gričevja, v skromnejšem alpskem in kraškem okolju. Tudi dosežena prireja je temu ustrezno različna (Sadar in sod., 2008), kar je posledica različne kakovosti krme, tehnologije reje, navad oz. rejske prakse in seveda genotipske vrednosti živali. Predvidevamo, da zato prihaja do interakcije med genotipom živali in okoljem, v katerem te živali redimo. V raziskavi bomo proučevali, ali je smiselno plemenske živali z odličnimi rezultati v ugodnem okolju širiti tudi v manj ugodnem okolju. Izboljšanim genotipom moramo hkrati ponuditi tudi boljše okolje in oskrbo, zato je argumentiran odgovor na vprašanje, ali za lastnosti mlečnosti v slovenskih razmerah obstaja interakcija med genotipom živali in okoljem, v katerem redimo živali, za slovensko govedorejo toliko pomembnejši.

1.2 CILJ DOKTORSKE DISERTACIJE

Cilj doktorske disertacije je proučiti in ovrednotiti interakcijo GxE za lastnosti mlečnosti v slovenskih populacijah goveda.

Pričakujemo, da bomo v raziskavi na podlagi različnih obravnav okoljske spremenljivke ovrednotili interakcijo GxE za lastnosti mlečnosti v majhni populaciji goveda in raznolikem okolju ter s tem pripomogli k poznavanju interakcije GxE za mlečne in kombinirane pasme goveda. S tem bomo prispevali k razvoju preizkusov, ohranjanju in trajnostni rabi genskih virov ter nakazali nove možnosti za genetsko izboljšanje proučevanih lastnosti in genotipov.

Raziskava bo pokazala, ali je smiselno živali z veliko sposobnostjo prireje mleka v ugodnem okolju uporabljati tudi v siromašnejšem okolju. Če obstaja interakcija GxE, bi bilo v manj ugodnih okoljih primernejše iskati živali, ki so v revnem okolju dale boljše rezultate. Torej za namene selekcije v proizvodno zelo heterogenih okoljih ne zadostuje le preizkušanje v boljših razmerah. Kontrolno prirejo je treba razpršiti tudi v povprečnih in revnejših okoljih. Tudi pri nakupu plemenskega materiala iz tujih populacij se ne smemo zanesti samo na preizkuse in genetsko vrednotenje, opravljeno v izvornih populacijah. Plemenske živali potem odbiramo glede na razvrstitev v okolju, v katerem jih bomo uporabljali. Ali nasprotno, če okoljske občutljivosti ni, z neupoštevanjem interakcije GxE ne zmanjšujemo učinka selekcije.

1.3 RAZISKOVALNE HIPOTEZE

V raziskavi bomo uporabili podatke iz kontrole mlečnosti za mlečno in kombinirani pasmi, ki se uporabljajo v Sloveniji za prirejo mleka. Vsako pasmo bomo ločeno obdelali. Preverili bomo naslednje raziskovalne hipoteze:

Razvili bomo statistični model, ki bo omogočal ovrednotiti vpliv interakcije GxE v majhni in razdrobljeni populaciji, ter proučili druge genetske in okoljske parametre.

Za vsako pasmo posebej bomo za izbrane lastnosti mlečnosti ovrednotili vpliv interakcije GxE z večlastnostno analizo, pri tem bomo lastnosti prireje v različnih okoljih obravnavali

kot različne lastnosti. Na podlagi dosedanjih izkušenj pričakujemo nakazan vpliv interakcije GxE.

V nadaljevanju bomo za celotni niz podatkov pri posamezni pasmi za različne spremenljivke okolja uporabili metodo reakcijske norme, ki omogoča vključitev okolja kot kvantitativne spremenljivke. Tako bomo nadgradili večlastnostno analizo in vključili celotno skalo različnih proizvodnih okolij v naših razmerah.

Z razdelitvijo opazovanj v skupine vzdolž različnih okolij bomo v modelih z reakcijsko normo proučili heterogenost varianc ostankov. Pričakujemo, da se bodo variance ostankov z okoljem spreminjale.

Na podlagi ocenjenih genetskih in okoljskih parametrov bomo napovedali plemenske vrednosti živali v različnih okoljih, obravnavanih v raziskavi. Pričakujemo prerazvrstitve ali vsaj spreminjanje razlik med genetskimi vrednostmi genotipov v različnih okoljih. Napovedi plemenskih vrednosti so pri uporabi modela reakcijske norme odvisne od okolja v reji. Pričakujemo, da se bodo reakcijske norme očetov v različnih okoljih razlikovale in nakazale okoljsko občutljivost.

2 PREGLED OBJAV

2.1 OKOLJSKA OBČUTLJIVOST

Organizmi v naravi izkazujejo veliko sposobnost prilagajanja na spremembe v okolju. To jim omogoča okoljska občutljivost ali fenotipska odzivnost, zaradi katere lahko za isti genotip v različnih okoljih dobimo drugačne fenotipske vrednosti (Bradshaw, 1965; Via in Lande, 1985; Falconer in Mackay, 1996; Pigliucci, 2005). West-Eberhard (2003) fenotipsko odzivnost definira kot »sposobnost organizma, da na okoljske spremembe reagira s spremembo oblike, stanja, premikom ali stopnjo aktivnosti«.

Okoljska občutljivost ima genetsko ozadje (Via in sod., 1995) na bioloških, fizioloških, etoloških in drugih nivojih (Smith in Kruglyak, 2008). Organizmom omogoča prilagajanje na heterogeno okolje, kar lahko doprinese k povečani okoljski toleranci (Via in sod., 1995). Sposobnost odzivanja (prilagajanja) na spremembe v okolju je vitalna značilnost vseh organizmov (Pigliucci, 2005). Genotip je občutljiv za določeno lastnost (Scheiner, 1993). S spreminjanjem okolja se bo vrednost te lastnosti spreminjala, vrednost druge lastnosti pa morda ne ali pa precej manj. Pri občutljivih genotipih s spreminjanjem okolja dobimo drugačne fenotipske vrednosti, medtem ko robustni ali stabilni genotipi niso občutljivi na spremembe okolja in pri njih opazimo dokaj konstantne fenotipske vrednosti (De Jong in Bijma, 2002). Genetska variabilnost v okoljski občutljivosti se obravnava kot interakcija med genotipom in okoljem (GxE, Falconer in Mackay, 1996). Predstavljajo jo značilne razlike fenotipskih vrednosti za lastnosti pri istem genotipu v različnih okoljih (Falconer, 1952, 1989; Lynch in Walsh, 1998).

Okoljska občutljivost (fenotipska odzivnost) se meri z **reakcijsko normo**, ki opisuje fenotipsko izražanje genotipa kot funkcijo okoljske spremenljivke (De Jong in Bijma, 2002). Z okoljsko spremenljivko opisujemo kakovost okolja. Z reakcijsko normo na skali za okolje grafično prikazujemo izražanje fenotipov za posamezni genotip. Pri uporabi reakcijske norme povezavo lastnosti (odvisne spremenljivke) in neodvisne spremenljivke praviloma ponazorimo z linearno regresijo, ki jo tu določata nivo v izbrani točki in nagib (Falconer, 1990). Poimenovanje reakcijska norma je za opis povezave med fenotipom in okoljem prvi uporabil Woltereck (1909), ki je tako imenoval spreminjanje lastnosti klonov rakcev *Daphnia* v različnih okoljih.

Okoljsko občutljivost povezujemo z vplivom okolja na fenotip, reakcijsko normo pa z obliko tega vpliva (Scheiner, 1993). Torej je reakcijska norma način prikaza interakcije organizma z okoljem. Sprememba v fenotipu za izbrani genotip v različnih okoljih predstavlja njegovo okoljsko občutljivost ali reakcijsko normo. V izenačenih okoljih je prispevek okolja k fenotipu konstanten, nagib reakcijske norme se ne spreminja. Okoljska občutljivost prihaja do izraza šele, ko se okolje spreminja (Gomulkiewicz in Kirkpatrick, 1992).

Fenotipska odzivnost je lastnost pod genetsko kontrolo (Bradshaw, 1965) in prisotnost GxE ima učinek na selekcijo (Calus in sod., 2006). Van Tienderen in Koelewijn (1994), ki obravnavata fenotipsko odzivnost lastnosti pri selekciji, odzivnost opisujeta kot stranski

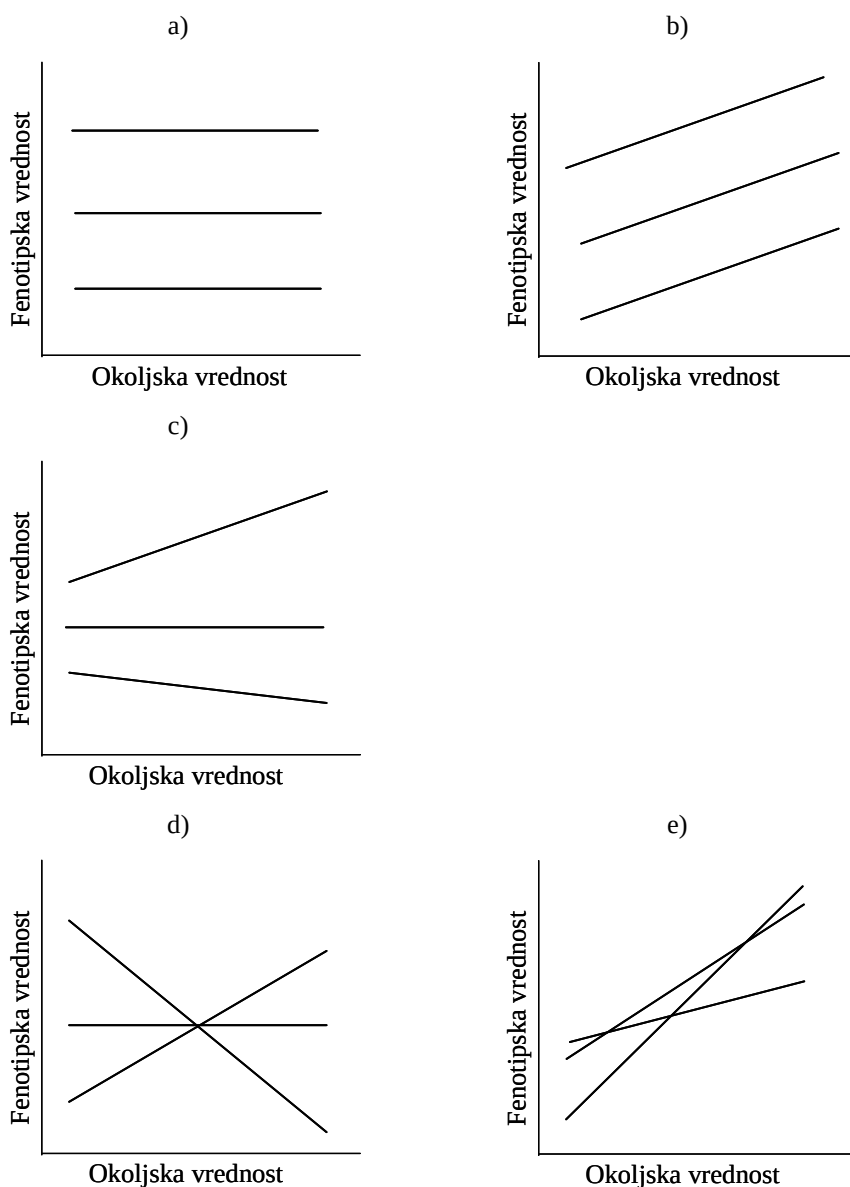
produkt lokalne selekcije v različnih okoljih. Selekcija spreminja frekvenco genov v posameznem okolju. V naravi obstaja genetska varianca za odzivnost oz. nagib reakcijske norme (Pigliucci, 2005), ki jo izkorošča selekcija na okoljsko občutljivost (De Jong, 1995). Ko obstaja genetska varianca za nagib reakcijske norme, govorimo o GxE v populaciji (Kolmodin in sod., 2002; Calus in Veerkamp, 2003; Hayes in sod., 2003; Pigliucci, 2005). Pri selekciji na visoko prirejo občutljivost na okoljske spremembe zmanjšuje genetski napredek v slabem okolju (Jinks in Connolly, 1973), zato je okoljska občutljivost zaželena v okoljih z zelo dobrim gospodarjenjem in visoko prirejo (Hammami in sod., 2009a).

Pigliucci (2005) pojma odzivnost in GxE obravnava ločeno. Odzivnost ponazarja z za genotip specifično funkcijo, ki povezuje okolje in fenotip, torej z reakcijsko normo. GxE jemlje kot statistično mero za celotno populacijo, ki pove, kako se pri spreminjanju okolja genotipom spreminja fenotipsko povprečje za lastnost. Za posamezni genotip Pigliucci (2005) GxE opredeli kot interakcijo med geni in okolji tekom razvoja organizma.

Via in sod. (1995) trdijo, da se genska regulacija lahko spreminja glede na okolje. Ločijo med dvema skupinama genetskih vplivov na odziv v okolju. V prvi skupini se nekateri aleli v posameznih okoljih izražajo z različnim vplivom neposredno na fenotip, kar imenujemo senzitivnost alelov. V drugi skupini regulatorni lokusi lahko vplivajo na druge gene, da se nato različno izražajo v različnih okoljih, kar poimenujemo genska regulacija. Razlike v okoljski občutljivosti bi lahko pojasnili z dejstvom, da se posamezni aleli lahko izražajo le v specifičnem okolju. Geni, ki so v enem okolju v prednosti, so v drugem lahko brez učinka (Hammami in sod., 2008; 2009).

Za GxE je znanih nekaj splošnih značilnosti, a je vsak primer GxE treba obravnavati ločeno (James, 2009). Genetsko variabilnost okoljske občutljivosti zaznamo, ko se razlike med genotipi z okoljem spreminjajo, kar se kaže s spreminjanjem razlik med vrednostmi genotipov (ang. scaling), s prerazvrstitvami ali s kombinacijo obeh oblik (Lynch in Walsh, 1998). Pri obliki spreminjanje razlik med genotipi se predznak razlik med genotipi ohranja, čeprav so vrednosti med okolji različne. Tako je nek genotip boljši ali slabši v vseh okoljih, le razlike do drugih genotipov se spreminjajo. Pri prerazvrstitvah se predznak razlik med vrednostmi genotipov z okoljem spreminja od pozitivnega do negativnega. V slabšem okolju so praviloma razlike med genotipi manjše kot v dobrem (Costa, 1999). Pri veliko genotipih in različnih okoljih je potek reakcijskih norm lahko zelo kompleksen (Lynch in Walsh, 1998). Na sliki 1 so za tri genotipe shematično prikazane različne oblike odzivnosti, povzete po več avtorjih (Bowman, 1972; Lynch in Walsh, 1998; Strandberg, 2006). Prikazanih je pet primerov. V prvem primeru (slika 1a) so razlike med genotipi v vseh obravnavanih okoljih enake in reakcijske norme so brez nagiba. Tu se genetska varianca z okoljem ne spreminja in ni odzivnosti (Strandberg, 2006). V primeru b (slika 1b) imajo reakcijske norme nagib, ki je za vse genotipe enak, in genetska varianca ostaja nespremenjena. Torej v tem primeru obstaja odzivnost, a tu ni prisotnosti genetske variance za odzivnost (Lynch in Walsh, 1998). V naslednjem primeru (slika 1c) je prisotno spreminjanje razlik med genetskimi vrednostmi genotipov v različnih okoljih. V prikazanem naboru okolij so razlike v enem okolju večje kot v drugem okolju, sama razvrstitev genotipov pa se ne spremeni (Bowman, 1972), prisotna je odzivnost in genetska varianca, ki jo pri proučevanju razdelimo na genetsko varianco za nivo in naklon (odzivnost). Prerazvrstitev prikazujemo na poenostavljenem primeru (slika 1d). Razvrstitev izbranega

genotipa se z okoljem spreminja. Na zadnji sliki (slika 1e) prihaja do prerazvrstitve ter spreminjanja razlik med genetskimi vrednostmi genotipov, kar je pogosto prisotno v razmerah reje (Lynch in Walsh, 1998). Razlike med genotipi se z okolji spreminjajo tako v vrednosti kot tudi predznaku (slika 1, primer e), npr. pri mlečnem govedu v raziskavi Streit in sod. (2012) in pri mesnem govedu v študiji Santana in sod. (2013). Spreminjanje razlik med genotipi zaznamo tudi kot heterogeno genetsko varianco med okolji (Falconer in Mackay, 1996; Lynch in Walsh, 1998).



Slika 1: Reakcijske norme za tri genotipe vzdolž različnih okolij (prirejeno po Bowman, 1972; Lynch in Walsh, 1998; Strandberg, 2006)

Figure 1: Reaction norms for three genotypes across the different environments (adapted by Bowman, 1972; Lynch in Walsh, 1998; Strandberg, 2006)

Genetske sposobnosti živali želimo kar najbolj izkoristiti. Kadar se pričakuje izboljšanje okolja, je visoka stopnja okoljske občutljivosti pozitivna, v slabem (ekstenzivnem) okolju pa ima stabilna prireja lahko prednost in je okoljska občutljivost nezaželena (Bytyqi in sod., 2007). Glede na odzivnost na spremembe v okolju delimo organizme na povprečneže (generaliste) in posebneže (specialiste). Povprečneži se razvijajo v heterogenem okolju, njihove reakcijske norme imajo majhen nagib ali so brez njega, posebneži pa se razvijajo v homogenem okolju in imajo reakcijsko normo z velikim nagibom (Valen, 1965; Bryant in sod., 2006). Na spremembe okolja se hitro in močno odzovejo. Specialisti izstopajo v zanje najprimernejših okoljih, medtem ko so povprečneži v najboljših okoljih slabši, a v slabših okoljih so lahko veliko boljši kot posebneži iz dobrega okolja (Kingsolver in sod., 2001). Opredelitev povprečneži oz. posebneži je pogojena tudi z naborom genotipov in okolij, ki jih proučujemo (Bell, 1997). Okolje se lahko spremeni tudi s časom. Genotip, specializiran za specifično okolje, bo imel manjše možnosti prilagajanja okoljskim spremembam (Lin in Togashi, 2002).

Vsak genetski material ni vedno primeren za vsako okolje reje (Bryant in sod., 2006). In kadar se isti genotip uporablja v različnih okoljih, je pomembno poznavanje GxE (Togashi in sod., 2001). S selekcijo domačih živali želimo poiskati in ponuditi genotipe, ki bodo uspešni v razmerah reje, zato se ukvarjamo predvsem z obliko odzivnosti, kjer na opazovanem intervalu prihaja do spreminjanja razlik med genotipi (genetske variabilnosti odzivnosti) in prerazvrstitve (slika 1e). Kadar se živali po plemenski vrednosti med okolji prerazporedijo pri odbiru plemenskih živali, nastopijo težave. To pomeni, da so ene živali primernejše v slabem okolju, a jih druge v boljših okoljih po plemenskih vrednostih presežejo. Dolgotrajna selekcija v enem okolju izboljša prirejo v tem okolju. To pa ne pomeni, da bodo tu selekcionirane živali enako dobre tudi v drugačnem okolju (van der Waaij, 2004). Selekcija plemenskih živali naj bi se zato izvajala v okolju, v katerem se pričakuje prireja njihovih potomcev (Fowler in Ensminger, 1960; Falconer, 1990; James, 2009). Ko obstaja GxE in se selekcija izvaja v enem okolju z namenom doseči napredek v drugih okoljih, se mora preizkušanje izvajati v okolju z največjo genetsko varianco (Togashi in sod., 2001) in tudi v najslabšem okolju, ki mu bodo potomci lahko izpostavljeni (James, 2009).

2.2 VREDNOTENJE INTERAKCIJE MED GENOTIPOM IN OKOLJEM

Za proučevanje GxE potrebujemo informacije več sorodnih osebkov v najmanj dveh različnih okoljih. Pri rastlinah vegetativno razmnoževanje omogoča proučevanje klonov z istim genotipom v različnih okoljih. Pri živalih je proučevanje bolj kompleksno, saj študije lahko izvajamo le na sorodnikih. Za zanesljivo vrednotenje GxE so potrebna opazovanja za dovolj živali s sorodniki v čim več okoljih (Kearney in sod., 2004; Bohmanova in sod., 2008). Zaradi osemenjevanja, ki je zelo razširjena metoda oplojevanja, je pri mlečnem govedu za proučevanje mogoče uporabiti meritev hčera posameznega plemenjaka iz različnih okolij (Strandberg, 2006).

Študije okoljske občutljivosti identificirajo potrebe živali za okoljsko podporo njihovi genotipski vrednosti. Omogočajo prepoznavanje robustnih živali, ki kombinirajo visoko genotipsko vrednost za prirejo s prožnostjo do okoljskih stresorjev. Tako lahko izkoristijo visoke genotipske vrednosti v širokem območju različnih okolij (Knap, 2009). Ocene GxE

kažejo, da je ta vpliv večji in pogostejši, kot se je sprva predvidevalo (Collier in sod., 2006). Za vrednotenje GxE je na voljo več metod in postopkov, ki temeljijo na različnih principih, predpostavkah in matematičnih rešitvah. Iščejo se rešitve, ki so ob sprejemljivih predpostavkah najprimernejše za obravnavano populacijo in razpon okolij, v katerih se leta uporablja. Poleg tega je pri načrtovanju proučevanja GxE treba poiskati kompromis med ceno, dostopnostjo podatkov in izbiro lastnosti (Hammami in sod., 2009b).

Izbor metode za vrednotenje GxE je odvisen od velikosti populacije, lastnosti genotipa, ki ga želimo proučiti, in okolja, v katerem redimo ali vzrejamo proučevane genotipe. Interakcija lahko vključuje genotipe z nekaj razredi, kot so pasme, križanci, linije, genotipi z genetskimi označevalci ali geni z velikim učinkom (*ang.* major gen), ali pa veliko število nivojev pri naključnih vplivih, kot so npr. očetje, ki se uporabljajo v več okoljih. Okolje reje običajno pojasnjujejo dejavniki, kot so čas, lokacija, prehrana, gospodarjenje, uhlevitev itn. Spremenljivke za okolje na splošno lahko razdelimo v dve skupini, kvantitativne (npr. povprečna prireja v čredi) in kvalitativne (npr. nivo prireje, sistem reje). Kvantitativnih se poslužujemo pri analizi po metodi reakcijske norme, kvalitativnih pa pri večlastnostni analizi z omejenim številom okolij.

2.2.1 Genotip in okolje

Za proučevanje okoljske občutljivosti oz. GxE so potrebne informacije za genotip (fenotipske vrednosti) in informacije o okolju, ki opisujejo razmere, v katerih so lastnosti nastajale ali bile izmerjene. Pomembna je definicija obeh (Huquet in sod., 2012b), odvisna je tudi od namena proučevanja. Oba vpliva, genotip in okolje, se lahko obravnavata kot sistematski ali kot naključni vpliv.

Genotip pri proučevanju okoljske občutljivosti lahko predstavlja genetska enota (pasma, križanje, osebek) ali tudi genetska vrednost (osebek z določeno fenotipsko vrednostjo ali genetskimi lastnostmi, QTLi, geni). Definiramo ga lahko kot aleli specifičnega lokusa, lahko kot edinstveno kombinacijo genov vsakega osebk ali z geni, ki so skupni skupini sorodnikov. Genetski vplivi, kot so pasma, hibridi, linije, geni z velikim učinkom, se obravnavajo kot sistematski. Ti predstavljajo genetske razrede, ki jih je lahko prepoznati, nadzorovati in ponoviti. Na podlagi teh vplivov se odloča le občasno, npr. ko se razmišlja o najprimernejšem genotipu za določene razmere reje. Kot naključni genetski vplivi se obravnavajo genetske razlike med osebki ali očetmi znotraj pasme ali linije (James, 2009). Ti vplivi predstavljajo osnovo za selekcijo in s tem genetski napredek.

Za proučevanje interakcije GxE je opredelitev **okolja (okoljske spremenljivke)** pogosto zelo zahtevno, saj je posameznih okoljskih vplivov lahko veliko (Lin in Togashi, 2002), npr. leto, lokacija, generacija, razmere reje ali posamezni vplivi, ki razmere reje oblikujejo, kot npr. klima in njene sestavine, temperatura, vlažnost, padavine, sončna svetloba, dolžina in intenzivnost osvetlitve, prehrana, uhlevitev, gospodarjenje, lahko pa obstajajo tudi interakcije med temi vplivi, npr. genotip-obrok-temperatura. Kot indikator za okolje lahko uporabimo skupino okoljskih vplivov, ki vplivajo na proizvodne oz. spremljane lastnosti, kot so karakteristike črede (sistem gospodarjenja, nivo prireje) ali država oz. območje, v katerem redimo žival (Strandberg, 2006).

V živinoreji okolje vključujemo v obliki sistematskih razredov ali kot naključno kvantitativno okoljsko spremenljivko. Določitev okoljske spremenljivke in okoljske skale je pri tem ključnega pomena (Strandberg, 2006), saj ima lahko precejšen vpliv na rezultate (Calus in sod., 2004; Hammami in sod., 2009b). Sistematsko okolje tvorijo dejavniki, kot so lokacija, nivo krmljenja, prisotnost specifičnih bolezni, medtem ko naključno okolje oblikujejo vplivi z veliko nivoji in malo opazovanji za posamezni nivo, kot npr. letno povprečje za čredo. Pri naključni obravnavi je za vrednotenje okolja potreben dovolj velik vzorec raznolikih okolij, v katerih redimo živali, da lahko dobimo zanesljivo napoved prireje za celoten obseg proučevanih okolij (James, 2009). Vrednosti za okoljsko spremenljivko se med seboj razlikujejo in jih lahko med seboj razporedimo. V praksi običajno nimamo informacije o pravi vrednosti okoljske spremenljivke, ampak iščemo le najboljše približke zanjo (Strandberg, 2006).

Mulder (2007) okolja razdeli v makro in mikro okolje. Kot makro jemlje okolja, ki se razlikujejo v posameznih znanih dejavnikih, kot so prehrana, ravnanje, temperatura v hlevu, vlažnost, sistem uhlevitve itn. Takšna makro okolja dokaj enostavno določimo, lahko jih merimo ali razporejamo v razrede okolja. V makro okoljih h genetski varianci prispevajo znani okoljski dejavniki. Pri okolju kot kvantitativni spremenljivki (naključni) se ta variabilnost izraža kot varianca za nagib reakcijske norme. Znotraj posameznega makro okolja so lahko prisotni nepoznani, t. i. mikro okoljski dejavniki, zaradi katerih prihaja do mikro razlik. Genetska varianca v mikro okoljski občutljivosti je komponenta variance za ostanek in jo sprožajo neznani okoljski dejavniki (Mulder in sod., 2007, 2013).

Lin in Togashi (2002) sta GxE razdelila v tri nivoje interakcij, interakcijo okolja z (i) pasmo (hibrid, linija, genetska skupina, populacija), (ii) osebkom in (iii) genom. Pri proučevanju interakcije med pasmo in okoljem sta za oceno potrebni vsaj dve pasmi in najmanj dve okolji. O interakciji med osebkom in okoljem (interakcija znotraj pasme) govorimo, ko se razvrstitev živali ali sorodnikov določene pasme med okolji spreminja; za oceno je potrebna vsaj ena pasma z več osebki, ki jih uporabljamo v najmanj dveh okoljih (npr. Costa, 1999). Interakcija med genom in okoljem (interakcija znotraj osebka) se kaže na dva načina (Lillehammer in sod., 2009a): (i) ekspresija posameznega gena se med okolji razlikuje ali (ii) pa se geni v posameznih okoljih prižigajo in ugašajo (Griffiths in sod., 2000).

2.2.2 Metode vrednotenja interakcije med genotipom in okoljem

Pri vrednotenju interakcije GxE in modeliranju genetske variabilnosti prevladujejo tri najpomembnejše metode (Strandberg, 2006): model z interakcijo, dvo- ali večlastnostni model in model z reakcijsko normo. Našteti modeli so neke vrste izpeljanka enostavnega tradicionalnega genetskega modela za kvantitativne lastnosti, kjer fenotipska vrednost (P) predstavlja vsoto genotipske vrednosti (G) in vrednosti okolja (E) s simboličnim zapisom $P = G + E$ (Falconer, 1989).

(i) Pri **modelih z interakcijo** razširimo tradicionalni genetski model z interakcijo med genotipom in okoljem (GxE), kar zapišemo z enačbo 1 (Falconer, 1989).

$$P = G + E + GxE \quad \dots (1)$$

Z neuravnoteženimi podatki in prisotnostjo heterogenih varianc med okolji (npr. čredami) je pri tem modelu interakcijo težko interpretirati (Dickerson, 1962). Model z interakcijo so uporabili Dimov in sod. (1995), ki so proučevali interakcijo med očetom in okoljem v čredi. Pri vrednotenju GxE po tej metodi se ni upoštevalo sorodstva med očeti, GxE je predstavljala le dodatni naključni vpliv očeta znotraj črede.

(ii) Pri **modelih z razredi okolja** Falconer (1952) ter Via in Lande (1985) opisujejo različno izražanje lastnosti v različnih okoljih kot različne lastnosti (*ang.* characters), kar imenujejo tudi stanje ali vrednost lastnosti (*ang.* character states). Model z razredi okolja je prvi in pogosto uporabljen pri proučevanju okoljske občutljivosti, ki obravnava fenotipski odziv na različna okolja (Via in Lande, 1985). V študijah proučujejo dve ali več okolij, ki jih opišejo s kakovostjo in ne ovrednotijo z merljivimi značilnostmi/karakteristikami. Tako primerjajo rejo na paši s hlevsko rejo (Kearney in sod., 2004; van der Laak in sod., 2016), ekološki s tradicionalnim načinom reje (Nauta in sod., 2006) ali primerjajo nivoje prireje (Calus in sod., 2002). Razrede okolja določajo tudi na osnovi merljive karakteristike okolja: npr. temperature (Fulkerson in sod., 2008), temperature in vlažnosti (Hayes in sod., 2003) ali v živinoreji na osnovi povprečne prireje v čredi v izbranem časovnem obdobju, npr. letu (Calus in sod., 2002). Na podlagi okoljske spremenljivke zapisom v okolju določijo razred. Uporabijo lahko samo ekstremni okolji (Costa, 1999), tri (Cardoso in Tempelman, 2012) ali več (Fahey in sod., 2007) razredov. Če je razredov okolij več in je opaziti trend spreminjanja variance, potem to nakazuje smiselnost opisa okoljske spremenljivke na kvantitativni skali (zvezni ali diskretni). Fenotipska odzivnost se kaže kot razlika med fenotipskimi nivoji za lastnost v posameznem okolju. V modelu z razredi okolja se skupna aditivna genetska varianca odzivnih lastnosti v obeh oz. vseh okoljih razdeli v genetske variance znotraj posameznega okolja in genetske kovariance med okolji, ki so povezane z GxE (De Jong in Bijma, 2002). Model je omejen na razrede okolij in ne predpostavlja razvrščanja (rangiranja) okolij oz. fiziološke povezanosti (kontinuiteto) lastnosti med okolji (De Jong in Bijma, 2002). Pri oblikovanju razredov je lahko okoljska spremenljivka tudi kontinuirana, a opazovanja umetno razdelimo na intervale.

Analogija t. i. »modelu z razredi okolja« je v živinoreji **dvo- ali večlastnostni model**, kjer se opazovanja v različnih okoljih obravnavajo kot različne, a genetsko korelirane lastnosti. Ko so opazovanja razvrščena v dve okolji, se kot metoda za ovrednotenje GxE uporablja dvolastnostna analiza (npr. Cromie, 1999), pri oblikovanju več kot dveh okolij pa je analiza večlastnostna in ocenjujemo genetske korelacije za lastnost po parih obravnavanih okolij (npr. Marti in Funk, 1994). Lastnosti iz različnih okolij so genetsko korelirane in korelacija kaže stopnjo, do katere na lastnosti vplivajo ali jih regulirajo isti geni (Falconer, 1952). Tako visoka genetska korelacija za lastnost v dveh okoljih kaže, da v teh okoljih isti aleli ali skupine alelov na enak način vplivajo na lastnost (Via in Lande, 1985).

Pri obravnavi lastnosti v dveh okoljih se kot indikator za interakcijo GxE uporablja **genetska korelacija** za lastnost med okoljema (Falconer, 1952). Pri vrednosti genetske korelacije ena interakcije ni (Robertson, 1959). Falconer (1990) navaja, da interakcijo GxE lahko pričakujemo pri genetskih korelacijah, manjših od ena. Podobno v rastlinski študiji Cooper in DeLacy (1994) kot vrednost za prisotnost GxE podajata že genetsko korelacijo manjšo od ena. Tudi v novejših raziskavah (Berry in sod., 2003; Gengler in sod., 2005) so pri korelacijah manjših od 1 ugotovili prerangiranje živali med okolji. Po Robertsonu

(1959) genetska korelacija za prirejo v dveh okoljih blizu 0,8 že kaže na prisotnost interakcije GxE in jo je pri selekciji treba upoštevati. Še posebej pri genetskih korelacijah pod 0,8 preizkus živali samo v enem okolju ne nudi dovolj zanesljive napovedi za prirejo v drugačnem okolju.

Mulder in sod. (2006) ter Montaldo in Pelcastre-Cruz (2012) so proučevali vpliv interakcije GxE na genetske spremembe v populaciji in zagovarjajo nižji prag, ko naj bi korelacija, nižja od 0,6, kazala na GxE, pri kateri so potrebni ločeni rejski programi za posamezno okolje. Genetsko korelacijo med lastnostmi mlečnosti pri govedu v dveh ali več okoljih reje so kot merilo prisotnosti GxE v populaciji uporabili številni avtorji, kot npr. za dobro in slabo okolje na Siciliji (Raffrenato in sod., 2003) ali v ZDA (Castillo-Juarez in sod., 2000), za okolja več držav v ZDA (Carabaño in sod., 1990; Gengler in sod., 2005) in drugje (Ojango in Pollott, 2002; Hammami in sod., 2008), za okolja v različnih laktacijah (Banos in Shook, 1990), okolja pri konvencionalnem in biološkem načinu reje (Nauta in sod., 2006) in za okolja s klasičnim in robotskim načinom molže (Mulder in sod., 2004).

Pri GxE kot spreminjanje razlik med genotipi so genetske variance za proučevano lastnost med okolji različne (Berry in sod., 2003). In tudi če v različnih okoljih ne prihaja do prerazporeditve živali, je že manjši odziv v enem okolju znak za interakcijo, kar zmanjša vrednost informacije, pridobljene v drugem okolju (Goddard in Wiggans, 1999). Pri prisotnosti določenega genotipa v več različnih okoljih predstavlja povprečna genetska korelacija za lastnost po parih okolij mero genetske stabilnosti oz. mero variabilnosti genotipa v različnih okoljih (Lin in Togashi, 2002). Večja povprečna genetska korelacija kaže večjo genetsko stabilnost in naraščajoča stabilnost zmanjšuje občutljivost genotipa na vplive okolja.

Ocene genetskih korelacij med lastnostmi v več okoljih so odvisne tudi od metode analize. Z neustrezno metodo lahko korelacije podcenimo (Cameron, 1993). Ocene genetskih (ko)varianc, dobljenih z dvolastnostno analizo po metodi REML, dajo nepristranske ocene genetskih korelacij (Cameron, 1993). Torej, kadar imamo več genotipov v več okoljih, npr. pasme, linije s preizkusom v različnih sistemih reje (okoljih), se genotip in okolje običajno obravnavata kot sistematska vpliva in za vrednotenje GxE je najprimernejša večlastnostna analiza (Windig in sod., 2011). Večlastnostni model je omejen le na diskretna okolja, ki jih je treba včasih združevati v skupine (Strandberg, 2006; Hammami in sod., 2009b). Zanesljivost genetskih korelacij, ocenjenih med okolji, je zato odvisna tudi od reprezentativnosti okolij (Hammami in sod., 2009b; Huquet in sod., 2012b).

Modeli z interakcijo in večlastnostni modeli predpostavljajo, da obstajajo različna okolja, ki jih lahko enostavno ločimo, npr. čreda, sistem prireje, država. V nekaterih primerih je to edina smiselna razdelitev okolij. Ko se za oceno GxE uporabljajo le opazovanja z določenimi vrednostmi za okoljsko spremenljivko (npr. do drugega in nad tretjim kvartilom), se v analizo ne vključijo vsi podatki. Pri oblikovanju skupin so ekstremne vrednosti lahko vključene v skupino z manj ekstremnimi in tako skupino pomaknejo proti sredini (Huquet in sod., 2012b).

(iii) **Model z reakcijsko normo** je alternativa večlastnostnim modelom za vrednotenje okoljske občutljivosti in omogoča vključitev kvantitativne skale za okolje (Shariati in sod., 2007). Metodo so že na začetku 20. stoletja uvedli evolucijski biologi (Woltereck, 1909) in je zelo uporabna pri vrednotenju okoljske občutljivosti (Bryant in sod., 2006), še posebej, ko se fenotip odziva postopno in (ali) nenehno (kontinuirano) na določenem časovnem ali prostorskem intervalu (De Jong, 1995). Okoljska spremenljivka je merljiva, torej model vključuje okolje kot kvantitativno spremenljivko (De Jong, 1995; Strandberg in sod., 2000; Kolmodin in sod., 2002) in ima analogijo z modelom z naključno regresijo, ki se uporablja v živinoreji (Schaeffer in Dekkers, 1994), le da je pojasnjevalna spremenljivka okolje namesto časovne komponente, kot je npr. stadij laktacije (De Jong in Bijma, 2002). Model z reakcijsko normo se je v živinoreji pričel uporabljati po tem, ko sta Kirkpatrick in Heckman (1989) uporabila naključno regresijo za genetska vrednotenja. Za modeliranje genetskih vplivov v različnih okoljih se uporabljajo kovariančne funkcije, ki se lahko ocenijo v dveh stopnjah ali direktno z naključno regresijo (Van der Werf in sod., 1998; James, 2009). Veerkamp in Goddard (1998) sta med prvimi uporabila kovariančne funkcije pri vrednotenju GxE. Okolje sta definirala kot nivo prireje v čredi.

Reakcijska norma je funkcija, ki opisuje spreminjanje genotipske vrednosti vzdolž okoljskega gradienta. Z njo fenotip prikažemo kot polinomsko funkcijo okolja. Predpostavlja se, da so koeficienti (polinomski) pod genetskim vplivom (De Jong, 1995). Reakcijska norma genotipu omogoča izražanje reakcij na okoljske spremembe (James, 2009). Torej napoveduje niz vrednosti fenotipov, ki bodo nastali, če bo genotip izpostavljen izbranemu intervalu okolij. Reakcijska norma sestoji iz dveh delov, iz nagiba (naklona), ki je odvisen od okolja, in iz od okolja neodvisnega nivoja (povprečja). Varianca nagiba kaže stopnjo GxE za lastnost v populaciji (Strandberg, 2006; Shariati in sod., 2007). Večja varianca za nagib reakcijske norme napoveduje povečevanje razlike med genotipi, ko se okolje spreminja. Nagib reakcijske norme je ključna razlika modela z reakcijsko normo glede na standardni genetski model (Calus in sod., 2004). In nagib reakcijske norme je pri živali merilo za njeno okoljsko občutljivost (Shariati in sod., 2007). Bolj kot je vrednost za nagib reakcijske norme oddaljena od nič, večja je okoljska občutljivost (De Jong, 1995). Živali s strmim naklonom reakcijske norme so okoljsko bolj občutljive (Knap, 2009) in se jih označuje kot odzivne genotipe, ki se odzivajo na okoljske spremembe. Majhen nagib opisuje robustne generaliste (Bryant in sod., 2006). Nagib reakcijske norme se tako pogosto navaja kot merilo za robustnost, ki jo pojmuje kot sposobnost spoprijemanja z okoljskimi spremembami (Friggens in Van der Waaij, 2009). Merilo za okoljsko občutljivost v posameznem okolju matematično predstavimo kot prvi odvod funkcije za reakcijsko normo (De Jong, 1995). Pri linearni reakcijski normi prvi odvod predstavlja nagib reakcijske norme, ki skupaj z genetsko variabilnostjo za okoljsko občutljivost služi kot indikator prisotnosti GxE (De Jong, 1995; Lynch in Walsh, 1998; James, 2009). Pri linearni reakcijski normi se predpostavlja, da se odvisna spremenljivka sorazmerno odziva na spremembo neodvisne spremenljivke, okolja (Shariati in sod., 2007).

Dokler je varianca za nagib reakcijske norme večja od nič, je genetska korelacija med okolji manjša od ena, torej obstaja GxE (De Jong in Bijma, 2002). Genetska korelacija med nivojem in nagibom reakcijske norme tako služi kot dodatni indikator GxE za lastnost v proučevani populaciji. Korelacija, manjša od ena, ima za posledico prerangiranje genotipov v različnih okoljih (Su in sod., 2006). Visoke genetske korelacije med nivojem

in nagibom reakcijske norme (blizu ena) kažejo, da so živali z visoko povprečno plemensko vrednostjo tudi najbolj dovzetne za izboljšanje okolja (Cardoso in sod., 2011). Korelacija med nivojem in nagibom vpliva na obliko interakcije GxE. Pri enaki varianci nagiba je pri visoki genetski korelaciji med nivojem in nagibom manj prerazvrstitev. V primerjavi s povprečnim okoljem pri pozitivni (negativni) korelaciji se prerazporedi več živali v slabših (boljših) okoljih. Če sta nivo in nagib nekorelirana, je prerangiranje simetrično glede na povprečje (Strandberg, 2006). Korelacija med nivojem in nagibom je odvisna od pozicije povprečja na okoljski skali (Van Tienderen in Koelewijn, 1994). Priporoča se, da je presečišče v povprečnem okolju (Van Tienderen in Koelewijn, 1994; Kolmodin in Bijma, 2004). V takem primeru ocena za nivo predstavlja oceno za splošno prirejo in nagib oceno za okoljsko občutljivost posameznega bika očeta (Streit in sod., 2013).

Pri obravnavi parametrov disperzije za reakcijsko normo je treba upoštevati, da so parametri za nivo in nagib pogojeni tudi z izborom okoljske spremenljivke (Van Tienderen in Koelewijn, 1994). S parametri, ocenjenimi z neustrezno izbrano okoljsko spremenljivko, lahko dobimo napačno predstavo o okoljski občutljivosti lastnosti. Pri modelu z reakcijsko normo se okolja vrednotijo na kvantitativni skali in se ne oblikuje razredov okolij. Tako je, upoštevajoč zunanje okoljske dejavnike (temperatura, vlažnost, tehnologija, oskrba), mogoče bolje razložiti razliko med odzivom genotipov v proučevanih okoljih (Hammami in sod., 2009b). Na nivoju populacije okolje z nizko prirejo malo prispeva in ima majhen vpliv na parametre reakcijske norme, medtem ko ima visok nivo prireje večji vpliv (Van Tienderen in Koelewijn, 1994).

Kot okoljska spremenljivka se pri proučevanju GxE z reakcijsko normo pri mlečnem govedu pogosto uporablja povprečni nivo prireje v čredi (npr. Calus in sod., 2002; Kolmodin in sod., 2002; Hayes in sod., 2003; Fikse in sod., 2003b; Lillehammer in sod., 2009b; Strandberg in sod., 2009; Streit in sod., 2012, 2013). Ta okoljska spremenljivka je pogosta že pri modelih z razredi okolja (npr. Banos in Shook, 1990; Petersson in sod., 2005; Ruiz-Sanchez in sod., 2007). Su in sod. (2006, 2009) so uporabili metodo, ki na podlagi Bayesovskega pristopa v modelu z reakcijsko normo omogoča sočasno ocenjevanje genetskih parametrov in okoljskih spremenljivk.

Za analizo po metodi reakcijske norme potrebujemo veliko podatkov in dovolj meritev v različnih okoljih. Le tako daje zanesljive rezultate (Knap in Su, 2008). Pri vrednotenju je treba upoštevati tudi strukturo podatkov, ki je med čredami lahko zelo različna (Zwald in sod., 2005). Model z reakcijsko normo je bil uporabljen v številnih raziskavah v živinoreji, npr. za lastnosti mlečnosti (Strandberg in sod., 2000; Kolmodin in sod., 2002, 2004; Calus in Veerkamp, 2003; Streit in sod., 2012, 2013), življenjske prireje (Petersson in sod., 2005), lastnosti zunanosti (Berry in sod., 2003) in pitovne lastnosti (Santana in sod., 2013; Ribeiro in sod., 2015).

Obsežen pregled **prednosti in slabosti modelov za vrednotenje GxE** med makro okolji, objavljenih v literaturi, je pripravil Mulder (2007). Pri tem je uporabil šest kriterijev (preglednica 1). Najvišje sta uvrščena večlastnostni model in model z reakcijsko normo. Po vseh kriterijih je bil najnižje ocenjen model z interakcijo. Pri tem modelu je problem interpretacija interakcije, še posebej pri neuravnoteženih podatkih in heterogenih genetskih

variancah med okolji (Dickerson, 1962; Fernando in sod., 1984).

Preglednica 1: Primerjava modelov za vrednotenje GxE med makro okolji (Mulder, 2007)

Table 1: Comparison of models for GxE between macro-environments (Mulder, 2007)

Kriterij	Model		
	Z interakcijo	Večlastnostni	Z reakcijsko normo
Narava okoljske skale	Razred	Razred	Zvezna
Ocenjevanje GxE*	0/-	+	0
Fleksibilnost strukture varianc in kovarianc	–	+	0
Napovedljivost fenotipa	–	0	+
Biološka interpretacija GxE	–	0/+	+
Genetska interpretacija GxE	–	+	0
Selekcija na makro-okoljsko občutljivost	–	0/+	+

*subjektivni kriteriji; + – najboljši model, – – najslabši model, 0 – sredinski model

Večlastnostni model je sam po sebi omejen na določeno število okolij. Rezultati selekcije tako niso uporabni izven teh okolij (De Jong in Bijma, 2002). Model z reakcijsko normo opisuje s selekcijo pričakovane spremembe v genotipski srednji vrednosti za polinomske koeficiente v številnih okoljih, ki so zvezna. Ker se koeficienti nanašajo na celotno skalo za okolje, se ta model lahko uporablja tudi za napovedovanje genetskih sprememb v območju okolij, v katerih se selekcija ne izvaja (De Jong in Bijma, 2002). Model z reakcijsko normo je primernejši za študij zveznih odzivov v zveznem okolju, medtem ko je model z razredi okolja (večlastnostni) primernejši za modeliranje diskretnih odzivov v diskretnih okoljih (Van Tienderen in Koelewijn, 1994; De Jong in Bijma, 2002). Polinomski model reakcijske norme v zveznem okolju je sicer mogoče pretvoriti v model stanja lastnosti, obratno pa to ni vedno mogoče (Via in sod., 1995). Meje so lahko precej zabrisane. Modela sta v veliki meri matematično zamenljiva (Van Tienderen in Koelewijn, 1994; De Jong, 1995). Običajno se razlikujeta v izbrani funkciji, kar lahko vpliva na biološko interpretacijo (Mulder, 2007). Z izračunom matrike (ko)varianc za izbrane točke vzdolž okoljskega gradienta se rezultati analize po metodi reakcijske norme lahko pretvorijo v večlastnostne (Van Tienderen in Koelewijn, 1994). Vendar je rezultate večlastnostne analize diskretnih okolij in analize okoljske občutljivosti zveznih okolij z reakcijsko normo pogosto težko primerjati. Pri večlastnostni analizi se običajno vključujejo bolj ekstremna okolja s precej manj podatki, npr. pri tvorbi razredov s kvartili le polovica (Carlén in sod., 2005).

Na izbor metode analize v veliki meri vpliva narava okoljske spremenljivke, ki je diskretna ali zvezna. Pri proučevanju okoljske spremenljivke, ki lahko zajema poljubno vrednost v določenem območju (npr. povprečna prireja mleka), je primerna metoda reakcijske norme. Kadar nas zanima specifično okolje (npr. sistem reje), je primernejša večlastnostna analiza. Obe situaciji se lahko pojavita tudi sočasno, za kar so Windig in sod. (2011) uporabili kombinirano večlastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme. Model priporočajo, ko prihaja do prekrivanja med opisovalci za okolje, kot npr. pri proučevanju spreminjanja prireje v intenzivnem in v ekološkem sistemu reje.

2.3 INTERAKCIJA GENOTIP OKOLJE IN ODBIRA ŽIVALI

Pri določanju vloge GxE v selekcijskih programih je smiselno ovrednotiti vpliv GxE in ta dognanja uporabiti za pripravo učinkovitejših selekcijskih programov. Prisotnost GxE zahteva dodatno pozornost pri selekciji genotipov, ki so primernejši za posamezno okolje. Sočasno pa to genotipu v posameznemu okolju daje dodatno možnost za genetsko izboljšanje, še posebej v primeru neugodnih okoljskih razmer. Razmere, v katerih se vzrejujejo in preizkušajo plemenske živali, so pogosto drugačne od razmer reje njihovih potomcev (Berry in sod., 2003). Še posebej pri reji v specifičnih okoljih je selekcija, ki vključuje tudi GxE, zelo smiselna (Cardoso in sod., 2010). Zanimarjanje GxE lahko privede do napačnih selekcijskih odločitev (James, 2009). Po drugi strani pa poznavanje GxE omogoča, da glede na genetsko vrednost živali v danem okolju z njimi lahko učinkovito prirejamo (O'Neill in sod., 2010).

Pri prisotnosti GxE se razlika med fenotipskimi vrednostmi živali v različnih okoljih spreminja. Med okolji reje se razlike lahko kažejo kot razlike pri ocenah v fenotipski in genetski varianci ter dednostnem deležu lastnosti (Brotherstone in Hill, 1986). Pri tem ne gre zanemariti heterogenih genetskih varianc med okolji (Hill, 1984; Meuwissen in sod., 1996). Ta heterogenost se v populaciji lahko kaže kot prerazvrstitev genotipov ali le v spreminjanju razlik med genotipi (Falconer in Mackay, 1996). Sae-Lim in sod. (2013) so za obliko GxE spreminjanje razlik med genotipi uporabili poimenovanje heterogena genetska variabilnost. James (2009) pojav GxE podobno razdeli na dva tipa, na tip spreminjanje razlik med genotipi in na rang tip. Pri spreminjanju razlik med genotipi bo najboljši genotip v enem okolju najboljši tudi v drugem okolju in obratno, spreminjale se bodo le razlike med genotipi, predznak razlik pa ne. Tu pričakujemo genetsko korelacijo za lastnost med okolji blizu ena (Kolmodin in sod., 2002; Shariati in sod., 2007; James, 2009). Pri rang tipu pa je najboljši genotip v enem okolju lahko slab v drugem okolju. Genetske korelacije za lastnost med okolji so tu manjše od ena (James, 2009). Pri načrtovanju selekcijskih programov, ki vključujejo GxE, je treba razločevati med različnimi tipi interakcije. Vendar odsotnost prerazporeditve pri eni lastnosti še ne pomeni nujno, da GxE ni pomembna in da je spreminjanje razlik med genotipi posledica predkorekcije podatkov (Calus in Veerkamp, 2003). Poznavanje genetskih parametrov odzivnosti za več različnih lastnosti služi pri odločitvah o odbiru plemenskih živali, robustnih za več lastnosti (De Jong in Bijma, 2002). Rejski cilji, ki vključujejo okoljsko občutljivost lastnosti, morajo vključevati tudi korelacijo med lastnostmi (Knap, 2009). Z združevanjem več lastnosti v indeks se spreminjanje razlik med genotipi pri posamezni lastnosti, vključeni v indeks, pri indeksu lahko kaže kot prerangiranju genotipov med okolji (Strandberg, 2006). Na prerangiranje so rejci tradicionalno bolj pozorni kot na spreminjanje razlik med genotipi (Ribeiro in sod., 2015).

V ekstremnih okoljih se lahko zgodi, da ni razmer za izražanje genetske variance za določeno lastnost. Okoljske razlike, ki dušijo ekspresijo variabilnosti, so zelo pogosto lahko vir GxE, še posebej, ko ima ta variabilnost tudi genetsko komponento (James, 2009). Z boljšim okoljem za lastnost se zveča genetska varianca te lastnosti in s tem genetska vrednost (Falconer, 1990). Lin in Togashi (2002) sta GxE ugotovila predvsem pri lastnostih z nižjim dednostnim deležem. Trdita, da so zaradi kompleksnosti GxE pri

selekciji potrebni različni pristopi. Izbor pristopa je povezan s kombinacijo dejavnikov, kot so intenzivnost selekcije, relativne ekonomske teže v posameznem okolju, velikosti okolij, značilnosti okolij (ponovljivost) in narava GxE (heterogene genetske variance, korelacije). Genetska korelacija med lastnostmi se z okoljem spreminja in selekcija v enem okolju lahko da drugačne rezultate v drugem okolju (Windig in sod., 2006). Rejski programi, ki se želijo izogniti problemom zaradi GxE, morajo predvideti odbiro živali v okolju, ki je primerljivo z okoljem reje potomcev odbranih živali (Fowler in Ensminger, 1960; Nicholas, 2009). Tako lahko pričakujemo robustnost lastnosti v različnih okoljih komercialne reje (Knap, 2009).

Selekcija v enem okolju s ciljem izboljšati lastnost v drugem okolju (indirektna selekcija) se lahko odraža s prerazvrstitvami. Njena učinkovitost je pogojena z genetsko korelacijo med lastnostjo v obeh okoljih in dednostnim deležem lastnosti v posameznem okolju (Togashi in sod., 2001; Hammami in sod., 2009a). Pri visoki genetski korelaciji za lastnost med okolji kažejo živali z visoko genetsko vrednostjo v referenčnem okolju še večjo vrednost v favoriziranem okolju (Cardoso in Tempelman, 2012). Večji dednostni delež prinaša večji selekcijski napredek. Vendar so posamezne ocene dednostnega deleža značilne za proučevani niz podatkov in morda ne sovpadajo s pravo vrednostjo dednostnega deleža v populaciji. Ocene genetskih in okoljskih parametrov za lastnost se med populacijami lahko tudi precej razlikujejo (Koots in Gibson, 1996). V spreminjajočih se okoljskih razmerah je selekcijski napredek lažje optimirati na podlagi genetskih vrednosti, specifičnih za okolje (Cardoso in Tempelman, 2012).

Z zmanjševanjem intenzivnosti selekcije narašča podobnost lastnosti med okolji. Podobnost med okolji je v obratnem sorazmerju s stopnjo GxE, ki je še posebej pomembna v razmerah zelo intenzivne selekcije (Lin in Togashi, 2002). Ob upoštevanju narave GxE je treba razločevati med odbiro genotipa za specifično okolje in za širše območje različnih okolij (James, 2009). Pri ponudbi specifičnih genotipov za posamezno okolje bi rejec lahko izbral genotipe, sposobne prilagoditve na to okolje. Taka strategija pomaga vzdrževati genetsko raznolikost. Zagotavljanje genotipov za specifično okolje je po drugi strani drago in dolgotrajno, predstavlja pa tudi nevarnost povečevanja inbridinga in zmanjševanja selekcijskega napredka (Knap, 2009).

Reakcijska norma prinaša spremembe v selekcijo, saj omogoča, da selekcijskemu kandidatu napovemo genetsko vrednost, specifično za okolje, v katerem ga nameravamo uporabiti (Mattar in sod., 2011). Varianca za nagib reakcijske norme nakazuje obseg odzivanja očetov na spremembo okolij reje hčera. Varianca torej pove, kako podoben je vpliv GxE vzdolž različnih okolij. Kadar se vsi očetje odzivajo enako, imajo vse reakcijske norme enak nagib in je varianca za nagib enaka nič (Pollott in Greeff, 2004). Pri majhnem nagibu reakcijske norme je napoved genetske vrednosti potomcev v različnih okoljih (PVS) dokaj konstantna, torej ima oče genotip robusten na okoljske spremembe. Po drugi strani pa se genetske vrednosti za občutljiv genotip z velikim nagibom reakcijske norme spreminjajo po okoljih (Cardoso in Tempelman, 2012). Napoved plemenske vrednosti po modelu z reakcijsko normo je orodje za spremljanje prireje v različnih okoljih, za napoved genetske vrednosti za lastnost v določenem okolju in selekcijo na okoljsko občutljivost v populaciji (Kolmodin in sod., 2003). Izvajanje selekcije na večji nivo za prirejo omogoča postopno večanje nagiba reakcijske norme, torej okoljske občutljivosti. Pri zelo nizkih

dednostnih deležih za nagib reakcijske norme je povečevanje okoljske občutljivosti dolgotrajen proces (Knap, 2009). Pri modelu z reakcijsko normo se živali lahko primerjajo tudi v okolju, v katerem so brez opazovanj (Kolmodin in sod., 2004). Optimalno okolje, v katerem se izvaja selekcija živali, narekujejo dejavniki, kot so okolje, v katerem se bodo odbrane živali uporabljale, višina GxE, določena z razmerjem varianc za nivo in nagib linearne reakcijske norme, genetska korelacija med nivojem in nagibom ter dednostni delež za lastnost, na katero se izvaja selekcija (Kolmodin in Bijma, 2004). Model z reakcijsko normo omogoča ocenjevanje dednostnega deleža na zvezni skali za okoljsko spremenljivko. Seleksijski program je potem mogoče prilagoditi vzorcu spreminjanja dednostnega deleža (Pollott in Greeff, 2004). V modelih z reakcijsko normo so ocene dednostnih deležev večje kot pri večlastnostnih modelih, kar nakazuje možnost večjega učinka selekcije, še posebej v dobrem okolju (Kolmodin in sod., 2003; Cardoso in Tempelman, 2012). Učinek selekcije se tako lahko napove ne le kot fenotipska ekspresija v vsakem okolju, ampak tudi kot okoljska občutljivost lastnosti na spremembe v okolju (De Jong in Bijma, 2002). Okoljsko občutljivost za lastnosti prireje je mogoče vključiti med seleksijske cilje. Realizacija teh ciljev rejcem omogoča, da izbirajo plemenske živali, ki so primernejše za njihovo okolje. Tako je v rejskih programih v govedoreji genetska varianca za nagib reakcijske norme podlaga za vzrejo genetskega materiala za različna okolja reje (De Jong in Bijma, 2002).

Mulder in sod. (2006) so s simulacijskimi analizami proučevali, ali je za različna okolja potreben samo eden ali več seleksijskih programov. Primerjali so različne selekcije sheme pri mlečnem govedu, s katerimi bi v dveh okoljih z GxE dosegli čim večji genetski napredek. Pri enako pomembnih okoljih in genetski korelaciji nad 0,61 je bil z enim seleksijskim programom dosežen največji povprečni genetski napredek v obeh okoljih. Pri nižji genetski korelaciji ($< 0,61$) je bilo optimalno imeti preizkus potomcev v dveh okoljih z enakim številom živali v vsakem okolju. Pri genetski korelaciji med okoljema $> 0,70$ lahko specifična rejska programa v dveh okoljih zvečata genetski napredek z združitvijo seleksijskih ciljev in dosežeta sočasno izboljšanje prireje v obeh okoljih. Pri genetski korelaciji od 0,50 do 1,00 so z rejskimi programi dobili različen povprečni genetski napredek (2 do 12 %). Genetska korelacije se ni spreminjala z dednostnim deležem, številom potomcev po biku in relativno pomembnostjo obeh okolij, kar pa ne velja za intenzivnost selekcije. Z večjo intenzivnostjo selekcije je izvajanje dveh rejskih programov optimalno za genetsko korelacijo od 0,7 do 0,8. Genetska korelacija, pri kateri je genetski napredek različnih seleksijskih programov primerljiv, pomaga pri odločitvah o prednostni shemi preizkušanja (Mulder in Bijma, 2005). Dednostni delež in število potomcev po plemenjaku sta pri odločitvi o sodelovanju dveh rejskih programov manj pomembna, dokler nista v obeh okoljih zelo različna (Mulder in Bijma, 2006). Dolgoročno sodelovanje seleksijskih programov je ob prisotnosti GxE sicer mogoče, ko je genetska korelacija večja od 0,8 do 0,9 (Mulder in Bijma, 2006). Kratkoročno sodelovanje med rejskima programoma je smiselno tudi pri nizkih genetskih korelacijah med okolji reje (0,4 do 0,5), kasneje pa gre vsak svojo pot. Iz sodelovanja več pridobijo manjši rejski programi kot veliki (Mulder in Bijma, 2006).

Togashi in sod. (1999) so proučevali gene glede na njihovo vlogo pri GxE in jih razdelili v dve skupini. Pri genih s konstantnim učinkom se učinek z okoljem ne spreminja, medtem ko je pri genih s spreminjajočim se učinkom učinek specifičen glede na okolje. Za GxE so

odgovorni geni s spreminjajočim se učinkom (Lin in Togashi, 2002). Pravo merilo za velikost GxE v smislu genov, odgovornih za GxE, je t. i. interakcijska korelacija, ki temelji le na variabilnem delu, torej na genetski varianci interakcije. Večji kot je delež variance zaradi genov s konstantnim učinkom, večja je razlika med genetsko in interakcijsko korelacijo. V raziskavi so Togashi in sod. (2002) genetski vpliv očeta razdelili na dva dela, na konstantno in interakcijsko komponento. Zanesljivost ocene interakcijske komponente je bila pogojena s številom hčera po posameznem očetu, medtem ko pri konstantni komponenti tega problema ni bilo. Po rezultatih Togashi in sod. (2002) prisotnost GxE in/ali heterogenost variance očetov med državami zmanjšujeta zanesljivost mednarodne primerjave. Razdelitev vpliva očeta v dve komponenti omogoča tehtanje teh dveh komponent z različnimi težami. Ob prisotnosti GxE in ob upoštevanju le-teh bi tako dosegli večji genetski napredek in zanesljivost napovedi.

2.3.1 Okoljska občutljivost in odbira živali

Fenotipska odzivnost ali okoljska občutljivost organizmom omogoča prilagajanje na spremembe v okolju (De Jong in Bijma, 2002). Genotipi lahko izražajo različno okoljsko občutljivost. V ugodnih okoljih je večja okoljska občutljivost zaželena, v neugodnih okoljih pa bodo okoljsko občutljivi genotipi najbolj prizadeti (Ribeiro in sod., 2015). V novozelandski študiji odziva prireje količine mleka na intenzivnost krmljenja (Bryant in sod., 2006) so pri intenzivnem ameriškem tipu holštajn pasme zaznali veliko večjo okoljsko občutljivost kot pri novozelandskem tipu holštajn pasme in pri džersi pasmi. Občutljivi genotipi (specialisti) so dali dobre rezultate v najboljših razmerah krmljenja, novozelandski holštajn in džersi pa so kot generalisti dali dobre rezultate v slabih in dobrih razmerah reje. To sovпада z ugotovitvami študije Kolmodin in sod. (2003), ki opisujejo povečanje okoljske občutljivosti kot odgovor na selekcijo na veliko fenotipsko vrednost v prisotnosti GxE. Van der Waaij (2004) obratno trdi, da do GxE prihaja zaradi okoljske občutljivosti in da je velikost GxE odvisna od števila generacij selekcije v posameznem okolju.

Pri lastnostih prireje ne želimo odzivnosti, saj je tudi v slabših razmerah zaželena zadovoljiva prireja. Vključevanje odzivnosti v selekcijske programe je pomembno v programih, ki naj bi dali genetski material za različna okolja reje in pri selekciji na večjo robustnost živali (De Jong in Bijma, 2002). Robustnost je sposobnost organizma (živali), da se dobro prilagaja na spremembe v okolju ali na različna okolja. V kontroliranih okoljih ima robustnost manjši pomen. Pri selekciji na večjo robustnost dajemo prednost alelom s pozitivnim vplivom na lastnost in z negativno povezavo med prirejo in okoljsko občutljivostjo (Lillehammer in sod., 2009a). Uspešna selekcija na večjo robustnost je mogoča s kombiniranjem več lastnosti za različna okolja reje (Savietto in sod., 2015).

Selekcija na odzivnost vpliva na nagib reakcijske norme, npr. vpliva na okoljsko občutljivost povprečnega genotipa, ne pa na genetsko korelacijo med okolji ali na varianco za nagib reakcijske norme (De Jong in Bijma, 2002). Zaradi aditivne genetske variance v nivoju reakcijske norme je s selekcijo mogoče izboljšati povprečja (Kolmodin in sod., 2002). Spremembe povprečja in občutljivosti zaradi selekcije v enem ali drugem okolju se lahko napove na podlagi izhodiščne populacije (Falconer, 1990). S selekcijo torej lahko uravnavamo nivoje lastnosti v različnih okoljih, ne moremo pa izločiti GxE (De Jong in

Bijma, 2002). Okoljska občutljivost omogoča ločevanje med očetmi, ki se razvrščajo podobno v vseh okoljih, in očetmi, ki se razvrščajo specifično glede na okolje (Hammami in sod., 2009a). Pri odbiru se okoljske občutljivosti plemenskih živali za prirejo v različnih okoljih zato ne sme spregledati.

Modeli fenotipske odzivnosti so v živinoreji lahko v pomoč pri selekciji robustnih živali ali pri optimizaciji selekcijskih programov za vzrejo plemenskega materiala za različna okolja (De Jong in Bijma, 2002). Bolj ko je nagib reakcijske norme različen od nič, večja je odzivnost genotipa oz. okoljska občutljivost (de Jong, 1995). Z naraščanjem variabilnosti v okolju se pričakuje povečevanje genetskih (ko)variance za nivo in nagib reakcijske norme (De Jong in Gavrillets, 2000). In tudi, ko ni sprememb v povprečnem okolju, prihaja do naključne variabilnosti okolja pri posamezni živali (Kolmodin in sod., 2003). Prisotnost variabilnosti za GxE daje možnost selekcije na občutljivost genotipa za razlike v okolju. Selekcija na okoljsko občutljivost, npr. selekcija na nagib reakcijske norme, je tako neposredno povezana z GxE (De Jong in Bijma, 2002). Avtorja na primeru kombinirane selekcije na mlečnost in velikost živali primerjata selekcijo na odzivnost s selekcijo na največjo prirejo. Okolja se razlikujejo glede na nivo prehrane. Krave z dobro prehrano bodo večje in z večjo prirejo mleka, ki je delno tudi posledica večje velikosti. Zaželeno so krave enake velikosti z veliko večjo prirejo mleka, torej naj bi bil cilj selekcije med okolji povečati prirejo in sočasno zadržati velikost živali. Pomembna prednost fenotipske odzivnosti je v tem, da omogoča vključitev okolja pri selekciji, še posebej, ko se v okolju pričakuje razlike. Seleksijski cilj mora biti naravnan tudi na pričakovane spremembe okolja (De Jong in Bijma, 2002).

Falconer (1990) obravnava vpliv različnih oblik selekcije na okoljsko občutljivost. Če obstaja genetska variabilnost občutljivosti, se kot rezultat selekcije pričakuje spremembe povprečne občutljivosti. Pri neposredni selekciji (npr. individualna selekcija) se odbere najboljše osebkke v tem okolju. Posledično pri taki selekciji naraste občutljivost, ki se kaže v večji okoljski variabilnosti. Pri neposredni selekciji lastnosti se pričakuje, da bo povečana občutljivost prednost za osebkke v dobrem okolju in slabost za tiste v slabem okolju. S selekcijo se okoljska občutljivost povečuje, še posebej pri linearni reakcijski normi (Kolmodin in sod., 2003) in v dobrem okolju (Kolmodin in sod., 2003; van der Waaij, 2004). Selekcija na izenačenost je po drugi strani nasproti nepojasnenim okoljskim dejavnikom, kar se kaže v zmanjšanju okoljske občutljivosti in okoljske variance. Gre za antagonizem v obe smeri, osebkke z visoko fenotipsko vrednostjo se odbirajo v negativno smer, tisti z nizko pa v pozitivno smer. V razmerah selekcije na izenačenost je zmanjšana občutljivost prednost, kadar ima lastnost optimum okrog srednje vrednosti (Falconer, 1990). Sprememba občutljivosti ima zelo majhen vpliv na povprečni genetski doprinos (fitnes). Odzivnost (prilagodljivostna občutljivost) je sama po sebi komponenta fitnesa, neprilagodljivostna občutljivost vpliva na fitnes le preko vpliva na fenotip lastnosti (Falconer, 1990). Negativni učinki povečanja makro okoljske občutljivosti zaradi selekcije se kažejo v porastu problemov, povezanih z zdravjem in počutjem živali, posebej v skromnih razmerah (Mulder in sod., 2007).

2.4 INTERAKCIJA GENOTIP OKOLJE ZA LASTNOSTI MLEČNOSTI PRI GOVEDU

V živinoreji je proučevanje GxE najpogostejše pri govedu, še posebej pri pasmah, usmerjenih v prirejo mleka. Zaradi osemenjejanja se hčere posameznih plemenskih bikov uporabljajo hkrati v različnih čredah znotraj države izvora bika in tudi v čredah po svetu. Zahvaljujoč kontroli prireje mleka, ki se izvaja po pravilih mednarodne organizacije za kontrolo prireje ICAR (ICAR, 2009), se lastnosti mlečnosti v posamezni populaciji in med populacijami spremljajo primerljivo in zbrani podatki služijo tudi za proučevanje GxE.

Čreda je najpogostejše osnovna enota proučevanega okolja (okoljske spremenljivke) v govedoreji. Definicija okoljske spremenljivke kot značilnosti posamezne črede zelo otežuje primerjavo različnih okolij. Združevanje čred glede na okoljske podobnosti je alternativa, vendar je uporabnost in zanesljivost ocenjevanja GxE odvisna od kriterijev združevanja (Hammami in sod., 2009b). Pri določitvi okoljske spremenljivke za vrednotenje GxE imajo lastnosti, ki jih lahko merimo (npr. temperatura), prednost pred izračunanimi, kot so npr. povprečja lastnosti (Mulder, 2007). Izhodišče so lahko tudi specifične lastnosti, kot so sistem molže (Mulder in sod., 2004), način krmljenja (Cromie in sod., 1998; Cromie, 1999; Boettcher in sod., 2003; Kearney in sod., 2004; Fahey in sod., 2007), velikost črede (König in sod., 2005), način gospodarjenja (Nauta in sod., 2006) itn.

Pri vrednotenju GxE v govedoreji se povprečna prireja v čredi (James, 2009) in določeni časovni enoti pogosto uporablja kot **okoljska spremenljivka**. Vrednost okoljske spremenljivke lahko določimo kot odstopanje povprečne prireje v danem okolju od primerjalne vrednosti, ki jo predstavlja povprečje povprečij vseh (ali dela) primerjalnih enot (skupin). Na povprečno prirejo vplivajo tudi različni okoljski dejavniki, ki jih ni mogoče zaznati (Streit in sod., 2013). Za kreiranje okoljske spremenljivke, ki izhaja iz povprečne prireje v čredi, se uporabljajo različne metode, od enostavnih povprečij za čredo po letu (Kolmodin in sod., 2004) do zelo sofisticiranih, kot so faktorska analiza (Huquet in sod., 2012b), analiza glavnih komponent (Weigel in Rekaya, 1999, 2000) in kanonična korespondenčna analiza (Haskell in sod., 2007), ki temeljijo na specifičnih opisovalcih okolja. Te metode naj bi omogočale določiti okolje glede na specifične značilnosti reje. Pri uporabi kovariančnih funkcij se okolje obravnava kot zvezno spremenljivko za poljubno skupino podatkov. Najenostavnejša kovariančna funkcija opiše okoljsko občutljivost za genotip kot linearno funkcijo okoljske spremenljivke (Calus in Veerkamp, 2003). Vsak genotip ima svojo vrednost v različnih okoljih in okoljska občutljivost genotipa je potem regresija njegove lastne fenotipske vrednosti na vrednost okolja (Falconer in Mackay, 1996).

V modelu z reakcijsko normo se kot približek za vrednost neodvisne okoljske spremenljivke, ki je po navadi neznana, pogosto uporablja fenotipsko povprečje za lastnost v posameznem okolju, kot npr. letno povprečje v čredi (Strandberg in sod., 2000; Kolmodin in sod., 2002; Strandberg, 2006; Huquet in sod., 2012b). Fenotipsko letno povprečje v čredi je za opisovanje okolja zelo praktično, čeprav poleg okolja vsebuje tudi genetski nivo v čredi, ki jo proučujemo. Temu se lahko izognemo s predkorekcijo podatkov, pri kateri v model za izračun neodvisne spremenljivke vključimo vpliv očeta. Alternativa je lahko tudi indeks čreda-letno, sestavljen iz več lastnosti, iz informacij, ki

opisujejo razmere v reji itd. (Strandberg in sod., 2000). Uporaba fenotipskih povprečij je pri modelu z reakcijsko normo lahko tudi vprašljiva. K temu lahko prispevajo nenaključni izbor očetov, slabe genetske vezi med čredami in majhne črede, kar negativno vpliva na ocene okoljskih parametrov in napovedi plemenskih vrednosti (Calus in sod., 2004). Pri načrtnem izboru genetskega materiala v populaciji je to ocenjevanje lahko pristransko (Strandberg, 2006), še posebej za črede z visokim genetskim nivojem (Strandberg in sod., 2000). V čredah z visokim genetskim nivojem naj bi bila vrednost okoljske spremenljivke precenjena (bias upwards), vendar vključitev sistematskega vpliva očeta v model ni vplivala na ocene komponent varianc (Kolmodin in sod., 2002). Tako genetski nivo črede ni vplival na ocene komponent varianc, kar še posebej pričakujemo pri naključni uporabi bikov, ko je pričakovana vrednost plemenskih vrednosti nič (Calus in Veerkamp, 2003). Okoljska spremenljivka, ki vključuje fenotipska povprečja lastnosti, je pri lastnostih mlečnosti pogosto povezana z odvisno spremenljivko. Kljub temu okoljska spremenljivka, ki je funkcija odvisne spremenljivke, pri vrednotenju GxE ni nujno neustrezna (Fikse in sod., 2003b). Pri švedskem rdečem govedu je bila uporabljena povprečna količina beljakovin kot okoljska in kot odvisna spremenljivka v študiji GxE (Kolmodin in sod., 2004). Povprečna količina beljakovin na nivoju letnega povprečja v čredi je bila primerna kot okoljska spremenljivka za prirejo beljakovin, informacija pa je dostopna v okviru podatkov, ki se zbirajo pri kontroli prireje mleka. Ista okoljska spremenljivka je lahko primerna tudi za več lastnosti (Strandberg, 2006). Pri oblikovanju okoljske neodvisne spremenljivke naj bo vključenih čim več živali iz posamezne črede (Calus in sod., 2004). Tako se vrednost okoljske spremenljivke bolj zanesljivo določi. Z razširitvijo intervala za okoljsko spremenljivko iz letnega povprečja v čredi na več let skupino povečamo, a po drugi strani lahko izgubimo spremembe okolja. Vrednost neodvisne spremenljivke lahko standardiziramo. Pri standardiziranih okoljskih skalah lažje interpretiramo ocene parametrov varianc in kovarianc (Strandberg, 2006). Izključitev ekstremnih okolij iz vrednotenja GxE z linearno reakcijsko normo nima vpliva na varianco za nagib reakcijske norme, saj je nagib tu neodvisen od okolij (Shariati in sod., 2007). Z izločitvijo slabih okolij tako ne izločimo GxE (Bowman, 1972).

Raffrenato in sod. (2003) kot dobro alternativo okoljski spremenljivki povprečje črede, ki je pri heterogenih variancah lahko problematična, ponujajo okoljsko spremenljivko, tvorjeno na podlagi standardnih odklonov lastnosti. Calus in sod. (2002) so okolje ocenili s standardnim aditivnim genetskim modelom in to oceno potem uporabili kot približek za neznano neodvisno spremenljivko v modelu z reakcijsko normo. Huquet in sod. (2012a; b) so kot okoljsko spremenljivko pri vrednotenju GxE za lastnosti mlečnosti z večlastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme uporabili vrednost, ki so jo poimenovali profil čreda-dan kontrole, ki so jo pridobili iz ocene vpliva čreda-dan kontrole v nacionalnem vrednotenju plemenske vrednosti. Ker so v model vključeni tudi drugi sistematski vplivi, profil čreda-dan kontrole dobro opiše klimatske dejavnike in oskrbo v čredi (še posebej prehrano), enak je za vse krave na kontrolni dan in hkrati korigiran za ostale sistematske vplive. Profil torej predstavlja nivo oskrbe v čredi na dan kontrole in vključuje tudi okoljske spremembe v času.

Študije GxE le redko kot okoljsko spremenljivko vključujejo nivo prehrane živali. Taka je raziskava Dekleva in sod. (2012), kjer so ugotovili prisotnost GxE za lastnosti mlečnosti pri črno-beli pasmi v okoljih z restriktivnim krmljenjem. Ponudba manjših količin krme,

kot jo živali lahko zaužijejo, ali pokladanje krme s slabo energijsko vrednostjo kravam ne omogoča izraziti genetske vrednosti. Spreminjanje razlik med plemenskimi biki in posamezne prerazvrstitve so bile ugotovljene tudi v okoljih z nizkim in visokim nivojem močne krme v obroku na Irskem (Cromie, 1999).

K GxE za lastnosti mlečnosti lahko doprinese tudi velikost črede (König in sod., 2005). Kadar sta oskrba živali in vodenje črede v majhnih čredah slaba in v večjih čredah dobra, je velikost črede uporaben kazalnik oskrbe živali v čredi. Tako v večjih čredah lahko pričakujemo drugačno prirejo hčera kot v manjših (Zwald in sod., 2003b). Večja prireja v čredi je povezana tudi z večjo okoljsko varianco (Falconer in Mackay, 1996; Kolmodin in sod., 2002). Ko so razlike med čredami velike, je smiselno črede združevati v skupine glede na nivo prireje ali fenotipsko varianco (Boldman in Freeman, 1990). Nevključitev vpliva GxE pri analizi med čredami lahko privede do nezanesljivih ocen genetskih parametrov (Van Tassell in Berger, 1994). Že pred dvema desetletjema so Mrode in Swanson (1994) ter Banos in Shook (1990) pri vrednotenju lastnosti mlečnosti ugotovili potrebo po vključitvi interakcije oče-čreda v model. Pri tem so GxE obravnavali kot interakcijo med bikom očetom in čredo, v kateri so bile njegove hčere.

Vključitev več podatkov o posamezni živali in njenih sorodnikih poveča zanesljivost ocen. Genetsko vrednotenje, ki temelji na podatkih petih laktacij, omogoča veliko boljše napoved genetske vrednosti za prirejo kot napoved na podlagi le ene laktacije. Večja zanesljivost zaradi več informacij po posamezni živali doprinese tudi k večjemu genetskemu napredku (Falconer, 1989). S podrobnejšimi fenotipskimi informacijami naj bi pojasnili več GxE, tako so ocene vpliva GxE na podlagi dnevnih kontrol večje kot na podlagi laktacijskih povprečij (Calus in sod., 2006). Pomemben je tudi stadij laktacije, saj lastnosti prireje v dobrem okolju v zgodnji laktaciji niso dobra napoved za prirejo v slabem okolju proti koncu laktacije (Veerkamp in Goddard, 1998). Za vrednotenje GxE je potrebno dovolj zanesljivih podatkov in tudi v velikih državah, kot so ZDA, je nacionalno vrednotenje genetske vrednosti učinkovitejše za napoved prireje kot regionalno. Pri regionalnem je število hčera zelo dobrih bikov lahko premajhno za zanesljivo vrednotenje. Ob prisotnosti okoljske občutljivosti izboljšanje zanesljivosti vrednotenja z upoštevanjem GxE pogosto ni dovolj za nadomeščanje izgub zanesljivosti zaradi vključevanja manjšega števila hčera in informacij (Norman in sod., 2005).

Modeli z reakcijsko normo omogočajo skupno obravnavo GxE in heterogenih genetskih varianc po različnih okoljih (Mattar in sod., 2011). Kadar je genetska varianca zaradi prisotnosti GxE heterogena, je tudi **varianca ostanka** heterogena, kar v govedoreji velja za lastnosti prireje mleka (Lillehammer in sod., 2009b). In večina razlik v ocenah genetskih parametrov izhaja iz razlik v varianci ostanka (Koots in Gibson, 1996). V modelu z reakcijsko normo so heterogene variance za ostanke primernejše kot homogena varianca (Kolmodin in sod., 2002; Strandberg, 2006). Pri homogeni varianci ostankov dobimo v modelu z reakcijsko normo oceno variance le za povprečno okolje (Shariati in sod., 2007). To še posebej velja za model očetov (Lillehammer in sod., 2009b), kjer kar tri četrtine genetske variance ostane v ostanku (Falconer in Mackay, 1996). Z vključitvijo heterogenih varianc za ostanek se fenotipska varianca bolje razdeli na genetsko in okoljske komponente (Cardoso in sod., 2011). Pri upoštevanju heterogene variance za ostanek v modelu reakcijske norme po okoljih dobimo genetsko vrednost živali, ki je specifična za okolje in

kot taka dobra izbira za odbiro živali (Cardoso in Tempelman, 2012). V primerih heterogenih varianc in možnosti prerazporejanja živali v ekstremnih razmerah ima lahko model z reakcijsko normo prednost pri uporabi za napovedovanje genetske vrednosti za lastnosti mlečnosti (Kolmodin in sod., 2002) in pri mesnih pasmah goveda (Cardoso in sod., 2011).

Pri tvorbi razredov za ostanek so pristopi različni. Kolmodin in sod. (2004) so z enako velikimi (število opazovanj) razredi za ostanke dobili boljše rezultate kot z enako širokimi, pri vrednotenju GxE za količino beljakovin so bile heterogene variance za ostanek primernejše kot homogene. Huquet in sod. (2012b) so razrede za heterogene variance za ostanek oblikovali glede na leto rojstva krav. Vsaka skupina je obsegala štiriletno obdobje. Pri upoštevanju heterogenih varianc za ostanek je bila prostranost pri modelu očetov in pri modelu živali manjša v primerjavi s homogenimi variancami za ostanek (Lillehammer in sod., 2009b). Nasprotno so Cardoso in sod. (2005) pri uporabi modela s homogeno varianco za ostanek dobili več prerazporeditev med genotipi kot pri heterogenih variancah za ostanke. S heterogenimi variancami so se pri proučevanju lastnosti mlečnosti soočali tudi v preteklosti. Canavesi in sod. (1995) so z modelom živali proučevali interakcijo oče-čreda in heterogenost okoljske variance. Vpliv interakcije je bil majhen. Pri heterogenih variancah se je zanesljivost v primerjavi s homogenimi zmanjšala. Z vključitvijo interakcije oče-čreda se heterogenost ni zmanjšala. Z interakcijo oče-čreda so se ukvarjali tudi Dimov in sod. (1995). V populacijah črno-bele pasme v ZDA so ugotovili, da varianca za interakcijo oče-čreda predstavlja 2 % celotne fenotipske variance.

2.4.1 Proučevanja okoljske občutljivosti pri mlečnem govedu

Največ proučevanj GxE v živinoreji je prav pri mlečnem govedu, še posebej v ameriških in evropskih okoljih in pri črno-beli pasmi. Okoljske razmere za prirejo mleka se med državami lahko zelo razlikujejo (Kearney in sod., 2004). Med proučevanji GxE po populacijah najprej predstavljamo študije v ZDA. Zlasti pri črno-beli pasmi ima ameriška selekcija velik vpliv na svetovno. V eni prvih študij GxE za lastnosti mlečnosti pri črno-beli pasmi v Ameriki (Lytton in Legates, 1966) niso ugotovili prerazporeditve očetov v okoljih severnih in južnih držav ZDA. V drugem proučevanju GxE so Carabaño in sod. (1990) vključili populacije črno-bele pasme treh držav ZDA s specifičnimi okolji. Za količino mleka in maščobe ter vsebnost maščobe so dobili visoke genetske korelacije med državami (blizu ena), tudi dednostni deleži so bili podobni. Kearney in sod. (2004a) so za črno-belo pasmo v ZDA ugotovili prisotnost GxE za lastnosti mlečnosti pri količini mleka na paši in v hlevu. Ko so opazovanja glede na okoljsko spremenljivko razdelili s kvartili, so v konvencionalnih rejah za vse lastnosti v ekstremnih okoljih dobili genetsko korelacijo blizu ena, v pašnih rejah pa najnižji za količino mleka (0,82) in za količino beljakovin (0,85). To kaže na možnost drugega izražanja genov za količino mleka in beljakovin v bolj siromašnem pašnem okolju, kjer lahko pride do prerazvrstitev živali. Ker je genetska povezanost med okoljema dokaj visoka, niso predvideli selekcije, specifične za pašno rejo. Nacionalni obračun je dal zanesljivejše napovedi za bodočo prirejo hčera kot regionalni. Razlike v ocenah dednostnih deležev so bile med okoljema za prirejo mleka na paši in v hlevu majhne (do 0,05). Med okolji se je dednostni delež za količino mleka in beljakovin bolj razlikoval kot za količino maščobe (Kearney in sod., 2004). Pri črno-beli pasmi Norman in sod. (2005) niso zaznali GxE za lastnosti, vključene v genetsko vrednotenje

prireje mleka na celotnem območju ZDA in v severovzhodnih državah ZDA. V nacionalni obračun plemenskih vrednosti je vključenih več bikov kot v regionalni, saj je pri regionalnem v nekaterih regijah premalo opazovanj po posameznem očetu, ki se zato izloči iz obračuna. Izboljšanje zanesljivosti napovedi plemenskih vrednosti z vključitvijo vpliva GxE ni nadoknadilo zmanjšanja zanesljivosti zaradi zmanjšanja obsega podatkov. Za lastnosti prireje mleka na paši in v hlevu v ZDA, obravnavane glede na kvartile, so bile genetske korelacije med okolji na paši in v hlevu med vsemi okolji v hlevu in najboljšim na paši visoke, blizu 1. Zato lahko sklepamo, da je prireja v teh okoljih regulirana z istimi geni (Fahey in sod., 2007). Izhodišča proučevanj prisotnosti okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti v ZDA so med seboj različna, kar otežuje primerjavo ugotovitev. Zwald in sod. (2005) kot možen vzrok za nižje genetske korelacije med okolji omenjajo uporabo mladih bikov v slabših okoljih in rejo hčera že preizkušenih bikov v dobrih okoljih. Kearney in sod. (2004b) za krave črno-bele pasme na paši in v hlevu v ZDA niso ugotovili GxE za povprečno število somatskih celic v laktaciji, poporodni premor, dobo do prve osemenitve in indeks osemenitev. S klasično odbiro najboljših očetov so dobili največji genetski napredek. Rezultati preizkušanja v dobrem okolju (npr. ZDA) so uporabni predvsem v čredah z visokim nivojem oskrbe in prireje, torej v dobrem okolju. V slabših okoljih je njihova uporabnost veliko manjša, saj je v takem okolju njihova genetska vrednost precenjena (Cromie, 1999).

Večjo okoljsko občutljivost so ugotovili v študijah lastnosti mlečnosti v ZDA in drugih ameriških populacijah. Državo kot okolje reje so definirali Stanton in sod. (1991). Za populacijo črno-bele pasme v ZDA in v treh državah Latinske Amerike so za količino mleka dobili heterogene genetske variance in genetske korelacije tudi pod 0,8. Manjša variabilnost latinskoameriških populacij se je odražala v spreminjanju razlik med genotipi, nižjih dednostnih deležih in manjšem genetskem napredku v Latinski Ameriki (od 53 do 87 %) v primerjavi z ZDA. Pomen okolja, v katerem so preizkušani očetje, so preverjali Cienfuegos-Rivas in sod. (1999), ki so proučevali prisotnost GxE za količino mleka pri črno-beli pasmi v Mehiki in ZDA. Glede na standardni odklon znotraj čred in let so črede razdelili na črede z visokim in z nizkim nivojem prireje. Prireja v Mehiki je bila veliko nižja kot v ZDA, največja genetska korelacija je bila ugotovljena med okolji z nizkim nivojem prireje v ZDA in visokim nivojem prireje v Mehiki. Za lastnosti mlečnosti po nivojih prireje v obeh državah so ugotovili značilno GxE s korelacijami od 0,60 do 0,71, prišlo je tudi do prerazvrstitve med živalmi. Plemenske vrednosti, ki so izhajale iz ZDA iz okolja z nizkim nivojem prireje, so bile najboljše napoved za pričakovano prirejo v Mehiki. Za črno-beli populaciji v Združenih državah in Braziliji (Costa, 1999) so bile ocene komponent varianc, dobljene v dvolastnostni študiji GxE za količino mleka in maščob, večje v boljšem ameriškem okolju. Genetska korelacija za količino mleka v obeh okoljih 0,79 in za količino maščobe 0,90 kaže precej visoko stopnjo genetske povezanosti med okoljema. Njene učinke je mogoče pričakovati predvsem v brazilskih čredah z visokim nivojem prireje (dobro okolje). Zaradi večje genetske variance (varianca očetov) tako v dobrem kot v slabem okolju z vnosom genotipov z veliko genetsko sposobnostjo za prirejo lahko pričakujemo izboljšanje predvsem v dobrem okolju.

Med okolji v Kanadi in Mehiki je bila pri črno-beli pasmi ugotovljena značilna okoljska občutljivost za lastnosti mlečnosti (Charagu in Peterson, 1998) in dolgoživost (Mwansa in Peterson, 1998). Med okoljem za količino mleka na intenzivnem pašnem sistemu in s

konvencionalno rejo v hlevu v Kanadi (Boettcher in sod., 2003) so za lastnosti mlečnosti ugotovili manjšo GxE. Najnižja genetska korelacija med okoljema je bila 0,88. Rejci lahko tudi za pašno okolje odbirajo plemenjake iz nacionalne selekcije. GxE se je kazala predvsem s spreminjanjem razlik med okolji, kar bi lahko prispevalo k povečanju dednostnih deležev v konvencionalnem okolju (Boettcher in sod., 2003). V drugi raziskavi v Kanadi (Fatehi in sod., 2003) so med različnimi okolji reje pri črno-beli pasmi za lastnosti parkljev in nog dobili genetske korelacije 0,8 in več.

Costa (1999) je za lastnosti količino mleka in maščobe pri črno-beli pasmi v Braziliji opazovanja razdelil v dve skupini: opazovanja v dobrem in slabem okolju reje. Za razdelitev je uporabil standardni odklon za količino mleka v prvi do peti laktaciji. Ocene komponent varianc za prvo laktacijo so bile v boljšem okolju sicer večje, vendar je bil delež genetske variance (variance očetov) v fenotipski varianci večji v slabšem okolju. Med obema okoljema so dobili zelo visoke genetske korelacije (0,99) za obe lastnosti. Ceron-Munoz in sod. (2004) trdijo, da je z upoštevanjem GxE in heterogenih varianc za ostanek v Latinski Ameriki genetsko vrednotenje prireje mleka mogoče ne glede na meje držav.

Na Irskem, kjer prirejajo mleko pretežno na paši, so Cromie in sod. (1998) ter Cromie (1999) za lastnosti prireje mleka pri črno-beli pasmi v okoljih z veliko in v okoljih z malo dodane močne krme ugotovili precejšnje spreminjanje razlik za vrednost lastnosti med genotipi. Prerazvrstitev plemenskih bikov so zaznali le v okoljih z nizko prirejo. Do podobnih ugotovitev so prišli tudi pri obravnavi okolja glede na nivo prireje mleka (visok, nizek). Genetska korelacija med okolji je bila večja od 0,8. V raziskavi, ki je sledila, so Berry in sod. (2003) za količino mleka s pašo dobili prerazvrstitev živali med irskimi okolji reje.

Na Nizozemskem so Calus in Veerkamp (2003) okolje določili na podlagi povprečne količine beljakovin in drugih lastnosti mlečnosti za leto in čredo. Za lastnosti prireje mleka so ugotovili GxE predvsem kot spreminjanje razlik med genotipi. Za nekatere okoljske spremenljivke je to spreminjanje lahko tudi posledica večje prireje v boljšem okolju. Med lastnostmi so bile razlike v okoljski občutljivosti v populaciji majhne. V raziskavi Nauta in sod. (2006) so količino mleka in količino beljakovin pri črno-beli pasmi v nizozemskih okoljih z intenzivnim gospodarjenjem in s sonaravnim gospodarjenjem definirali kot različni lastnosti v posameznem okolju. Ugotovili so značilno GxE z genetsko korelacijo za količino mleka 0,80 in za količino beljakovin 0,78. Za isto populacijo so na podlagi dnevnih kontrol ugotovili prisotnost GxE med okolji s konvencionalnim sistemom molže in avtomatskim sistemom molže (Mulder in sod., 2004). Ker interakcija ni bila zelo močna, se pri odbiri očetov, preizkušanih na podlagi potomcev iz konvencionalnih sistemov molže, v okoljih z avtomatskimi sistemi pričakuje le manjše izgube pri selekcijskem napredku. Še močnejšo genetsko povezavo brez GxE so za to nizozemsko populacijo ugotovili pri obravnavi prireje mleka na paši in v hlevu (van der Laak in sod., 2016).

Prisotnost GxE, predvsem v obliki spreminjanja razlike med genotipi, so ugotovili tudi v majhni državi, kot je Danska. Vpliv interakcije je večji na količino maščob kot na količino beljakovin in mleka, ki imata tudi podobno reakcijsko normo (Shariati in sod., 2007). GxE za prirejo beljakovin so Norberg in sod. (2014) pri džersi pasmi potrdili v novejši študiji, v

kateri priporočajo vključitev GxE v model za vrednotenje prireje beljakovin. Z modelom z reakcijsko normo so prisotnost GxE ugotovili za količino beljakovin pri nordijski rdeči pasmi (Strandberg in sod., 2000; Kolmodin in sod., 2002, 2004). V študiji prisotnosti GxE za lastnosti mlečnosti pri treh pasmah (črno-bela, normande in montbeliar) v Franciji (Huquet in sod., 2012b) z dvema metodama, z večlastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme, so za obe metodi dobili zelo podobne rezultate. Za obe metodi so kot okoljsko spremenljivko uporabili t. i. profil čreda-dan kontrole, ki temelji na oceni vpliva čreda-dan kontrole v nacionalnem vrednotenju plemenske vrednosti. Genetske korelacije med okolji so bile blizu ena. Med okolji niso ugotovili prerazvrstitve živali.

König in sod. (2005) so proučevali prisotnost GxE za lastnosti mlečnosti glede na velikost črede v Nemčiji. V vzhodni Nemčiji prevladujejo velike črede (500 do 2000 krav), na zahodu pa veliko manjše črede (30 do 60 krav). Za podatke iz velikih čred iz vzhodnih dežel so dobili okoli 30 % večje variance za ostanek in permanentno okolje, medtem ko v aditivni genetski varianci med okoljema ni bilo bistvenih razlik. Ocene genetskih korelacij med okoljema so bile od 0,90 do 0,95. Ugotovili so le manjšo prerazvrstitev med okolji. Le v primeru, ko so med vzhodnimi obravnavali le zelo velike črede, se je korelacija znižala na 0,79. König in sod. (2005) zaključujejo, da je bila razlika v velikosti črede za genetsko korelacijo med okoljema odločilnejša kot geografska razlika. Za isto populacijo so Streit in sod. (2012) za proučevanje okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti uporabili model reakcijske norme, ki je primernejši, kadar se okolje spreminja. Kot okoljsko spremenljivko so uporabili energijsko vrednost mleka. Ugotovili so GxE kot spreminjanje razlike med genotipi, prerazvrstitev pa le v posameznih primerih. V polinomskem modelu z reakcijsko normo so z linearnim členom za vpliv očeta pojasnili večino variance. To se kaže tudi v reakcijskih normah, ki so bile za model s polinomom druge stopnje skoraj linearne. Variance ostanka so bile močno heterogene in so naraščale z naraščanjem vrednosti za okoljsko spremenljivko. Z izboljšanjem okolja so naraščale tudi genetske variance.

Pri črno-beli pasmi Ron in Hillel (1983) v Izraelu za prirejo v čredi kot okoljsko spremenljivko nista ugotovila značilne GxE. Hammami in sod. (2009b) označujejo razmere za prirejo v Tuniziji pri hčerah najboljših očetov iz Luksemburga kot razmere, ki ne omogočajo popolnega izražanja genetske vrednosti za prirejo. V skromnejših tunizijskih razmerah bi bilo primerneje uporabljati bike, ki so bili preizkušani v razmerah, primerljivih s tunizijskimi. Hammami in sod. (2008) dvomijo v primernost črno-bele pasme, selekcionirane v intenzivnih evropskih razmerah reje, v srednjih do slabih razmerah v Tuniziji. Za take skromnejše razmere reje je smiselno poiskati genetski material, selekcioniran v primerljivih razmerah reje, npr. lokalne pasme s tradicijo. Na prirejo vplivajo tudi klimatske razmere. Bohlouli in sod. (2014) so pri črno-beli pasmi v različnih klimatskih okoljih Irana ugotovili GxE za lastnosti prireje. Pri okoljskih spremenljivkah, kot so skupna količina maščobe in beljakovin, nadmorska višina, vročinski indeks in velikost črede, na Novi Zelandiji pri lastnostih mlečnosti skoraj niso zaznali prerazvrstitev plemenskih bikov med skrajnimi okolji (Bryant in sod., 2007). V raziskavo so vključili živali črno-bele pasme (ameriški in novozelandski tip) in džersi pasme, za katere niso ugotovili potrebe po različnih selekcijskih programih za količino mleka.

Globalni trg semena plemenskih bikov prispeva k veliki sorodnosti med populacijami v različnih državah, še posebej pri intenzivni mlečni pasmi, kot je črno-bela (Schaeffer in

sod., 1996). Na podlagi te sorodnosti je v govedoreji zelo poznana uporaba večlastnostnega modela v mednarodnem vrednotenju plemenskih vrednosti, ki ga po metodi večlastnostne mednarodne primerjave (Multiple Across Country Evaluation – MACE; Schaeffer, 1994) za mlečne pasme goveda izvaja Center Interbull (www.interbull.org). V večlastnostni mednarodni primerjavi plemenskih vrednosti MACE (Schaeffer, 1994) vsaka država predstavlja eno okolje. Poglavitni cilj mednarodne primerjave je oceniti genetske povezave med okolji (državami, populacijami). Kot okolje se obravnava posamezna država (ali skupina držav) in med pari posameznih držav se vrednotijo genetske korelacije. MACE vrednotenje omogoča, da se razvrstitve bikov med populacijami lahko razlikujejo (Schaeffer in sod., 1996). Genetske korelacije med okolji (državami) so indikator prisotnosti GxE, pri čemer se morebitna prisotnost GxE znotraj držav z zelo heterogenimi okolji reje v mednarodni primerjavi ne upošteva (Zwald in sod., 2003b). Razlike med posameznimi državami, vključenimi v mednarodno primerjavo, so velikokrat manjše kot razlike med okolji znotraj držav. Vrednotenje, pri katerem država predstavlja posamezno okolje, tako tudi ni optimalno. To so potrdili z več študijami. Z združevanjem podatkov, vključenih v mednarodno primerjavo, v skupine (pet) so bile genetske korelacije med lastnostmi 0,81 do 0,97 (Weigel in Rekaya, 1999, 2000). Pri proučevanju lastnosti mlečnosti v sedemnajstih državah, vključenih v mednarodno primerjavo, so bili kot ključni indikatorji različnih okolij ugotovljeni dejavniki temperatura, velikost črede in vrh laktacijske krivulje (Zwald in sod., 2003a; b). Ne glede na meje držav ugotavljajo, da bi vsa okolja v teh državah lahko razdelili v sedem skupin, kar bi zelo zmanjšalo število okolij v mednarodni primerjavi. Za vsako od teh sedmih okolij reje bi glede na prirejo potomcev in sorodnikov v tem okolju plemenskim bikom izračunali genetsko vrednost za prirejo v posameznem okolju. Da bi izboljšali učinkovitost vrednotenja med državami, so Togashi in sod. (2001) na primeru mednarodne primerjave plemenskih vrednosti MACE (Schaeffer, 1994) vpliv očeta razdelili na konstantni vpliv, ki ni povezan z okoljem, in vpliv interakcije, specifičen za vsako okolje (državo) in povezan z GxE. Oba vpliva so tehtali z različnimi ekonomskimi težami in ju sestavili v agregatni genotip. V primeru enakih ekonomskih tež med državami je bila selekcija v državi z večjo varianco očetov učinkovitejša kot v državi z manjšo varianco očetov. Že v predhodni raziskavi Togashi in sod. (1999) predpostavljajo, da je zelo nezanesljivo, da bi bili vsi geni, ki so odgovorni za kvantitativne lastnosti, vključeni v GxE. Vpliv nekaterih genov je verjetno konstanten, vpliv drugih pa med okolji variira in je povezan z GxE. Variabilni del vpliva očeta je tudi najpomembnejši vzrok, da so genetske korelacije za lastnosti med državami manjše od 1.

2.4.2 Druga proučevanja okoljske občutljivosti

Proučevanje GxE kontroliranjem okolju, npr. v eksperimentalnih čredah, je zelo drago, tudi količina podatkov je omejena. Rezultati so reprezentativni le za določeno skupino živali in jih ni mogoče neposredno prenesti na celotno populacijo (Hammami in sod., 2009b). Študije GxE v eksperimentalnih razmerah kot okoljsko spremenljivko najpogosteje vključujejo omejeno število nivojev, npr. prehrane. Beerda in sod. (2007) so v eksperimentalnih razmerah dveh okolij (z bogatim in skromnim obrokom) pri kravah molznicah z »nizko in visoko genotipsko vrednostjo« kot ključni vpliv na prirejo potrdili nivo prehrane. Ugotovitve, dobljene v eksperimentalnih razmerah, so si tudi nasprotujoče. Tako so Veerkamp in sod. (1994) na podatkih eksperimentalne črede črno-bele pasme proučevali interakcijo med genetskim nivojem skupine živali in nivojem krmljenja (obrok

bogat/reven s koncentratu). Za lastnosti prireje mleka niso ugotovili značilne interakcije med genetskim nivojem in nivojem krmljenja. Nakazana je bila le potencialna GxE za skupno količino maščobe in beljakovin. V avstralskem preizkusu (Fulkerson in sod., 2008) so proučevali prirejo mleka, predvsem s pašo. Za večino lastnosti mlečnosti so ugotovili interakcijo med genetskim nivojem in okoljem (nivo krmljenja močne krme), tako na nivoju posamezne živali kot tudi celotne črede. Pri kravah z večjo genetsko vrednostjo se je z naraščanjem deleža koncentratov v obroku prireja bolj povečala.

Iskanje najprimernejšega genetskega materiala za določeno okolje reje je vedno bolj prisotno tudi v genomskih študijah. Morebitno interakcijo med posameznimi SNP-označevalci (SNP – polimorfizem na posameznem nukleotidu, angl. Single Nucleotide Polymorphism) in okolji za količino mleka v Avstraliji so proučevali Lillehammer in sod. (2009a). Za vse proučevane lastnosti mlečnosti so našli SNP označevalce z značilnim vplivom. Za okoli tretjino SNP povezav so pri uporabi reakcijske norme ugotovili negativno korelacijo med nivojem in nagibom. Med temi SNP-ji vidijo kandidate za selekcijo na robustnost lastnosti prireje, saj zmanjšujejo okoljsko občutljivost (nagib) brez zmanjševanja prireje (nivo). V heterogenih okoljih v Avstraliji je to zelo zelena lastnost. Pri preostalih dveh tretjinah je bila korelacija med nivojem in nagibom pozitivna in bi lahko služila selekciji na okoljsko občutljivost za večjo prirejo. V drugi avstralski študiji okoljske občutljivosti (Hayes in sod., 2009) so v razmerah klimatskih sprememb identificirali skupino genetskih označevalcev, povezanih s sposobnostjo velike prireje mleka. V genomski študiji na nemški črno-beli pasmi so Streit in sod. (2013) z analizo po metodi reakcijske norme potrdili vplive GxE na lastnosti mlečnosti. Številni SNP-ji so bili značilno povezani z nivojem (nivo prireje) in nagibom (okoljska občutljivost) reakcijske norme za lastnost, veliko je bilo takih z značilnim vplivom na oba parametra. Med SNP-ji, ki vplivajo na lastnosti mlečnosti, so našli tudi takšne, ki ne vplivajo le na obliko GxE, ki se kaže kot spreminjanje razlik med genotipi, kar je dober obet za selekcijo na robustnost pri mlečnem govedu. Ugotavljajo, da je okoljska občutljivost za lastnosti mlečnosti tipični kvantitativni vpliv, kontroliran z velikim številom genov z majhnim učinkom in posameznimi geni z velikim učinkom (Streit in sod., 2013). V ZDA so proučevali (Tsuruta in sod., 2015) vpliv GxE na prirejo mleka v velikih in majhnih čredah v treh regijah (jugovzhod, jugozahod in severovzhod) in vključili tudi genomske (SNP) informacije. Pri upoštevanju 30 najpomembnejših SNP označevalcev je bila genetska korelacija za lastnosti med območji ali med velikimi in majhnimi čredami 0,9 ali 1,0. Z vključitvijo večjega števila SNP označevalcev se je genetska korelacija zmanjševala, na od 0,3 do 0,6 pri več kot 40.000 označevalcih.

2.4.3 Selekcija na okoljsko občutljivost v govedorejskih populacijah

Zaradi GxE je v govedoreji veliko potreb po genetskih vrednostih, specifičnih za določeno okolje reje (Windig in sod., 2006; Cardoso in Tempelman, 2012). Razlike v občutljivosti hčera na različna okolja reje narekujejo izbiro plemenjakov glede na pričakovano okolje za rejo hčera (Haskell in sod., 2007). Poznavanje genetskih vzrokov za razlike med živalmi in njihovega odziva na okolje dajejo možnost za izboljšanje prireje tudi v neugodnih okoljih (Collier in sod., 2006).

Pri živalih z visoko genetsko sposobnostjo za prirejo pričakujemo izboljšanje prireje predvsem v bogatem okolju (Costa, 1999). Uporaba plemenskih bikov s plemensko vrednostjo za visoko prirejo v bogatem okolju v ekstremno skromnih okoljih reje je zato zelo vprašljiva (Kearney in sod., 2004). In črede z ekstenzivno prirejo bodo z uporabo semena bikov, preizkušanih le v intenzivnih okoljih, malo pridobile. V takšnih, raznolikih okoljih za prirejo mleka so večje potrebe po plemenskih živalih z genetskimi vrednostmi, ki bi ustrezale pričakovani prireji v posameznem okolju (Cromie, 1999; Norberg in sod., 2014). Pri preizkušanju plemenjakov v različnih okoljih naj se za rejo v določenem okolju izbirajo tisti, ki so dali dobre rezultate v podobnem okolju, sicer je za uspešno rejo okolje potrebno prilagoditi genetskim vrednostim živali (Fulkerson in sod., 2008). Še učinkovitejše je, da se zaradi okoljskih razlik med državami in območji, tuje očete preizkusi v lokalnih razmerah, še preden se jih priporoči za široko uporabo (Cardoso in Tempelman, 2012). Genetsko vrednotenje, specifično okolju reje, lahko veliko doprinese k izboljšanju populacije, še posebej v ekstremnih razmerah reje (Cardoso in Tempelman, 2012).

Selekcija na večjo prirejo pri mlečnem govedu ima za posledico večjo okoljsko občutljivost (Kolmodin in sod., 2003), ki se pri dolgotrajni selekciji na večjo prirejo kaže v slabši plodnosti in zdravstvenih problemih. Posebej so problematična slabša okolja, kjer je plodnost lahko tako prizadeta, da ni dovolj telet niti za redno obnovo, kar vodi do zmanjševanja populacije (van der Waaij, 2004). V okoljih s slabo oskrbo je uporaba semena plemenjakov, odbranih v intenzivnem okolju, zato zelo vprašljiva (Costa, 1999). V ekstenzivnem okolju za prirejo mleka (Kosovo) je bila prisotna visoka okoljska občutljivost, ki je večja pri pasmah z večjimi genetskimi sposobnostmi za prirejo. V skromnejših okoljih je zato primerneje rediti robustne pasme z zmerno prirejo mleka (Bytyqi in sod., 2007).

Velik del razlik za lastnosti plodnosti in zdravja med dobrim in slabim okoljem je posledica razlik v oskrbi živali (Castillo-Juarez in sod., 2000). Pri presoji povezav med lastnostmi prireje mleka, lastnosti zdravja in plodnosti ter učinkom selekcije je treba upoštevati tudi okolje, v katerem so bile plemenske vrednosti in korelacije ocenjene. Povezave med lastnostmi mlečnosti, plodnosti in zdravja se z okolji spreminjajo. To velja tudi za korelirani učinek selekcije pri več lastnostih. V primeru, ko selekcijo lastnosti izvajamo v enem okolju, učinek pa pričakujemo v drugem, se učinki v drugem lahko razlikujejo (Windig in sod., 2006). Kadar GxE ni prisotna, obstajata dve ključni poti izboljšanja lastnosti mlečnosti, boljše vodenje črede in/ali večja plemenska vrednost živali (Huquet in sod., 2012b).

2.4.4 Genetski parametri za lastnosti mlečnosti v različnih okoljih reje

Okoljske razmere v okolju za prirejo vplivajo na genetsko izražanje lastnosti v tem okolju in na genetske povezave za lastnost v različnih okoljih (Castillo-Juarez in sod., 2002). Kadar genotip obravnavamo v povezavi z različnimi okolji reje, kot merilo prisotnosti GxE jemljemo **genetsko korelacijo za lastnost v različnih okoljih**. Pri visokih genetskih korelacijah za lastnost v dveh okoljih se pričakuje enake napovedi plemenskih vrednosti in enako razvrstitev očetov v obeh okoljih (Castillo-Juarez in sod., 2000). Prerazvrstitve živali med okolji pričakujemo pri genetski korelaciji blizu in pod 0,8 (Robertson, 1959).

Vrednost 0,8 se najpogosteje jemlje kot mejno vrednost za genetsko korelacijo. Falconer (1990) kot mejno vrednost predlaga že genetsko korelacijo, nižjo od 1,0.

Castillo-Juarez in sod. (2000) so pri dvolastnostni analizi lastnosti mlečnost pri črno-beli pasmi ocenili genetske korelacije med okoljema (dobro in slabo) blizu ena (0,98). Pri črno-beli pasmi so Raffrenato in sod. (2003) na Siciliji med dobrim in slabim okoljem za lastnosti prireje mleka dobili dokaj nizke ocene genetskih korelacij, od 0,48 do 0,66. V teh okoljih reje so bile korelacije nizke (0,43–0,75) tudi za rjavo pasmo (Raffrenato in sod., 2002). Med okolji štirih držav, vključenih v mednarodno primerjavo, in genotipom za lastnosti mlečnosti pri gernerzi pasmi so Fikse in sod. (2003a) z večlastnostnim modelom dobili genetske korelacije 0,8 in več. Z vključitvijo večjega števila hčera po plemenjaku v posameznem okolju (državi) se genetske korelacije za lastnosti mlečnosti med okolji niso spremenile (Powell in Norman, 2000).

V sosednjih okoljih, ki so si bolj podobna, so bile genetske korelacije za prirejo beljakovin večje, med okolji, ki so si manj podobna, pa nižje, od 0,72 do 0,93. In v slabih čredah, z zelo nizko prirejo beljakovin, je treba prirejo obravnavati kot drugo lastnost (Norberg in sod., 2014). Potrebe po mleku kot univerzalnem živilu so velike tudi v okoljih, manj primernih za rejo mlečnega goveda. Vendar genetska korelacija 0,6 za količino mleka med Luksemburgom in Tunizijo pri črno-beli pasmi odraža različno rangiranje istih plemenskih bikov v teh dveh okoljih in s tem GxE za količino mleka (Hammami in sod., 2008). Pri razdelitvi opazovanj za količino mleka pri črno-beli pasmi v Tuniziji in Luksemburgu v tri nivoje v državi (dobro, srednje in slabo okolje) so Hammami in sod. (2009a) za prirejo v tunizijskih okoljih dobili genetske korelacije pod 0,8, kar kaže na močno prerazvrstitev med okolji v Tuniziji. Le genetske korelacije med prirejo v srednjem in slabem okolju v Luksemburgu ter dobrem v Tuniziji so bile blizu 0,8 in kažejo možnost uporabe istih plemenjakov v teh okoljih. Za prirejo mleka pri črno-beli pasmi v zelo različnih okoljih (Kenija, Velika Britanija) sta tudi Ojango in Pollott (2002) ugotovila nizko genetsko korelacijo (0,49). To potrjuje, da so za ekstremne razmere reje v tropskih krajih najprimernejše živali, preizkušane v primerljivih razmerah reje.

Struktura genetskih in okoljskih (ko)varianc in dednostni delež se z okoljem spreminjajo (Norberg in sod., 2014). Genetska varianca in njen delež v skupni varianci za lastnost sta v boljšem okolju večja (Van Vleck, 1963). Večja genetska varianca za lastnost v boljšem okolju kaže razliko v genetski ekspresiji glede na okolje reje. Večji dednostni delež v dobrem okolju omogoča tudi večji selekcijski napredek kot v omejenih okoljskih razmerah z manjšim dednostnim deležem (Hammami in sod., 2008). V okoljih z višjim nivojem prireje so ocene dednostnih deležev za lastnosti mlečnosti višje (Marti in Funk, 1994; Castillo-Juarez in sod., 2002; Gengler in sod., 2005). Pri proučevanju rjave in črno-bele pasme na Siciliji (Raffrenato in sod., 2002, 2003) so še posebej pri črno-beli pasmi za dobro okolje dobili skoraj enkrat večje ocene genetskih varianc.

Med proučevanju okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti v razmerah reje prevladujejo večlastnostne analize. Povzetki ocen dednostnega deleža za lastnosti mlečnosti pri govedu so strnjeni v preglednici 2. Castillo-Juarez in sod. (2000) so za mlečnost pri črno-beli pasmi dobili različne genetske variance, variance za ostanek in tako različen dednostni delež v posameznem okolju. V boljšem okolju so bile ocene dednostnega deleža višje.

Stojić in sod. (1998) so za količino mleka ter beljakovin v sedmih velikih čredah črno-bele pasme v Srbiji v boljšem okolju dobili veliko večje dednostne deleže kot v slabšem, v slabem okolju je bil dednostni delež le 0,09, v dobrem so z genetsko varianco pojasnil kar petino fenotipske variance. Marti in Funk (1994) sta ameriško (ZDA) populacijo glede na nivo prireje razdelila v štiri skupine (razrede). Heritabiliteta se je povečala iz 0,21 v manj intenzivnih razmerah prireje do 0,30 v najugodnejših. Razlike med ocenami so podobne, vmesni razredi pa govorijo, da je sprememba lahko kontinuirana. Za količino mleka, maščobe in vsebnost maščobe pri črno-beli pasmi v treh državah v ZDA so Carabaño in sod. (1990) dobili največji dednostni delež za vsebnost maščobe, sledi količina mleka (0,22, 0,23 in 0,27) in količina maščobe (0,22 in 0,26). Med državami so razlike med ocenami dednostnih deležev majhne. Podobno so Kearney in sod. (2004a) v ZDA dobili majhne razlike v ocenah dednostnih deležev za količino mleka na paši (0,19) in v hlevu (0,20), tudi za količino beljakovin in maščobe so bile razlike med ocenami dednostnega deleža majhne (0,17 in 0,20 ter 0,19 in 0,23). Na Irskem (Cromie in sod., 1998; Cromie, 1999) so bile ocene dednostnih deležev za vse lastnosti prireje (količino mleka, beljakovin in maščobe) večje v dobrem kot v manj ugodnem okolju. Ocene dednostnih deležev za lastnosti mlečnosti so bile v tej raziskavi precej visoke, še posebej v dobrem okolju (okrog 0,40). Pri obravnavi okolja kot povprečja po čredi v raziskavi Calus in sod. (2002) se je s povečevanjem razlik med okolji dednostni delež za prirejo beljakovin v boljšem okolju povečal. V študiji prisotnosti GxE za lastnosti mlečnosti pri treh pasmah v treh različnih okoljih v Franciji (Huquet in sod., 2012b) so se ocene dednostnih deležev med okolji spreminjale, še posebej pri količinah mleka, maščobe in beljakovin. V boljših okoljih so bile ocene dednostnih deležev višje, pri črno-beli pasmi za količino mleka 0,47, 0,45 in 0,40, za količino beljakovin in maščobe pa 0,39, 0,36 in 0,32 ter 0,45, 0,43 in 0,39. Pri razdelitvi opazovanj za količino mleka pri črno-beli pasmi v Tuniziji in Luksemburgu (Hammami in sod., 2009a) v tri nivoje v vsaki državi (dobro, srednje in slabo okolje) so bili dednostni deleži v obeh populacijah večji v dobrem okolju (0,41 in 0,21). Ocene dednostnih deležev so bile v vseh okoljih večje za Luksemburg (0,31, 0,37 in 0,41) kot za Tunizijo (0,12, 0,15 in 0,21). V tunizijskih razmerah je bila genetska varianca manjša, varianca za permanentno okolje pa večja kot v bogatih razmerah Luksemburga. V obeh populacijah sta bili genetska varianca in varianca za permanentno okolje največji v bogatem okolju. Podobno je bila v Keniji in Veliki Britaniji (Ojango in Pollott, 2002), tudi zelo različnih si okoljih – ocena dednostnega deleža za količino mleka pri črno-beli pasmi je v bogatem britanskem okolju veliko višja (0,45) kot v siromašnem kenijskem (0,25). V nasprotju z večino proučevanj okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti so bile ocene dednostnih deležev za količino mleka in maščobe pri črno-beli pasmi v Braziliji (Costa, 1999) večje v slabšem kot v dobrem okolju, 0,30 in 0,22 za količino mleka in 0,23 in 0,20 za količino maščob. Variance očetov so bile v bogatem okolju večje kot v siromašnem, kjer je bil dednostni delež večji predvsem zaradi zelo zmanjšane variance ostanka. Za količino mleka v večjih čredah v ZDA z ugodnejšim okoljem za prirejo so Tsuruta in sod. (2015) dobili višje dednostne deleže.

Kolmodin in sod. (2004) so za količino beljakovin pri okoljski spremenljivki povprečna letna prireja beljakovin z analizo po metodi reakcijske norme dobili dednostni delež od 0,18 do 0,35. Z izboljševanjem okolja za količino beljakovin je dednostni delež naraščal. Z izjemo zelo slabih okolij so bile korelacije ranga med povprečnim in odstopajočimi okolji visoke, blizu ena. Z modelom z reakcijsko normo so Shariati in sod. (2007) pri črno-

belipasmi na Danskem v boljšem okolju dobili večje ocene genetskih varianc in dednostnih deležev za količino mleka, maščobe in beljakovin.

Dednostni deleži za lastnosti mlečnosti se razlikujejo tudi med zaporednimi laktacijami. Mrode in Swanson (1994) so za črno-belo pasmo za prvih pet laktacij skupaj za količino mleka, beljakovin in maščobe dobili ocene od 0,30, 0,25 in 0,27, za prvo laktacijo pa večje, 0,35, 0,26 in 0,32. Večje dednostne deleže za prvo kot za ostale laktacije so dobili tudi Dimov in sod. (1995). Pri več proučevanih laktacijah po posamezni kravi lahko ocenimo tudi varianco za skupno (permanentno) okolje krave. Tudi ta komponenta variabilnosti je v ugodnejših okoljih za prirejo mleka večja (König in sod., 2005; Hammami in sod., 2009a). To se kaže tudi v večji ponovljivost lastnosti prireje mleka v boljših okoljih (Marti in Funk, 1994; Gengler in sod., 2005).

Preglednica 2: Ocene heritabilite v študijah okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti
Table 2: Estimates of heritability in the studies of environmental sensitivity of dairy traits

Vir	Pasma, lastnost	Tip in opis okoljske spremenljivke	Dednostni delež
Castillo-Juarez in sod. (2000)	ČB*, kg mleka	N**, slabo/dobro	0,22/0,30
Stojić in sod. (1998)	ČB, kg mleka	N, slabo/dobro	0,09/0,21
	ČB, kg beljakovin		0,09/0,19
Marti in Funk (1994)	ČB, kg mleka	N, 4 nivoji prireje, nizka do visoka	0,21/0,25/0,27/0,30
Carabaño in sod. (1990)	ČB, kg mleka	N, 3 države ZDA	0,22/0,23/0,27
	ČB, kg maščobe		0,22/0,22/0,26
	ČB, % maščobe		0,34/0,44/0,48
Kearney in sod. (2004a)	ČB, kg mleka	N, paša/hlev	0,19/0,20
	ČB, kg beljakovin		0,17/0,20
	ČB, kg maščobe		0,19/0,23
Cromie (1999)	ČB, kg mleka	N, nizka prireja/visoka prireja	0,32–0,37/0,43–0,44
	ČB, kg beljakovin		0,30–0,35/0,36–0,42
Calus in sod. (2002)	ČB, kg beljakovin	N, 4 nivoji prireje, nizka do visoka	0,19/0,30/0,33/0,35
Huquet in sod. (2012)	ČB, kg mleka	N, manj intenzivno/povprečno/intenzivno	0,40/0,45/0,47
	ČB, kg beljakovin		0,32/0,36/0,39
	ČB, kg maščobe		0,39/0,43/0,45
Hammami in sod. (2009a)	ČB, kg mleka	N, Tunizija, slabo/srednje/dobro Luksemburg, slabo/srednje/dobro	0,12/0,15/0,21 0,31/0,37/0,41
Ojango in Pollott (2002)	ČB, kg mleka	N, Kenija/Velika Britanija	0,25/0,45
Costa (1999)	ČB, kg mleka	N, slabo/dobro	0,30/0,22
	ČB, kg maščobe		0,23/0,20
Tsuruta in sod. (2015)	ČB, kg mleka	N, 3 regije ZDA; črede z: < 100 krav ≥ 100 krav	0,19/0,20/0,25 0,21/0,22/0,25
Kolmodin in sod. (2004)	Švedska rdeče-bela, kg beljakovin	Z***	0,18–0,35
Shariati in sod. (2007)	ČB, kg mleka	Z, Danska	0,09–0,34
	ČB, kg beljakovin		0,08–0,32
	ČB, kg maščobe		0,07–0,52

* črno-bela; ** nivoji; *** zvezna

3 MATERIAL IN METODE

3.1 MATERIAL

Za proučevanje okoljske občutljivosti v slovenskih populacijah goveda smo uporabili podatke, ki se zbirajo pri izvajanju skupnih temeljnih rejskih programov za govedo v Sloveniji. Te informacije vsebuje Centralna podatkovna zbirka Govedo (CPZ Govedo), ki jo vzdržujejo na Kmetijskem inštitutu Slovenije (Logar in sod., 2005). Uporabljeni podatki so bili zbrani v okviru kontrole prireje mleka, ki se izvaja v skladu s pravili mednarodne organizacije za kontrolo prireje ICAR (ICAR, 2009). Proučevali smo tri lastnosti mlečnosti: količino mleka, količino beljakovin in količino maščobe v standardni laktaciji, dolgi 305 dni. Okoljsko občutljivost smo proučevali pri dveh kombiniranih pasmah, rjavi in lisasti pasmi, ter pri črno-beli pasmi, usmerjeni v prirejo mleka. Zajeli smo podatke za prvo, drugo in tretjo laktacijo v dvajsetletnem obdobju, od 1. 1. 1990 do 31. 12. 2009. Podatke za prve tri laktacije in za prvo laktacijo smo analizirali posebej.

Za vse tri populacije je značilna zelo velika razdrobljenost. Izhodiščno število podatkov in število očetov (preglednica 3) je bilo največje pri črno-beli pasmi, sledita lisasta in rjava pasma. Po posameznem očetu je bilo v povprečju od 78 do 97 hčera. Vendar je variabilnost števila hčera po očetu izredno velika, še posebej izstopa črno-bela pasma. Na eni strani imamo posamezne očete z več sto, celo tisoči potomkami, na drugi pa zelo veliko očetov z le nekaj potomkami v vsem zajetem obdobju. Podoben vzorec kaže tudi struktura po čredah. Razlike so tudi tu še posebej velike pri črno-beli pasmi, kjer smo na čredo imeli opazovanja pri povprečno 27 do 28 kravah, standardni odklon pa je dvakrat večji kot samo povprečje. Krave v čredi so bile v povprečju potomke 9 do 15 različnih očetov.

Preglednica 3: Začetna struktura podatkov po pasmah
Table 3: The base data structure by breed

Pasma	Laktacija	Opazovanj	Očetov	Krav/očeta		Krav/čredo		Očetov/čredo	
				Povp.*	SD**	Povp.	SD	Povp.	SD
Črno-bela	1.	105143	1205	87,3	288,8	26,8	82,4	14,8	21,1
	1., 2., 3.	246157	1254	89,6	297,1	27,6	87,5	15,1	21,7
Rjava	1.	55459	707	78,4	139,9	10,3	17,3	8,7	12,5
	1., 2., 3.	138561	747	83,6	150,5	11,0	18,2	9,3	13,2
Lisasta	1.	95412	1039	91,8	177,5	11,3	14,9	10,0	12,2
	1., 2., 3.	236993	1104	96,8	186,3	12,1	15,7	10,7	12,8

*Povp. – povprečje

**SD – standardni odklon

3.1.1 Priprava podatkov

CPZ Govedo je relacijska podatkovna zbirka, zgrajena z orodji Oracle. Za izvajanje poizvedb v podatkovni zbirki in pripravo podatkov smo pripravili programe v strukturiranem poizvedovalnem jeziku SQL (PL/SQL; Procedural Language/Structured Query Language). V analize smo vključili le tiste podatke (preglednica 5) iz preglednice 3, ki so ustrezali osnovnim kriterijem (preglednica 4). Vključili smo le podatke tistih krav, ki so v proučevanem obdobju imele vsaj prvo laktacijo. Ob prvi telitvi so bile stare od 17 do

48 mesecev, ob drugi 27 do 59 in ob tretji 41 do 78 mesecev in so v standardni laktaciji, dolgi 305 dni, dale več kot 60 kg beljakovin. Dolžino cele laktacije smo omejili na 650 dni. Za vrednotenje okoljske občutljivosti genotipa kot kvantitativne spremenljivke je potrebnih čim več opazovanj hčera na posameznega očeta, zato smo najmanjše število hčera po očetu že na začetku omejili na 50 hčera.

Preglednica 4: Osnovni kriteriji za vključitev podatkov v raziskavo

Table 4: The base criteria for research data selection

Kriterij	Zahteva	Spodnja meja	Zgornja meja
Prva laktacija	Znana		
Količina beljakovin v laktaciji (kg)		> 60	
Starost ob prvi telitvi (mes.)		17	48
Starost ob drugi telitvi (mes.)		27	59
Starost ob tretji telitvi (mes.)		41	78
Standardna laktacija (dni)	305		
Dolžina laktacije (dni)			≤ 650
Število hčera po očetu		50	

Od začetnega obsega podatkov (preglednica 3) je osnovnim kriterijem, navedenim v preglednici 4, ustrezalo od okoli 66 % podatkov pri rjavi pasmi do 84 % pri črno-beli pasmi (preglednica 5). Število očetov se je na tej stopnji pri črno-beli pasmi zmanjšalo kar za tri četrtine, pri rjavi in lisasti pa za dobro polovico.

Preglednica 5: Število opazovanj in število očetov po pasmah

Table 5: The number of observations and the number of sires by breed

Pasma	Laktacija	Opazovanj	% opazovanj*	Očetov	% očetov*
Črno- bela	1.	88610	84,3	305	25,3
	1., 2., 3.	205795	83,6	305	24,3
Rjava	1.	37071	66,8	301	42,6
	1., 2., 3.	91103	65,7	301	40,3
Lisasta	1.	66839	70,1	458	44,1
	1., 2., 3.	163389	68,9	458	41,5

*Glede na začetno število v preglednici 3

Okoljsko občutljivost lastnosti mlečnosti smo vrednotili z dvolastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme. Okoljske razmere so se tekom obdobja, vključenega v raziskavo, spreminjale, zato smo primerjali rezultate analiz za dve obdobji, za desetletno obdobje (2000–2009) in za daljše dvajsetletno obdobje (1990–2009). V proučevanjih odziva genotipa na spremembe okolja smo kot **okoljsko spremenljivko** uporabili kvantitativni parameter, s katerim smo zajeli okoljske spremembe. Pri obeh vrstah analize je okoljska spremenljivka za posamezno lastnost temeljila na povprečjih v čredi glede na leto telitve. Letno povprečje v čredi predstavlja nivo prireje in s tem posredno ocenjuje kakovost okolja reje. Okoljsko spremenljivko smo tvorili kot odstopanje letnega povprečja za lastnost v čredi od primerjalne vrednosti. Uporabili smo dve primerjalni vrednosti; **skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)**. Za SP smo uporabili nivo prireje v vseh proučevanih čredah in letih, pri primerjalni vrednosti LP smo upoštevali nivo prireje v proučevanih čredah v posameznem letu telitve. V prvem primeru smo okoljsko spremenljivko sestavili kot odstopanje letnega povprečja v čredi (ki mu pripada posamezno opazovanje) od primerjalne vrednosti SP, ki je izračunana kot skupno povprečje letnih povprečij za vse črede v vseh proučevanih letih. V drugem primeru smo okoljsko

spremenljivko sestavili kot odstopanje letnega povprečja v čredi od primerjalne vrednosti LP. Pri izračunu vrednosti LP smo upoštevali le letna povprečja v čredah v posameznem letu telitve.

Preliminarno smo analizo okoljske občutljivost izvajali pri črno-beli pasmi, pri kateri smo zaradi večjih čred pričakovali najboljšo strukturo podatkov. Izhodišča, ki smo jih določili za črno-belo pasmo, smo potem prenesli na rjavo pasmo, ki je v nasprotju s črno-belo najmanj zastopana v populaciji. V obdobju, ki smo ga zajeli, se je populacija črno-bele pasme povečevala, rjave pa zmanjševala (Sadar in sod., 2014). Kot tretjo smo proučevali lisasto pasmo, pri kateri se velikost populacije ni spreminjala tako drastično, prisotna je v nekoliko večjih in tudi manjših čredah.

Za vsako posamezno pasmo in obseg laktacij smo po kriterijih v preglednici 4 pripravili izhodiščni niz podatkov (preglednica 5), iz katerega smo potem pripravili vse ostale nize podatkov. V nadaljevanju smo podatke za vsako vrsto analize pripravljali ločeno, saj sta analizi zahtevali različno strukturo podatkov in sta tako lahko vključevali tudi različne zapise. Podatke za različne scenarije analize (preglednica 6) smo pripravili posebej za vsako pasmo, lastnost, izhodiščni obseg podatkov (število laktacij, obdobje) in primerjalno vrednost (SP, LP). Za dvolastnostno analizo smo za vsako pasmo pripravili trikrat (tri lastnosti) po osem nizov podatkov; štiri nize za prvo laktacijo in štiri za tri laktacije, in sicer po dva za vsako primerjalno vrednost, enega za celotno, dvajsetletno obdobje proučevanja in enega za krajše, desetletno obdobje. Pri analizi po metodi reakcijske norme smo za vse tri lastnosti lahko uporabili en niz podatkov. Za vsako lastnost smo za analizo po metodi reakcijske norme pripravili podatke prve laktacije ter prvih treh laktacij v daljšem in za krajše obdobje, vedno za obe primerjalni vrednosti, za SP in za LP.

Preglednica 6: Načrti obdelav z nizi podatkov po pasmah
Table 6: Data handling plans with data sets by breed

Scenarij	Obdobje	Niz podatkov			
		1990–2009		2000–2009	
Analiza	Primerjalna vrednost*/Laktacije	1	1–3	1–3	1
dvolastnostna	SP	ČB**, RJ, LS	ČB, RJ, LS	ČB, RJ, LS	ČB, RJ, LS
	LP	ČB, RJ, LS	ČB, RJ, LS	ČB, RJ, LS	ČB, RJ, LS
reakcijska norma	SP	ČB	ČB, RJ, LS	ČB	ČB, RJ, LS
	LP	ČB	ČB, RJ, LS	ČB	ČB, RJ, LS

*SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Pasma; ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

3.1.2 Podatki za dvolastnostno analizo

Pri dvolastnostni analizi smo opazovanja uvrstili v dva razreda, v dobro in slabo okolje. Prireje v posameznem razredu (okolju) se obravnavajo kot različne, a genetsko korelirane lastnosti. Za razdelitev opazovanj v slabo in dobro okolje smo uporabili kvartile (Košmelj in sod., 1993). Spodnja točka razreza ali prvi kvartil je vrednost, od katere je manjših 25 % vrednosti za okoljsko spremenljivko, zgornja točka razreza ali tretji kvartil pa je vrednost, od katere je večjih 25 % vrednosti za okoljsko spremenljivko. Opazovanja v čredah z

vrednostmi okoljske spremenljivke, razporejenimi do spodnje točke razreza, smo v raziskavi uporabili kot **opazovanja v slabem okolju** in opazovanja iz čred z vrednostmi okoljske spremenljivke, razporejenimi nad zgornjo točko razreza kot **opazovanja v dobrem okolju**. Pri primerjalni vrednosti za okoljsko spremenljivko skupno povprečje (SP) smo za celotno proučevano obdobje uporabili enotni točki razreza. Pri letnem povprečju (LP) smo točki razreza definirali za posamezno leto telitve in opazovanja v posamezno okolje razvrstili glede na točki razreza za posamezno leto. Poleg upoštevanja osnovnih kriterijev za vključitev podatkov (preglednica 4) smo za dvolastnostno analizo podatke morali dodatno izločati. Da bi zagotovili povezanost med podatki, smo preverjali, da ima posamezni oče v vsakem razredu okolja vsaj 10 opazovanj in sta v čredi v enem letu vsaj dve opazovanji. Dodatna kriterija smo preverjali po vsakem izločanju zapisov.

V vseh opazovanih nizih podatkov v dobrem okolju je pri črno-beli pasmi za vse tri lastnosti (preglednica 7) več opazovanj kot v slabem. Pri količini mleka in beljakovin v prvi laktaciji je v dobrem okolju od 31 % do 36 % več opazovanj kot v slabem okolju, pri maščobi je razlika v številu opazovanj manjša, od 19 % do 28 %. Pri nizih s tremi laktacijami je v dobro okolje uvrščenih za skoraj polovico ali celo več kot polovicoveč opazovanj kot v slabo okolje, spet je razlika večja pri količini mleka in beljakovin (55 % do 57 %) kot pri maščobi (46 % do 50 %). Večje črede črno-bele pasme so dosegale boljša letna povprečja, zato je bilo število opazovanj v boljšem okolju izrazito večje kot v slabšem. Posledično je toliko več opazovanj uvrščenih v dobrem okolju. Med lastnostmi se število opazovanj razlikuje, ker smo kakovost okolja določali za vsako lastnost posebej in se je lahko čreda pri eni lastnosti uvrstila v slabo okolje, pri drugi pa se je uvrstila nad prvi kvartil. V krajšem obdobju so povprečja lastnosti v dobrem in slabem okolju nekaj večja kot v dvajsetletnem obdobju. Za prvo laktacijo je povprečna količina v dobrem okolju večja za okoli 2500 kg mleka, 90 kg beljakovin in 105 kg maščobe, v nizu s tremi laktacijami so razlike med povprečji po okoljih še nekaj večje. Standardni odkloni so pri lastnostih mlečnosti večji pri večjih količinah mleka kakor tudi količinah posameznih komponent. Tako so pričakovano manjši za lastnosti v prvi laktaciji in večji za lastnosti iz treh laktacij. Prav tako so standardni odkloni manjši v slabem okolju. Pri tem pa ne opazimo pomembnejših razlik v koeficientu variabilnosti, ki znaša v slabem okolju 15 do 18 % in v dobrem okolju 14 do 17 % za lastnosti v prvi laktaciji. Pri treh laktacijah je koeficient variabilnosti spet komaj opazno večji v slabšem okolju (18 do 20 %) kot v dobrem (16 do 19 %).

Preglednica 7: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri črno-beli pasmi
Table 7: Descriptive statistics for a bivariate analysis of the Holstein breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
Statistika/P*/Obdobje	1. laktacija					
	SP	1990–2009				
Število opazovanj	9327	13672	9003	14087	10678	13592
Povprečje (kg)	5225,1	7750,8	163,8	255,2	207,6	316,0
SD (kg)	827,7	1122,9	25,9	35,2	34,4	47,2
Koeficient variabilnosti (%)	15,8	14,5	15,8	13,8	16,6	14,9
	SP	2000–2009				
Število opazovanj	7300	11080	7203	11165	7878	10819
Povprečje (kg)	5415,8	7893,7	170,6	260,4	214,9	321,2
SD (kg)	866,8	1144,4	26,9	35,6	35,5	47,7
Koeficient variabilnosti (%)	16,0	14,5	15,8	13,7	16,5	14,9
	LP	1990–2009				
Število opazovanj	9771	14150	9734	14159	11168	13734
Povprečje (kg)	5289,8	7690,2	166,4	253,6	209,7	313,8
SD (kg)	897,8	1183,2	28,5	37,8	36,7	49,9
Koeficient variabilnosti (%)	17,0	15,4	17,1	14,9	17,5	15,9
	LP	2000–2009				
Število opazovanj	7331	11005	7339	11181	7815	10867
Povprečje (kg)	5434,1	7879,3	171,3	259,8	214,9	320,4
SD (kg)	878,8	1150,2	27,5	36,0	35,8	48,1
Koeficient variabilnosti (%)	16,2	14,6	16,1	13,9	16,7	15,0
	1., 2., 3. laktacija					
	SP	1990–2009				
Število opazovanj	21654	48021	21511	48278	24409	44996
Povprečje (kg)	5263,9	8129,0	165,5	267,6	210,2	333,6
SD (kg)	945,8	1413,3	29,7	44,3	39,7	61,7
Koeficient variabilnosti (%)	18,0	17,4	17,9	16,6	18,9	18,5
	SP	2000–2009				
Število opazovanj	15727	35927	15649	36337	16975	34132
Povprečje (kg)	5505,9	8295,0	173,7	272,7	219,3	339,0
SD (kg)	965,0	1426,5	30,2	44,6	40,4	62,4
Koeficient variabilnosti (%)	17,5	17,2	17,4	16,4	18,4	18,4
	LP	1990–2009				
Število opazovanj	21284	48392	21236	48103	23531	44904
Povprečje (kg)	5352,1	8037,8	168,8	264,5	214,2	331,2
SD (kg)	997,2	1460,5	31,7	46,6	41,8	63,8
Koeficient variabilnosti (%)	18,6	18,2	18,8	17,6	19,5	19,3
	LP	2000–2009				
Število opazovanj	15577	35798	15678	35686	17147	34044
Povprečje (kg)	5509,5	8268,0	174,1	272,5	219,9	338,9
SD (kg)	975,0	1435,6	30,6	44,7	40,8	62,5
Koeficient variabilnosti (%)	17,7	17,4	17,6	16,4	18,6	18,4

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Rjava pasma je med proučevanimi populacijami najmanjša in se v zadnjem obdobju še zmanjšuje (Sadar in sod., 2014). Najmanjša je tudi po številu opazovanj tako pri nizih za prvo laktacijo kot pri nizih s tremi laktacijami (preglednica 8). Za tri laktacije v krajšem obdobju v dobrem okolju nismo zbrali niti deset tisoč opazovanj, za prvo laktacijo pa je vseh opazovanj le med 1156 in 1551. V primerjavi s tremi laktacijami je število opazovanj za prvo laktacijo manjše za 85 do 87 %. Tako zmanjšan obseg podatkov je posledica

majhne populacije rjave pasme, ko je težko dobiti potrebno strukturo podatkov za analizo okoljske občutljivosti. Poleg tega so tudi pri rjavi pasmi manjše črede dosegale manjše vrednosti za okoljsko spremenljivko. Posledično je v slabšem okolju tako malo opazovanj. V nizih z letnim povprečjem kot primerjalno vrednostjo je število opazovanj nekoliko večje kot v nizih, kjer so primerjalne vrednosti postavljene na osnovi skupnih povprečij v vsem obdobju, a je teh opazovanj še vedno malo.

Pri primerjalni vrednosti za okoljsko spremenljivko LP so povprečja po laktacijah, lastnostih in okoljih primerljiva s povprečji za SP. Pri LP in daljšem obdobju je skupno število opazovanj v slabem okolju nekaj večje kot pri SP, a je teh opazovanj še vedno zelo malo. Pri obeh obsegih laktacij se povprečna prireja v dobrem in slabem okolju najbolj razlikuje v daljšem obdobju pri SP, pri prvi laktaciji za 2236 kg mleka, 90 kg beljakovin in 103 kg maščobe in pri treh za 2493 kg mleka, 97 kg beljakovin in 114 kg maščobe. Razlike med povprečji v ostalih treh nizih podatkov so nekaj manjše in po lastnostih podobne. Tako v nizih s prvo kot v nizih s tremi laktacijami se povprečna prireja v dobrem in slabem okolju najbolj razlikuje pri SP v daljšem obdobju. Pri prvi laktaciji znaša razlika med povprečji 2236 kg za količino mleka, 90 kg za beljakovine in 103 kg za maščobo. Pri nizih s tremi laktacijami je razlika v količinah večja, in sicer 2493 kg za mleko, 97 kg za beljakovine in 114 kg za maščobo. Razlike med povprečji v ostalih treh nizih podatkov so nekaj manjše. Povprečja in standardni odkloni so nekaj manjši kot pri črno-beli pasmi (preglednica 7). Tudi pri rjavi pasmi je variabilnost lastnosti v dobrem in slabem okolju primerljiva, največja je za količino maščobe. Pri prvi laktaciji v slabem okolju koeficient variabilnosti znaša od 15 do 19 %, v dobrem pa od 14 do 16 %. Pri treh laktacijah koeficient variabilnosti niha med 16 % in 20 %.

Preglednica 8: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri rjavi pasmi
Table 8: Descriptive statistics for a bivariate analysis of the Brown breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
Statistika/P*/Obdobje	1. laktacija					
	SP		1990–2009			
Število opazovanj	1319	1874	1316	1994	1380	1990
Povprečje (kg)	3934,6	6170,8	127,0	216,6	159,1	262,2
SD (kg)	602,4	861,0	19,9	30,8	26,8	39,6
Koeficient variabilnosti (%)	15,3	14,0	15,7	14,2	16,8	15,1
	SP		2000–2009			
Število opazovanj	1156	1312	1200	1439	1231	1440
Povprečje (kg)	4181,0	6321,8	136,0	221,7	169,7	266,1
SD (kg)	627,6	856,5	20,7	30,2	28,7	39,2
Koeficient variabilnosti (%)	15,0	13,5	15,2	13,6	16,9	14,7
	LP		1990–2009			
Število opazovanj	1803	2139	1853	2276	1831	2173
Povprečje (kg)	4048,4	6137,9	131,3	215,0	133,5	211,3
SD (kg)	667,7	906,1	22,8	32,9	25,2	34,4
Koeficient variabilnosti (%)	16,5	14,8	17,4	15,3	18,9	16,3
	LP		2000–2009			
Število opazovanj	1212	1372	1281	1551	1256	1431
Povprečje (kg)	4185,2	6295,4	136,7	221,0	169,9	266,0
SD (kg)	641,7	867,0	21,2	30,9	28,7	39,0
Koeficient variabilnosti (%)	15,3	13,8	15,5	14,0	16,9	14,7
	1., 2., 3. laktacija					
	SP		1990–2009			
Število opazovanj	9710	14640	9113	15015	9501	14610
Povprečje (kg)	3928,0	6420,9	125,6	222,5	158,0	271,9
SD (kg)	650,9	1076,5	21,4	37,5	28,2	49,5
Koeficient variabilnosti (%)	16,6	16,8	17,0	16,9	17,8	18,2
	SP		2000–2009			
Število opazovanj	6822	9375	6800	9672	6869	9261
Povprečje (kg)	4256,0	6616,2	138,4	230,1	173,0	279,9
SD (kg)	686,8	1083,7	22,7	37,6	29,6	50,0
Koeficient variabilnosti (%)	16,1	16,4	16,4	16,3	17,1	17,9
	LP		1990–2009			
Število opazovanj	10611	14656	10560	15179	10710	14611
Povprečje (kg)	4067,9	6363,1	130,9	219,6	164,4	269,2
SD (kg)	735,4	1127,5	24,9	40,2	32,0	52,2
Koeficient variabilnosti (%)	18,1	17,7	19,0	18,3	19,5	19,4
	LP		2000–2009			
Število opazovanj	6819	9391	6773	9709	6911	9272
Povprečje (kg)	4273,9	6597,6	138,6	229,6	173,5	279,3
SD (kg)	697,0	1096,7	22,9	37,9	30,0	50,1
Koeficient variabilnosti (%)	16,3	16,6	16,5	16,5	17,3	17,9

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Za lisasto pasmo so osnovne statistike po lastnostih, primerjalnih vrednostih in nizih podatkov prikazane v preglednici 9. Z izjemo nizov podatkov, pripravljenih s primerjalno vrednostjo SP in za daljše obdobje, kjer je v dobrem okolju od 25 do 31 % več opazovanj kot v slabem, je razlika v številu opazovanj v preostalih nizih podatkov med okoljema majhna, le do 16 %. Ne glede na število vključenih laktacij so razlike med dobrim in slabim okoljem največje v daljšem obdobju in pri SP kot primerjalni vrednosti. Povprečna

prireja v dobrem in slabem okolju se v nizu s prvo laktacijo razlikuje za 2149 kg mleka, 81 kg beljakovin in 96 kg maščobe in pri treh laktacijah za 2385 kg mleka, 89 kg beljakovin in 107 kg maščobe. Pri ostalih proučevanih nizih podatkov so te razlike nekaj manjše. Standardni odkloni kot indikator fenotipske variance so pri skupnem povprečju večji v krajšem obdobju, tako pri prvi kot pri treh laktacijah. Podobno kot že pri črno-beli pasmi (preglednica 7) in rjavi (preglednica 8) se variabilnost lastnosti po okoljih zelo malo razlikuje, to velja za prvo in za tri laktacije, za obe primerjalni vrednosti in vse proučevane lastnosti. Koeficient variabilnosti pri lisasti pasmi znaša med 14 % in 19 %, ne glede na lastnost.

Preglednica 9: Osnovne statistike za dvolastnostno analizo pri lisasti pasmi
Table 9: Descriptive statistics for a bivariate analysis of the Simmental breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
Statistika/P*/Obdobje	1. laktacija					
	SP		1990–2009			
Število opazovanj	1649	2321	1615	2415	1611	2345
Povprečje (kg)	3472,5	5621,3	112,9	193,7	143,3	239,1
SD (kg)	552,9	840,9	17,8	28,0	25,1	37,7
Koeficient variabilnosti (%)	15,9	15,0	15,8	14,5	17,5	15,8
	SP		2000–2009			
Število opazovanj	1401	1569	1467	1670	1547	1702
Povprečje (kg)	3807,9	5817,8	124,5	200,7	158,0	246,9
SD (kg)	590,7	869,0	19,3	29,5	26,0	38,3
Koeficient variabilnosti (%)	15,5	14,9	15,5	14,7	16,5	15,5
	LP		1990–2009			
Število opazovanj	2462	2556	2454	2630	2538	2623
Povprečje (kg)	3607,6	5541,8	117,8	191,3	149,7	236,0
SD (kg)	631,8	926,7	21,1	31,9	28,9	41,3
Koeficient variabilnosti (%)	17,5	16,7	17,9	16,7	19,3	17,5
	LP		2000–2009			
Število opazovanj	1462	1622	1508	1734	1528	1673
Povprečje (kg)	3798,9	5766,5	124,8	199,7	158,2	246,6
SD (kg)	586,3	889,1	19,0	29,9	26,0	38,6
Koeficient variabilnosti (%)	15,4	15,4	15,2	15,0	16,4	15,7
	1., 2., 3. laktacija					
	SP		1990–2009			
Število opazovanj	15229	20328	15031	21320	14449	20658
Povprečje (kg)	3467,3	5852,7	112,4	201,2	141,4	248,6
SD (kg)	588,6	1022,5	19,4	34,4	26,7	45,2
Koeficient variabilnosti (%)	17,0	17,5	17,3	17,1	18,9	18,2
	SP		2000–2009			
Število opazovanj	11321	13350	11372	13558	11597	13340
Povprečje (kg)	3865,6	6086,7	127,1	209,7	162,0	258,0
SD (kg)	645,8	1046,5	20,9	34,9	28,8	45,8
Koeficient variabilnosti (%)	16,7	17,2	16,4	16,6	17,8	17,8
	LP		1990–2009			
Število opazovanj	18508	21231	18462	21488	18742	21461
Povprečje (kg)	3632,4	5770,1	118,4	197,7	150,3	243,9
SD (kg)	701,0	1105,5	23,4	38,1	32,2	49,6
Koeficient variabilnosti (%)	19,3	19,2	19,8	19,3	21,4	20,3
	LP		2000–2009			
Število opazovanj	11381	13280	11354	13483	11599	13240
Povprečje (kg)	3883,9	6061,7	127,3	209,0	162,3	257,6
SD (kg)	655,6	1061,6	21,2	35,3	29,1	45,9
Koeficient variabilnosti (%)	16,9	17,5	16,7	16,9	17,9	17,8

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Za določanje razredov za okoljsko spremenljivko smo uporabili proceduro UNIVARIATE iz statističnega programskega paketa (SAS Institute Inc., 2011).

3.1.3 Podatki za analizo po metodi reakcijske norme

Medtem ko smo pri dvolastnostni analizi zajeli le podatke, ki so ustrezali okoljski spremenljivki, razvrščeni do prvega in nad tretjim kvartilom, smo pri analizi po metodi reakcijske norme zajeli podatke na celotni okoljski skali. Razdalje med okolji pri metodi z reakcijsko normo opisujemo s kontinuirano spremenljivko. Okoljsko spremenljivko, ki je indikator okolja, v katerem prireja posamezna žival, smo zasnovali na povprečju za posamezno leto znotraj črede in jo tvorili kot odstopanje povprečja črede-leto telitve od primerjalne vrednosti; skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP). Za vsako lastnost smo z analizo po metodi reakcijske norme proučevali podatke prve ter prvih treh laktacij v daljšem dvajsetletnem obdobju (1990–2009) in za krajše desetletno obdobje (2000–2009). Poleg kriterijev za izbor podatkov, navedenih v preglednici 4, smo za analizo po metodi reakcijske norme dodatno omejili minimalno število opazovanj v posameznem razredu. Da bi zagotovili zanesljivost, smo nivoje čredo-leto telitve z manj kot petimi opazovanji na razred izločili iz nadaljnjih analiz.

V preglednici 10 so za črno-belo pasmo pri prvi laktaciji in pri treh laktacijah prikazane opisne statistike za opazovanja (odvisna spremenljivka) po obdobjih. Potem ko smo število opazovanj v posameznem nivoju okoljske spremenljivke omejili na pet opazovanj in število hčera po očetu na 50 hčera, se je obseg podatkov zelo zmanjšal. Za celotno obdobje smo pri črno-beli pasmi lahko zajeli pri prvi laktaciji le še 43 % in pri treh laktacijah 63 % opazovanj, ki smo jih imeli na začetku (preglednica 5). Za tri laktacije je več kot dvakrat več opazovanj kot za prvo (preglednica 10). Pri kravah v drugi in tretji laktaciji pričakujemo večjo prirejo kot pri privesnicah. Povprečja in standardni odkloni po lastnostih so zato pričakovano nekoliko večji za tri laktacije kot za prvo. Zaradi povečevanja prireje z leti so povprečja za krajše obdobje večja. Koeficient variabilnosti je med 19 in 24 %, po obdobjih je variabilnost komaj zaznavno večja v dvajsetletnem obdobju, po obsegu laktacij pa pri treh laktacijah.

Preglednica 10: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri črno-beli pasmi

Table 10: Descriptive statistics for the reaction norm analysis of the Holstein breed

	Laktacije	Obdobje					
		1990–2009			2000–2009		
Število opazovanj	1.	38365			28609		
	1., 2., 3.	129505			95919		
Odvisna spremenljivka		Povprečje	SD*	KV** (%)	Povprečje	SD	KV (%)
Mleko (kg)	1.	6730,8	1325,1	19,7	6937,4	1318,2	19,0
	1., 2., 3.	7124,6	1573,3	22,1	7319,4	1580,2	21,6
Beljakovine (kg)	1.	218,9	44,4	20,3	226,5	43,6	19,2
	1., 2., 3.	232,0	52,0	22,4	239,0	51,7	21,6
Maščoba (kg)	1.	268,5	56,6	21,1	277,6	55,4	20,0
	1., 2., 3.	286,1	67,6	23,6	294,4	67,4	22,9

*Standardni odklon

**Koeficient variabilnosti

Pri analizi po metodi reakcijske norme smo predvideli heterogeni varianci za permanentno okolje in ostanek med razredi. Za vsak niz podatkov in lastnost smo kreirali sedem razredov. Meje razredov heterogenih varianc za permanentno okolje in ostanek smo

določili glede na standardni odklon primerjalne vrednosti za posamezno okoljsko spremenljivko (preglednica 11). Z izjemo zunanjih razredov, ki sta odprta, so vsi ostali razredi široki en standardni odklon. Zgornja meja prvega razreda je tako oddaljena od povprečja za $-2,5$ standardna odklona, spodnja meja sedmega razreda pa nasprotno za $+2,5$ standardna odklona. Pogostnost opazovanj pri črno-beli pasmi po razredih za ostanek (in permanentno okolje) je prikazana v preglednici 11. Porazdelitev števila opazovanj je dokaj simetrična. Največ opazovanj, od 34 % do 37 %, je povsod v srednjem, četrtem razredu, ki sega od $-0,5$ do $+0,5$ standardnega odklona od povprečja. V sosednjih razredih je število opazovanj manjše.

Preglednica 11: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri črno-beli pasmi

Table 11: Standard deviation of environmental variable and number of observations per classes with the scenarios analysed by using reaction norm of the Holstein breed

Lastnost	Laktacije	Obdobje	P*	SD**	Razred						
					1	2	3	4	5	6	7
Mleko	1.	1990–2009	SP	973,4	590	2785	9025	14221	7962	3027	755
		2000–2009	SP	936,4	415	2007	6991	10248	6093	2284	571
		1990–2009	LP	882,0	519	2879	9437	13691	7855	3201	783
		2000–2009	LP	926,0	395	2048	7094	10151	5965	2389	567
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	1089,7	2031	9966	30856	45397	28911	9828	2516
		2000–2009	SP	1066,5	1678	7179	22683	33043	22505	6884	1947
		1990–2009	LP	1013,0	2348	9907	29261	46685	29782	8798	2724
		2000–2009	LP	1056,9	1676	7180	22518	34012	22087	6559	1887
Beljakovine	1.	1990–2009	SP	35,2	573	2839	9427	13312	8278	3234	702
		2000–2009	SP	33,4	465	2211	6766	10203	5962	2462	540
		1990–2009	LP	31,5	721	2709	8996	14304	7738	3105	792
		2000–2009	LP	33,2	421	2264	6818	10264	5912	2374	556
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	38,7	2094	10935	29913	43623	30138	10305	2497
		2000–2009	SP	37,5	1770	7349	21707	34327	22001	7057	1708
		1990–2009	LP	35,7	2592	10075	27875	48014	29053	9507	2389
		2000–2009	LP	37,3	1935	7407	22018	33233	22253	7457	1616
Maščoba	1.	1990–2009	SP	43,6	597	2823	9537	13228	8446	2811	923
		2000–2009	SP	41,4	384	2061	7543	9806	5937	2160	718
		1990–2009	LP	39,6	593	2509	10250	13027	8183	2706	1097
		2000–2009	LP	41,2	421	2079	7312	9916	5988	2188	705
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	48,6	1623	9665	32666	45036	28083	8837	3595
		2000–2009	SP	47,3	1556	6667	23367	35574	19370	6716	2669
		1990–2009	LP	45,3	1966	8786	32274	47520	26763	8520	3676
		2000–2009	LP	47,2	1592	6599	23313	35494	19616	6579	2726

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Standardni odklon

Pri zahtevi za analizo po metodi reakcijske norme po vsaj petih opazovanjih v čredi v posameznem letu telitve in vsaj 50 hčerah po posameznem očetu smo pri rjavi pasmi za prvo laktacijo dobili le 1027 opazovanj v celotnem obdobju in 694 opazovanj v desetletnem obdobju. Pri treh laktacijah je bilo opazovanj več, a za analizo po metodi reakcijske norme še vedno malo (28895 in 20602). Črede s po pet prvesnicami na leto so bile redke.

Glede na podatke na izhodišču (preglednica 5) se je v celotnem obdobju obseg podatkov zmanjšal na le 3 % za prvo laktacijo in na 32 % za tri laktacije. Zahtevo po najmanjšem številu opazovanj v čredi v posameznem letu smo za rjavo pasmo zato omilili na le štiri opazovanja v razredu. Za prvo laktacijo smo s tem dobili 3568 opazovanj v celotnem obdobju in 2292 v krajšem (preglednica 12), kar je premalo za analizo. S predhodno analizo smo ugotovili, da tako majhen obseg podatkov prvih laktacij ne omogoča analize po metodi reakcijske norme. Zaradi tega smo pri rjavi pasmi po metodi reakcijske norme analizirali le prve tri laktacije, kjer je podatkov več kot desetkrat več v primerjavi s prvo (preglednica 12). Povprečja in standardni odkloni so nekaj večji za krajše desetletno obdobje. Variabilnost se giblje od 20 do 25 %. Porazdelitev števila opazovanj (preglednica 13) je, z izjemo mejnih razredov 1 in 7, dokaj simetrična. Največ opazovanj je povsod v srednjem, to je četrtem razredu (32 do 36 %).

Preglednica 12: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri rjavi pasmi
Table 12: Descriptive statistics for the reaction norm analysis of the Brown breed

	Laktacije	Obdobje					
		1990–2009			2000–2009		
Število opazovanj	1.	3568			2292		
	1., 2., 3.	39327			27152		
Odvisna spremenljivka		Povprečje	SD*	KV** (%)	Povprečje	SD	KV (%)
Mleko (kg)	1.	5360,5	1082,4	20,2	5458,6	1088,2	19,9
	1., 2., 3.	5453,3	1267,1	23,2	5635,5	1253,0	22,2
Beljakovine (kg)	1.	184,1	41,0	22,3	188,7	41,0	21,7
	1., 2., 3.	185,1	46,7	25,2	192,6	45,9	23,8
Maščoba (kg)	1.	224,2	49,7	22,2	228,1	49,4	21,7
	1., 2., 3.	227,0	57,2	25,2	234,8	56,0	23,9

*Standardni odklon

**Koeficient variabilnosti

Preglednica 13: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri rjavi pasmi
Table 13: Standard deviation of environmental variable and number of observations per classes with the scenarios analysed by using reaction norm of the Brown breed

Lastnost	Laktacije	Obdobje	P*	SD**	Razred						
					1	2	3	4	5	6	7
Mleko	1.	1990–2009	SP	914,3	24	312	877	1223	775	280	77
		2000–2009	SP	939,6	20	206	561	793	472	195	45
		1990–2009	LP	893,6	30	317	903	1143	801	298	76
		2000–2009	LP	929,8	22	204	565	753	507	198	43
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	989,3	345	3438	9931	12952	8733	3043	885
		2000–2009	SP	960,5	218	2195	7177	8945	5804	2171	642
		1990–2009	LP	928,4	331	3182	10403	12877	8419	3205	910
		2000–2009	LP	947,0	222	2154	7239	8853	5861	2159	664
Beljakovine	1.	1990–2009	SP	36,2	25	344	853	1144	861	276	65
		2000–2009	SP	36,7	16	193	596	746	495	215	31
		1990–2009	LP	35,3	22	323	892	1149	850	275	57
		2000–2009	LP	36,6	14	200	595	724	516	211	32
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	38,7	308	3594	9760	12839	8703	3392	731
		2000–2009	SP	37,4	171	2272	6962	9001	6005	2180	561
		1990–2009	LP	36,1	325	3279	10312	12766	8663	3249	733
		2000–2009	LP	37,0	216	2320	7122	8722	6001	2194	577
Maščoba	1.	1990–2009	SP	42,6	36	338	811	1217	841	233	92
		2000–2009	SP	43,2	31	196	525	825	533	119	63
		1990–2009	LP	41,9	35	342	840	1161	851	239	100
		2000–2009	LP	43,1	19	200	525	813	547	125	63
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	45,3	367	3372	9648	13387	8715	2942	896
		2000–2009	SP	43,5	229	2225	6902	9488	5509	2069	730
		1990–2009	LP	42,7	323	3105	10298	13367	8144	3041	1049
		2000–2009	LP	43,3	254	2087	7026	9420	5636	2013	716

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Standardni odklon

Lisasta pasma je najštevilčnejša pasma za prirejo mleka v Sloveniji. Pogosto so krave lisaste pasme v manjših rejah in rejah, ki redijo krave več pasem (Sadar in sod., 2014), kar prinaša razdrobljenost podatkov. Kot že pri rjavi pasmi so tudi pri lisasti le redka opazovanja prvih laktacij ustrezala zahtevam za vključitev v analizo po metodi reakcijske norme. Pri najmanj petih opazovanjih na čredo v letu je v celotnem obdobju ustrezalo le 512 opazovanj, v krajšem obdobju pa 422. Pri treh laktacijah je bilo opazovanj več, 35775 v celotnem obdobju in 26294 v krajšem obdobju. Glede na izhodiščno število opazovanj (preglednica 5) je to v celotnem obdobju manj kot en odstotek opazovanj prve laktacije in le 22 % treh laktacij. Zahtevo po najmanjšem številu opazovanj smo zato tudi pri lisasti pasmi zmanjšali na štiri zaključene standardne laktacije v čredi na leto. Z zmanjšanjem omejitve za število opazovanj na štiri opazovanja se je število opazovanj povečalo (preglednica 14). Vendar v predhodnih analizah pri prvih laktacijah tudi nekaj tisoč opazovanj ni zadoščalo. V nadaljnje analize po metodi reakcijske norme smo tudi pri lisasti pasmi vključili le prve tri laktacije. V preglednici 14 so za lisasto pasmo v prvi laktaciji in v prvi do tretji laktaciji prikazane opisne statistike za opazovanja (odvisna spremenljivka)

po obdobjih. Za tri laktacije je več kot petnajstkrat več opazovanj kot za prvo. Povprečja in standardni odkloni po lastnostih so pričakovano nekoliko večji za tri laktacije kot za prvo. Prireja se je z leti povečevala, zato so povprečja za krajše obdobje večja. Variabilnost lastnosti je povsod nekaj večja za daljše obdobje in za tri laktacije, razlike so majhne, saj je najmanjši koeficient variabilnosti 20 %, največji pa 26 %. Največ opazovanj (preglednica 15) je povsod v srednjem, to je četrtem razredu za heterogene variance, v sosednjih razredih je število opazovanj manjše. Število opazovanj se simetrično zmanjšuje glede na srednji (četrti) razred, v katerem je od 32 do 36 % opazovanj.

Preglednica 14: Opisne statistike za analizo po metodi reakcijske norme pri lisasti pasmi
Table 14: Descriptive statistics for the reaction norm analysis of the Simmental breed

	Laktacije	Obdobje					
		1990–2009			2000–2009		
Število opazovanj	1.	3182			2260		
	1., 2., 3.	56488			38331		
Odvisna spremenljivka		Povprečje	SD*	KV** (%)	Povprečje	SD	KV (%)
Mleko (kg)	1.	4828,6	1004,8	20,8	4958,7	1008,7	20,3
	1., 2., 3.	4848,8	1182,9	24,4	5068,5	1157,3	22,8
Beljakovine (kg)	1.	165,0	35,6	21,6	169,4	35,9	21,2
	1., 2., 3.	164,0	41,8	25,5	172,1	40,6	23,6
Maščoba (kg)	1.	204,5	44	21,5	208,9	44,1	21,1
	1., 2., 3.	203,9	52,3	25,6	213,8	50,5	23,6

*Standardni odklon

**Koeficient variabilnosti

Preglednica 15: Standardni odklon za okoljsko spremenljivko in število opazovanj po razredih pri analiziranih scenarijih z reakcijsko normo pri lisasti pasmi
Table 15: Standard deviation of environmental variable and number of observations per classes with the scenarios analysed by using reaction norm of the Simmental breed

Lastnost	Laktacije	Obdobje	P*	SD**	Razred						
					1	2	3	4	5	6	7
Mleko	1.	1990–2009	SP	841,0	23	263	771	1113	712	228	72
		2000–2009	SP	848,4	13	191	562	789	480	170	55
		1990–2009	LP	796,3	18	283	771	1121	677	238	74
		2000–2009	LP	829,2	15	209	534	789	484	187	42
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	924,1	520	4943	13786	18974	12719	4461	1085
		2000–2009	SP	871,9	288	3172	10013	12706	8410	2974	768
		1990–2009	LP	836,2	430	4676	14601	18823	12265	4435	1258
		2000–2009	LP	853,6	315	3163	9822	12862	8445	2929	795
Beljakovine	1.	1990–2009	SP	31,1	25	250	824	1073	679	259	72
		2000–2009	SP	31,5	12	191	582	749	497	186	43
		1990–2009	LP	29,5	18	322	731	1060	705	283	63
		2000–2009	LP	30,9	11	222	532	743	516	197	39
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	34,5	544	4970	14017	18392	12836	4664	1065
		2000–2009	SP	32,5	265	3348	10027	12339	8440	3153	759
		1990–2009	LP	31,2	417	4778	14553	18818	12175	4589	1158
		2000–2009	LP	32,1	288	3303	9948	12512	8469	3070	741
Maščoba	1.	1990–2009	SP	36,8	34	257	795	1066	723	240	67
		2000–2009	SP	37,1	19	195	545	777	486	192	46
		1990–2009	LP	35,6	32	259	760	1152	669	235	75
		2000–2009	LP	36,7	23	174	560	791	479	182	51
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	41,0	694	4938	13508	19040	12862	4349	1097
		2000–2009	SP	37,9	327	3123	9618	13055	8538	2842	828
		1990–2009	LP	37,0	480	4573	14779	18564	12520	4347	1225
		2000–2009	LP	37,7	361	3040	9659	13183	8447	2771	870

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Standardni odklon

3.1.4 Poreklo

Za vsak niz podatkov smo poreklo živali pripravili posebej. Na začetku smo poreklo za vsako pasmo pripravili s strukturiranim poizvedovalnim jezikom SQL (PL/SQL). Pripravo porekla za posamezni niz podatkov smo nato izvedli s programskim paketom SAS, modulom SAS/STAT (SAS Institute Inc., 2011). Za dvolastnostno analizo okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti v standardni laktaciji, ki smo jo izvajali po modelu živali, smo v poreklo vključili vse znane prednike krav, katerih laktacije smo proučevali. Osnovno populacijo sestavlja od 6,4 do 7,5 % živali pri črno-beli pasmi, od 8,0 do 11,4 pri rjavi in od 10,6 do 15,3 pri lisasti (priloga J). Pri analizi po metodi reakcijske norme smo uporabili model očetov in v poreklo vključili vse znane prednike očetov, katerih hčere so bile vključene v podatke. Pri črno-beli pasmi je bilo vseh živali v poreklu blizu 1200 pri prvi laktaciji in 1500 pri treh, pri rjavi 550 in pri lisasti 1350 (priloga K). Povsod je bilo nekaj manj živali, ko smo kot primerjalno vrednost za okolje uporabili t. i. skupno povprečje.

3.2 METODE DELA

Okoljsko občutljivost lastnosti mlečnosti smo proučevali z dvema metodama, z dvolastnostno analizo, kjer okolje obravnavamo kot diskretno spremenljivko, in z analizo po metodi reakcijske norme, kjer okolje ovrednotimo s kvantitativno spremenljivko.

3.2.1 Analize okoljske občutljivosti z dvolastnostno analizo

V dvolastnostni analizi smo isto lastnost v slabem in dobrem okolju reje obravnavali kot dve različni lastnosti. Dva razreda, slabo okolje in dobro okolje, sta okoljsko neodvisna, a preko sorodstva med živalmi v obeh razredih genetsko povezana. Kot merilo okoljske občutljivosti lastnosti prireje smo uporabili genetsko korelacijo med lastnostma v obeh okoljih. Za proučevanje okoljske občutljivosti količine mleka, beljakovin in maščobe z dvolastnostno analizo smo uporabili model živali iz enačbe 2.

$$y_{ijkln} = \mu_t \{ + C_{ti} \} + A_{tj} + S_{tk} + h_{tl} + a_{tn} \{ + p_{tn} \} + e_{ijkln} \quad \dots (2)$$

V enačbi 2 posamezne oznake in indeksi predstavljajo:

- y_{ijkln} = količina mleka, beljakovin ali maščobe v 305 dneh pri n-ti kravi, v l-ti čredi, ki je telila v letu k, pri starosti ob telitvi j, v laktaciji i, v okolju t,
- μ_t = srednja vrednost za okolje t (t = 1, 2),
- C_{ti} = sistematski vpliv laktacije i v okolju t (i = 1, 2, 3),
- A_{tj} = sistematski vpliv starosti ob telitvi j (v mesecih) v okolju t,
- S_{tk} = sistematski vpliv leta telitve k v okolju t,
- h_{tl} = naključni vpliv skupnega okolja v čredi l v okolju t,
- a_{tn} = naključni aditivni genetski vpliv živali n v okolju t,
- p_{tn} = permanentno okolje krave n v okolju t,
- e_{ijkln} = naključni ostanek v okolju t.

Pri prvih laktacijah smo v model 2 vključili vplive starost ob telitvi, leto telitve, skupno okolje v čredi in vpliv živali. Za dvolastnostno analizo prvih treh laktacij smo dodatno vključili vpliva zaporedna laktacija ter permanentno okolje krave in model 2 uporabili kot ponovljivostni model živali. Statistični model 2 lahko splošno zapišemo v matrični obliki (enačba 3).

$$y = X\beta + Z_c c + Z_a a \{ + Z_p p \} + e \quad \dots (3)$$

kjer pomeni:

- y – vektor opazovanj,
- X – matrika dogodkov za sistematske vplive,
- β – vektor neznanih parametrov za sistematske vplive,
- Z_c – matrika dogodkov za naključni vpliv črede,
- c – vektor neznanih parametrov za naključni vpliv skupnega okolja v čredi,
- Z_a – matrika dogodkov za naključni vpliv živali,
- a – vektor neznanih parametrov za naključni vpliv živali,
- Z_p – matrika dogodkov za naključni vpliv permanentno okolje krave,
- p – vektor neznanih parametrov za naključni vpliv permanentno okolje krave,
- e – vektor ostankov.

Predpostavili smo v enačbi 4 prikazano pričakovano vrednost opazovanj in naključnih vplivov.

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{c} \\ \mathbf{a} \\ \{\mathbf{p}\} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{0} \\ \mathbf{0} \\ \{\mathbf{0}\} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \dots (4)$$

Za vpliv črede, aditivni genetski vpliv živali, permanentno okolje krave in ostanek smo predpostavili normalno porazdelitev s strukturo fenotipske variance v enačbi 5, strukturo varianc v enačbi 6 in variancami v enačbah 7 do 10. V enačbah 7 do 9 znak $\otimes$ predstavlja direktni produkt matrik. Tako dobimo komponente varianc in kovarianc za direktni genetski vpliv kot produkt med matriko sorodstva ($\mathbf{A}$) in matriko aditivnih genetskih kovarianc ($\mathbf{G}_{0a}$) med lastnostmi, merjenimi na isti živali (enačba 8). Matrika varianc in kovarianc za ostanek (enačba 10) je diagonalna matrika varianc in kovarianc za ostanek pri meritvah na isti živali v istem okolju.

$$\text{var}(\mathbf{y}) = \mathbf{Z}_c \mathbf{G}_c \mathbf{Z}_c' + \mathbf{Z}_a \mathbf{G}_a \mathbf{Z}_a' + \mathbf{Z}_p \mathbf{G}_p \mathbf{Z}_p' + \mathbf{R} \quad \dots (5)$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{c} \\ \mathbf{a} \\ \{\mathbf{p}\} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_c & \mathbf{0} & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{0} \\ \mathbf{0} & \mathbf{G}_a & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{0} \\ \{\mathbf{0}\} & \{\mathbf{0}\} & \{\mathbf{G}_p\} & \{\mathbf{0}\} \\ \mathbf{0} & \mathbf{0} & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{R} \end{bmatrix} \quad \dots (6)$$

$$\text{var}[\mathbf{c}] = \mathbf{G}_c = \mathbf{I}_c \otimes \mathbf{G}_{0c} \text{ in } \mathbf{G}_{0c} = \begin{bmatrix} \sigma_{c_1}^2 & 0 \\ 0 & \sigma_{c_2}^2 \end{bmatrix} \quad \dots (7)$$

$$\text{var}[\mathbf{a}] = \mathbf{G}_a = \mathbf{A} \otimes \mathbf{G}_{0a} \text{ in } \mathbf{G}_{0a} = \begin{bmatrix} \sigma_{a_1}^2 & \sigma_{a_{12}} \\ \sigma_{a_{12}} & \sigma_{a_2}^2 \end{bmatrix} \quad \dots (8)$$

$$\text{var}[\mathbf{p}] = \mathbf{G}_p = \mathbf{I}_p \otimes \mathbf{G}_{0p} \text{ in } \mathbf{G}_{0p} = \begin{bmatrix} \sigma_{p_1}^2 & 0 \\ 0 & \sigma_{p_2}^2 \end{bmatrix} \quad \dots (9)$$

$$\text{var}[\mathbf{e}] = \mathbf{R} = \text{diag}\{\sigma_{\epsilon}^2\} \quad \dots (10)$$

Kjer pomeni:

$\mathbf{G}_{0c}, \mathbf{G}_{0a}, \mathbf{G}_{0p}$ – matrike varianc in kovarianc za lastnosti merjene v isti čredi (c), na isti živali (a), v istem permanentnem okolju (p),

$\mathbf{R}$ – matrika varianc za ostanek,

$\mathbf{A}$ – matrika sorodstva,

$\mathbf{I}_c, \mathbf{I}_p$ – identični matriki za vpliv črede in permanentno okolje,

σ_{ct}^2 – varianca za vpliv črede v okolju t,

σ_{at}^2 – direktna aditivna genetska varianca v okolju t,

$\sigma_{att'}$ – genetska kovarianca med okoljema,

σ_{pt}^2 – varianca za vpliv permanentno okolje v okolju t,

σ_{et}^2 – varianca za ostanek v okolju t.

Dednostni delež (h^2) za posamezno lastnost v okolju t smo izračunali po enačbi 11 kot razmerje med aditivno genetsko in fenotipsko varianco.

$$h_t^2 = (\sigma_{at}^2) / (\sigma_{ct}^2 + \sigma_{at}^2 + \sigma_{pt}^2 + \sigma_{et}^2) \quad \dots (11)$$

Genetsko korelacijo med lastnostma v okoljih t ($t = 1, 2$) smo izračunali po enačbi 12, kjer je $\sigma_{att'}$ genetska kovarianca med lastnostma v obeh okoljih in σ_{at}^2 genetska varianca za lastnost v posameznem okolju.

$$r_g = \frac{\sigma_{att'}}{\sqrt{\sigma_{at}^2 \sigma_{at'}^2}} \quad \dots (12)$$

Pri analizi več zaporednih laktacij hkrati smo uporabili ponovljivostni model živali, ki ga uporabimo, kadar imamo v analizo vključene večkratne meritve na isti živali (npr. lastnosti mlečnosti v več laktacijah). Permanentno okolje krave za lastnosti v standardni laktaciji je skupno okolje za različne laktacije posamezne krave, zato vpliv permanentno okolje krave nastopa samo v modelih za analizo nizov podatkov s tremi laktacijami. Predstavlja stalno okolje v več laktacijah in morebitne genetske komponente, ki jih v modelu nismo vključili posebej (npr. maternalni aditivni genetski vpliv, neaditivni genetski vpliv, npr. dominanca). Pri tem med vsemi pari meritev na isti živali predpostavljamo popolno genetsko korelacijo, torej da so lastnosti pri posamezni živali pod isto genetsko kontrolo pri vseh zaporednih laktacijah. Nadalje predpostavimo, da imajo vse meritve enako varianco in so okoljske korelacije med vsemi pari meritev na isti živali v okolju t enake. Korelacijo med meritvami pri isti živali imenujemo ponovljivost lastnosti (r), ki v okolju t predstavlja kvocient variance med živalmi in celotno fenotipsko varianco. Ponovljivost v okolju t izračunamo po enačbi 13.

$$r_t = \frac{\sigma_{at}^2 + \sigma_{pt}^2}{\sigma_{ct}^2 + \sigma_{at}^2 + \sigma_{pt}^2 + \sigma_{et}^2} \quad \dots (13)$$

Genetske in okoljske parametre smo ocenili s programskim paketom VCE (Kovač in sod., 2002), ki parametre disperzije oceni po metodi omejene največje zanesljivosti (REML). Uporabili smo VCE, različico 6 (Groeneveld in sod., 2008).

3.2.2 Analize okoljske občutljivosti po metodi reakcijske norme

Analiza po metodi reakcijske norme omogoča napovedati plemenske vrednosti za okoljsko občutljivost genotipa v naboru okolij reje za posamezno lastnost. Vpliv okoljske spremenljivke na aditivno genetsko vrednost modeliramo z uporabo naključne regresije na vrednost spremenljivke za okolje, v katerem so prirejale potomke posameznega očeta (okolje v čredi). Okoljska občutljivost je vključena kot kvantitativna spremenljivka in reakcijska norma opisuje fenotip, ki ga kaže neki genotip kot polinomsko funkcijo okolja. Za analizo po modelu reakcijske norme smo v raziskavi uporabili statistični model 14.

$$y_{ijlmno} = \mu \{ + C_i \} + A_j + b_x x_{mn} + s_{am} + s_{bm} x_{mn} \{ + p_{no} \} + e_{ijlmno} \quad \dots (14)$$

kjer pomeni:

- y_{ijlmno} – količina mleka, beljakovin ali maščobe v 305 dneh pri n-ti hčeri očeta m, z i-to laktacijo in starostjo ob telitvi j, v o-tem razredu za permanentno okolje in ostanek,
- μ – srednja vrednost,
- C_i – sistematski vpliv zaporedne laktacije i (i = 1, 2, 3),
- A_j – sistematski vpliv j-te starosti ob telitvi (v mesecih),
- b_x – linearni regresijski koeficient za okolje v čredi,
- s_{am} – naključni vpliv m-tega očeta za nivo reakcijske norme,
- s_{bm} – naključni linearni regresijski koeficient za nagib reakcijske norme pri m-tem očetu,
- x_{mn} – neodvisna spremenljivka za okolje v čredi (kot odstopanje letnega povprečja v čredi od primerjalne vrednosti), v katerem prireja n-ta hči m-tega očeta,
- p_{no} – permanentno okolje n-te krave v o-tem razredu (o = 1, 2, ..., 7),
- e_{ijlmno} – naključni ostanek v o-tem razredu (o = 1, 2, ..., 7).

Celotni model 14 smo uporabili pri analizi treh laktacij. Pri analizi podatkov prvih laktacij v model nismo vključili vplivov zaporedna laktacija (C_i) in permanentno okolje krave (p_n). Zapis modela z reakcijsko normo (enačba 14) je v matrični obliki prikazan z enačbo 15

$$\mathbf{y} = \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} + \mathbf{Z}_s\mathbf{s} + \mathbf{Z}_p\mathbf{p} + \mathbf{e} \quad \dots (15)$$

kjer pomeni:

- $\mathbf{y}$ – vektor opazovanj,
- $\mathbf{X}$ – matrika dogodkov za sistematske vplive,
- $\boldsymbol{\beta}$ – vektor neznanih parametrov za sistematske vplive,
- $\mathbf{Z}_s$ – matrika dogodkov za naključni vpliv očeta,
- $\mathbf{s}$ – vektor neznanih parametrov za naključni vpliv očeta,
- $\mathbf{Z}_p$ – matrika dogodkov za naključni vpliv permanentno okolje,
- $\mathbf{p}$ – vektor neznanih parametrov za naključni vpliv permanentno okolje krave,
- $\mathbf{e}$ – vektor ostankov.

Predpostavili smo, da so pričakovane vrednosti za naključna vpliva in ostanek enake $\mathbf{0}$, kot je prikazano v enačbi 16. Struktura varianc in kovarianc je prikazana v enačbah 17 in 18. Direktno aditivno genetsko varianco (enačba 18) predstavljajo varianca za nivo (σ_{aa}^2), varianca za nagib (σ_{ab}^2) in kovariance med nivojem in nagibom (σ_{aab}). Matrika $\mathbf{A}$ je matrika sorodstva med očeti krav z meritvami. V enačbi 18 varianca očetov (σ_s^2) predstavlja 1/4 genetske variance, preostanek (3/4) je skupaj z okoljsko varianco vključen v variance ostanka (napake).

V analizi po metodi reakcijske norme smo predpostavili heterogene variance za permanentno okolje in heterogene variance ostankov. Znotraj posameznega razreda ostankov o smo predpostavili neodvisno normalno in identično porazdelitev s srednjo vrednostjo nič in varianco σ_{eo}^2 , homogeno znotraj razreda ostankov. Matrika varianc in kovarianc za permanentno okolje je diagonalna matrika varianc σ_{po}^2 za meritve na isti živali v posameznem razredu. Med razredi dopuščamo heterogeni varianci za permanentno okolje in ostanek.

$$E \begin{bmatrix} \mathbf{y} \\ \mathbf{s} \\ \{\mathbf{p}\} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{X}\boldsymbol{\beta} \\ \mathbf{0} \\ \{\mathbf{0}\} \\ \mathbf{0} \end{bmatrix} \quad \dots (16)$$

$$\text{var} \begin{bmatrix} \mathbf{s} \\ \{\mathbf{p}\} \\ \mathbf{e} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{G}_s & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{0} \\ \{\mathbf{0}\} & \{\mathbf{G}_p\} & \{\mathbf{0}\} \\ \mathbf{0} & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{R} \end{bmatrix} = \begin{bmatrix} \mathbf{A} \otimes \mathbf{S}_0 & \{\mathbf{0}\} & \mathbf{0} \\ \{\mathbf{0}\} & \{\mathbf{I}_p \otimes \{\sigma_{po}^2\}\} & \{\mathbf{0}\} \\ \mathbf{0} & \{\mathbf{0}\} & \text{diag}\{\sigma_{eo}^2\} \end{bmatrix} \quad \dots (17)$$

$$\mathbf{S}_0 = \begin{bmatrix} \sigma_{sa}^2 & \sigma_{sab} \\ \sigma_{sab} & \sigma_{sb}^2 \end{bmatrix} = \frac{1}{4} \begin{bmatrix} \sigma_{aa}^2 & \sigma_{aab} \\ \sigma_{aab} & \sigma_{ab}^2 \end{bmatrix} \quad \dots (18)$$

Genetske in okoljske parametre reakcijske norme smo ocenili s programskim paketom VCE (Kovač in sod., 2002), uporabili smo VCE, različico 6 (Groeneveld in sod., 2008).

Genetske variance in kovariance ter korelacije pri različnih vrednostih okolja izračunamo iz matrike kovarianc $\mathbf{C}_a$ za aditivni genetski vpliv. Matriko $\mathbf{C}_a$ smo izračunali po enačbi 19, kjer je Φ matrika s koeficienti za vrednost okolja (Kirkpatrick in sod., 1990).

$$\mathbf{C}_a = 4\Phi\mathbf{S}_0\Phi' \quad \dots (19)$$

Varianco očetov v izbranem okolju x izračunamo po enačbi 20:

$$\sigma_{s|x}^2 = \sigma_{sa}^2 + x^2\sigma_{sb}^2 + 2x\sigma_{sab} \quad \dots (20)$$

Dednostni delež v okolju (x) se spreminjanja s fenotipsko in genetsko varianco v okolju:

$$h_x^2 = (4\sigma_{s|x}^2) / (\sigma_{s|x}^2 + \sigma_{p|x}^2 + \sigma_{e|x}^2) \quad \dots (21)$$

V modelu očetov delež permanentnega okolja (p^2) ocenimo na enak način (enačba 22) kot v modelu živali. Za izračun komponent varianc, komponent kovarianc in njihovih deležev varianc vzdolž okoljske skale smo uporabili modul SAS/IML v statističnem paketu SAS (SAS Institute Inc., 2011).

$$p^2 = (\sigma_{p|x}^2) / (\sigma_{s|x}^2 + \sigma_{p|x}^2 + \sigma_{e|x}^2) \quad \dots (22)$$

V modelu z reakcijsko normo plemensko vrednost opisujeta nivo in nagib reakcijske norme. Napoved plemenske vrednosti, torej napoved genetske vrednosti za prirejo hčera posameznega bika (PVS), je pri tem odvisna od okolja, v katerem naj bi prirejale njegove potomke. Tako PVS predstavlja pričakovano vrednost spremenljivke v posameznem okolju (x). Napoved genetske vrednosti m -tega očeta v okolju x izračunamo po enačbi 23 kjer s_a predstavlja nivo (povprečno okolje), s_b pa nagib reakcijske norme (m -tega) očeta.

$$PVS_{m|x} = \hat{s}_{am} + \hat{s}_{bm}x \quad \dots (23)$$

Če je ocena s_{bm} blizu nič, bo PVS po različnih okoljih konstantna, torej ima oče m za okoljske spremembe robusten genotip. Pri občutljivih genotipih se PVS z okoljem spreminja. Za opredelitev okoljske občutljivosti oz. fenotipske odzivnosti smo uporabili skalo, ki jo predlagajo Mattar in sod. (2011), po kateri živali na podlagi absolutne napovedi plemenske vrednosti za nagib reakcijske norme ($\hat{s}_{bm}$) opredelimo kot robustne ($|\hat{s}_{bm}| < \sigma_{sb}$), odzivne ($\sigma_{sb} \leq |\hat{s}_{bm}| < 2\sigma_{sb}$) in zelo odzivne ($|\hat{s}_{bm}| \geq 2\sigma_{sb}$). Pri grafičnih prikazih ohranjamo predznak napovedi plemenskih vrednosti za nagib.

Med PVS (enačba 23) v povprečnem okolju in v ostalih okoljih smo izračunali Spearmanove korelacije rangov, za kar smo uporabili analizo SPEARMAN iz procedure CORR v statističnem paketu SAS (SAS Institute Inc., 2011).

4 REZULTATI IN RAZPRAVA

Rezultati proučevanja okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti pri slovenskih populacijah goveda so strnjeni v tri dele. Najprej predstavljamo rezultate dvolastnostnega proučevanja okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti v dobrem in slabem okolju. V drugem delu so rezultati analize okoljske občutljivosti na kontinuirani okoljski skali po metodi reakcijske norme. Obe metodi povežemo na koncu, v tretjem delu.

4.1 DVOLASTNOSTNA ANALIZA OKOLJSKE OBČUTLJIVOSTI

Pri večlastnostni analizi okoljske občutljivosti primerjamo opazovanja v dveh ali več okoljih, za katera se uporablja diskretna skala. V naši raziskavi smo za dvolastnostno analizo uporabili opazovanja v slabem in dobrem okolju. V slabo okolje smo uvrstili opazovanja iz čred z vrednostmi okoljske spremenljivke do prvega kvartila. Kot razred opazovanj v dobrem okolju smo uporabili opazovanja iz čred z vrednostmi okoljske spremenljivke nad tretjim kvartilom. Opazovanja v vsakem okolju smo obravnavali kot posamezno lastnost s svojo genetsko in okoljsko varianco in kovarianco med obravnavanima lastnostma.

Z dvolastnostno analizo smo pri vsaki pasmi in lastnosti analizirali osem nizov podatkov (preglednica 6). V prvem delu rezultatov dvolastnostnih analiz po pasmah prikazujemo osnovne statistike za posamezni niz podatkov (preglednice 16 do 18). Podatki za točke razreza in povprečja po letih ter število opazovanj po letih so prikazani v prilogah od A do I. Med rezultati dvolastnostnih genetskih analiz okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti so najprej prikazani rezultati za prve laktacije in nato še za tri laktacije (preglednici 19 in 20).

4.1.1 Razčlenitev strukture podatkov v nizih za dvolastnostno analizo

Za vsako lastnost, obseg podatkov in uporabljeno primerjalno vrednost smo podatke pripravili posebej. V preglednici 16 je za črno-belo pasmo prikazana struktura podatkov po okoljih pri prvi in treh proučevanih laktacijah. Pri prvi laktaciji smo proučevali laktacije hčera od 113 do 147 očetov in pri treh laktacijah od 141 do 181 očetov. V celotnem proučevanem obdobju je število očetov, katerih potomke so bile z laktacijami vključene v nize podatkov, večje kot v krajšem obdobju, prav tako je večje tudi število krav. V celotnem obdobju smo imeli pri primerjalni vrednosti letno povprečje več očetov. V krajšem obdobju so te razlike neznatne. Ko smo obravnavali okolje kot letno povprečje, se je več čred uvrstilo v ekstremna razreda, zato smo vključili tudi več potomk večih očetov. Pri prvi laktaciji se ta razlika giblje okrog 20 očetov, pri treh laktacijah je polovico manjša. V krajšem obdobju je število očetov med primerjalnima vrednostma in lastnostmi bolj izenačeno, saj se je letno povprečje po čredah tudi manj spreminjalo. V številu krav, številu čred in s tem v številu opazovanj na čredo ni velikih razlik, če te parametre primerjamo znotraj okolja in obdobja. Če te parametre primerjamo med dobrim in slabim okoljem, so te razlike precejšnje. Število vključenih čred je večje v slabšem okolju. Pri treh laktacijah je bilo v dobrem okolju enkrat več krav kot v slabem. V dobrem okolju je na čredo pri prvih laktacijah skupaj tudi več kot dvakrat toliko opazovanj kot v slabem okolju,

pri treh laktacijah pa tudi trikrat toliko. V dobro okolje so se v večji meri uvrščale večje črede, medtem ko so bile v slabo okolje pogostejše uvrščene manjše črede. Pri primerjalni vrednosti skupno povprečje točki razreza predstavljata mejno vrednost, pod oz. nad katero so bili podatki razvrščeni v slabo oz. dobro okolje. Opazovanja smo razvrstili glede na eno samo točko razreza za posamezno okolje. Pri tem je razlika med točkama razreza za količino mleka v prvi laktaciji okrog 1300 kg mleka, pri treh laktacijah pa okrog 1500 kg. Točki razreza sta pri beljakovinah oddaljeni za okrog 50 kg. Pri maščobi je razlika nekaj večja, pri treh laktacijah dobrih 60 kg in pri prvi laktaciji dobrih 50 kg.

Preglednica 16: Struktura podatkov pri nizih za črno-belo pasmo
Table 16: Data structure of data sets for the Holstein breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
1. laktacija						
Statistika/P*/Obdobje	SP		1990–2009			
Število očetov	121	121	119	119	126	126
Število krav	9327	13672	9003	14087	10678	13592
Število čred	871	580	843	551	837	564
Opazovanj/čredo	10,7	23,6	10,7	25,6	12,7	24,1
Točka razreza (kg)	5774,4	7115,6	183,2	232,8	231,1	287,3
2000–2009						
Število očetov	115	115	115	115	117	117
Število krav	7300	11080	7203	11165	7878	10819
Število čred	746	486	723	472	729	474
Opazovanj/čredo	9,8	22,8	10,0	23,7	10,8	22,8
Točka razreza (kg)	5960,5	7257,4	190,6	238,0	238,6	292,2
1990–2009						
Število očetov	144	144	142	142	147	147
Število krav	9771	14150	9734	14159	11168	13734
Število čred	881	560	860	530	866	534
Opazovanj/čredo	11,1	25,3	11,3	26,7	12,9	25,7
2000–2009						
Število očetov	113	113	116	116	115	115
Število krav	7331	11005	7339	11181	7815	10867
Število čred	744	488	716	472	726	468
Opazovanj/čredo	9,9	22,6	10,3	23,7	10,8	23,2
1., 2., 3. laktacija						
1990–2009						
Število očetov	166	166	162	162	173	173
Število krav	15536	31061	15231	31026	17725	28990
Število čred	1204	876	1184	853	1211	871
Opazovanj/čredo	18,0	54,8	18,2	56,6	20,1	51,7
Točka razreza (kg)	5867,8	7397,0	186,7	241,9	236,3	300,2
2000–2009						
Število očetov	143	143	142	142	141	141
Število krav	11444	23543	11148	23766	12338	22505
Število čred	981	747	945	732	969	745
Opazovanj/čredo	16,0	48,1	16,6	49,6	17,5	45,8
Točka razreza (kg)	6109,7	7581,3	195,3	248,1	244,8	306,4
1990–2009						
Število očetov	177	177	176	176	181	181
Število krav	15133	31424	14906	30777	16941	29173
Število čred	1187	827	1152	788	1180	834
Opazovanj/čredo	17,9	58,5	18,4	61,0	19,9	53,8
2000–2009						
Število očetov	141	141	140	140	141	141
Število krav	11166	23524	11102	23207	12425	22345
Število čred	972	729	936	707	971	743
Opazovanj/čredo	16,0	49,1	16,8	50,5	17,7	45,8

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Pri rjavi pasmi so pri dvolastnostni analizi za primerjalno vrednost skupno povprečje in prvo laktacijo (preglednica 17) vključene potomke le okrog 50 očetov. V celotnem obdobju je pri primerjalni vrednosti letno povprečje očetov več, od 77 do 81. Kljub

majhnemu številu opazovanj za tri laktacije (preglednica 8) je število očetov pri primerjalni vrednosti skupno povprečje precej veliko, 150 in več, kar je več kot pri črno-beli pasmi (preglednica 16). Tudi pri rjavi pasmi so v dobro okolje vključene laktacije več krav kot v slabo okolje. Število krav v slabem okolju dosega le 66 % števila krav v dobrem okolju pri prvi laktaciji in vsaj 73 % števila krav v dobrem okolju pri treh laktacijah. V slabem okolju je pri letnem povprečju pri prvih laktacijah okoli 500 krav več kot pri skupnem povprečju, pri treh laktacijah je več okoli 800 krav. V dobrem okolju ne prihaja do tolikšnih razlik. Še posebno v krajšem obdobju so razlike v številu krav med primerjalnima vrednostma majhne. V dobro okolje so vključene živali iz manj čred kot v slabo, število opazovanj na čredo je v slabem okolju zato manjše, pri prvi laktaciji pri skupnem povprečju le 3 opazovanja in pri letnem povprečju le 4 opazovanja na čredo. Pri treh laktacijah je v slabem okolju 8 do 10 opazovanj na čredo. Zaradi povečevanja prireje z leti so tudi točke razreza za skupno povprečje v krajšem obdobju višje. Po obdobjih ni velikih razlik v širini intervala med točkama razreza, pri treh laktacijah so razlike nekaj večje kot pri prvi.

Preglednica 17: Struktura podatkov pri nizih za rjavo pasmo
Table 17: Data structure of data sets for the Brown breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
1. laktacija						
Statistika/P*/Obdobje	SP	1990–2009				
Število očetov	54	54	54	54	58	58
Število krav	1319	1874	1316	1994	1380	1990
Število čred	421	257	415	242	420	263
Opazovanj/čredo	3,1	7,3	3,2	8,2	3,3	7,6
Točka razreza (kg)	4388,3	5642,3	143,8	194,7	179,9	236,9
2000–2009						
Število očetov	47	47	51	51	52	52
Število krav	1156	1312	1200	1439	1231	1440
Število čred	746	486	723	472	341	221
Opazovanj/čredo	3,4	6,4	3,5	7,3	3,6	6,5
Točka razreza (kg)	4627,8	5816,3	153,9	201,6	191,6	242,1
1990–2009						
Število očetov	77	77	81	81	77	77
Število krav	1803	2139	1853	2276	1831	2173
Število čred	456	248	461	233	448	260
Opazovanj/čredo	4,0	8,6	4,0	9,8	4,1	8,4
2000–2009						
Število očetov	53	53	58	58	54	54
Število krav	1212	1372	1281	1551	1256	1431
Število čred	337	208	343	192	339	218
Opazovanj/čredo	3,6	6,6	3,7	8,1	3,7	6,6
1., 2., 3. laktacija						
1990–2009						
Število očetov	188	188	180	180	185	185
Število krav	7516	9670	6986	9611	7335	9619
Število čred	1106	662	1089	616	1086	670
Opazovanj/čredo	8,8	22,1	8,4	24,4	8,7	21,8
Točka razreza (kg)	4415,7	5765,9	143,3	196,4	180,1	241,5
2000–2009						
Število očetov	150	150	153	153	154	154
Število krav	5229	6411	5137	6391	5266	6343
Število čred	750	507	732	472	737	518
Opazovanj/čredo	9,1	18,5	9,3	20,5	9,3	17,9
Točka razreza (kg)	4737,9	5991,3	156,2	205,7	194,7	250,8
1990–2009						
Število očetov	214	214	220	220	218	218
Število krav	8113	9820	8024	9917	8154	9728
Število čred	1048	672	1023	627	1020	673
Opazovanj/čredo	10,1	21,8	10,3	24,2	10,5	21,7
2000–2009						
Število očetov	152	152	156	156	156	156
Število krav	5206	6384	5137	6459	5254	6335
Število čred	739	508	727	483	729	520
Opazovanj/čredo	9,2	18,5	9,3	20,1	9,5	17,8

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Tudi pri lisasti pasmi (preglednica 18) je število očetov večje v nizih podatkov z letnim povprečjem kot primerjalno vrednostjo, razlika je v daljšem obdobju precej večja. Razlika v številu krav v dobrem in slabem okolju je največja pri skupnem povprečju v celotnem

obdobju, tako pri prvi (672 do 800) kot pri treh laktacijah (2626 do 3366). V ostalih primerih je sicer še vedno nekaj več krav v dobrem okolju, a je razlika do števila v slabem okolju majhna. V slabem okolju so povsod vključeni podatki iz več čred kot v dobrem okolju. Največje razlike številu krav in številu opazovanj na čredo med okoljema so za prvo in za tri laktacije pri prvem nizu podatkov, kjer je v dobrem okolju pri prvi laktaciji več kot 40 % več krav in skoraj enkrat več opazovanj na čredo, pri treh laktacijah pa dobra petina več krav in tudi več kot enkrat več opazovanj na čredo kot v slabem okolju. V dobro okolje so vključene živali iz manj čred kot v slabo in število opazovanj na čredo je v slabem okolju manjše kot v dobrem. Razlika je spet največja v celotnem obdobju pri primerjalni vrednosti skupno povprečje. Tako kot smo opazili že pri črno-beli (preglednica 16) in rjavi pasmi (preglednica 17), so tudi pri lisasti točke razreza za skupno povprečje v krajšem obdobju, ko je bila povprečna prireja večja, višje.

Preglednica 18: Struktura podatkov pri nizih za lisasto pasmo
Table 18: Data structure of data sets for the Simmental breed

Lastnost	Mleko		Beljakovine		Maščoba	
Okolje	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro	Slabo	Dobro
1. laktacija						
Statistika/P/Obdobje	SP	1990–2009				
Število očetov	68	68	70	70	70	70
Število krav	1649	2321	1615	2415	1611	2345
Število čred	646	508	634	497	623	509
Opazovanj/čredo	2,5	4,6	2,5	4,8	2,6	4,6
Točka razreza (kg)	3869,7	5071	127,4	173,0	161,8	214,3
2000–2009						
Število očetov	50	50	56	56	61	61
Število krav	1401	1569	1467	1670	1547	1702
Število čred	503	380	513	362	512	374
Opazovanj/čredo	2,8	4,1	2,9	4,6	3,0	4,6
Točka razreza (kg)	4187,7	5279,1	139,8	181,1	175,8	223,4
1990–2009						
Število očetov	97	97	99	99	103	103
Število krav	2462	2556	2454	2630	2538	2623
Število čred	745	529	740	499	736	525
Opazovanj/čredo	3,3	4,8	3,3	5,3	3,4	5,0
2000–2009						
Število očetov	54	54	60	60	59	59
Število krav	1462	1622	1508	1734	1528	1673
Število čred	513	373	519	363	509	376
Opazovanj/čredo	2,8	4,3	2,9	4,8	3,0	4,4
1., 2., 3. laktacija						
1990–2009						
Število očetov	259	259	269	269	257	257
Število krav	11973	14599	11785	15105	11490	14856
Število čred	2020	1406	1993	1366	2080	1450
Opazovanj/čredo	7,5	14,5	7,5	15,6	6,9	14,2
Točka razreza (kg)	3933,7	5244,7	129,1	178,3	163,3	221,7
2000–2009						
Število očetov	223	223	227	227	230	230
Število krav	8915	9944	8865	9906	9222	9875
Število čred	1378	1054	1324	992	1383	1062
Opazovanj/čredo	8,2	12,7	8,6	13,7	8,4	12,6
Točka razreza (kg)	4320,3	5507,7	143,5	188,2	181,7	233,5
1990–2009						
Število očetov	341	341	343	343	348	348
Število krav	14440	15463	14320	15390	14695	15612
Število čred	1973	1401	1927	1335	1977	1420
Opazovanj/čredo	9,4	15,2	9,6	16,1	9,5	15,1
2000–2009						
Število očetov	226	226	228	228	226	226
Število krav	8898	9856	8799	9802	9108	9792
Število čred	1349	1030	1306	979	1353	1061
Opazovanj/čredo	8,4	12,9	8,7	13,8	8,6	12,5

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Pri letnem povprečju so se opazovanja razvrščala v dobro in slabo okolje glede na točke razreza za posamezno leto. S spreminjanjem nivoja prireje se tudi letna povprečja za črede spreminjajo. Pri vseh treh pasmah in lastnostih, količini mleka, beljakovin in maščobe, so

se vrednosti povprečij okoljske spremenljivke za posamezno lastnost z leti povečevale (priloge A, B in C). Naraščanje vrednosti je še posebej izrazito do leta 2000. Z leti so vrednosti točke razreza za slabo okolje celo presegle vrednost točke razreza za dobro okolje v prvih letih proučevanj. Najprej je do tega prišlo pri črno-beli pasmi, potem pri lisasti, pri rjavi pa le pri količinah beljakovin in maščobe. V prvih treh laktacijah se je prireja mleka v obdobju 1990 do 2009 povečala za več kot 1000 kg, največ pri črno-beli pasmi (1487 kg), potem pri lisasti (1372 kg) in pri rjavi (1206 kg). V prvi laktaciji je v celotnem obdobju količina le nekaj manjša kot pri vseh treh laktacijah, razen pri rjavi pasmi, kjer je v prvi laktaciji v celotnem obdobju količina večja za 732 kg mleka. Primerljivo je tudi gibanje povprečne količine beljakovin in maščobe po letih. V prvih treh laktacijah se je količina beljakovin povečala za dobrih 50 kg (51–56), maščob pa za okrog 60 kg (59–64). V prvi laktaciji je pri črno-beli in lisasti pasmi povečanje le nekaj nižje (za 2 do 6 kg), pri rjavi pa za 21 kg pri maščobah in za 15 kg pri beljakovinah.

Količina mleka, beljakovin in maščobe v standardni laktaciji se je do leta 2003 povečevala, po tem pa je prišlo tudi do manjših padcev (priloge A, B in C). Pri prvi in prvih treh laktacijah so spremembe primerljive, po okoljih so v slabem okolju nekoliko manjše od povprečnih, v dobrem pa boljše od povprečnih, kar je zaradi razlik med okoljema pričakovano. Negativni trendi pri količini maščobe so posledica negativnega vpliva visoke vsebnosti maščobe na ceno mleka ob uvedbi kvot. V Sloveniji smo mlečne kvote uvedli z letom 2004 (Uredba ..., 2004). Izhodiščno obdobje za določitev kvot je bilo obdobje 2003–2004. Pri določitvi kvot se je poleg količine mleka upoštevala tudi vsebnost maščobe v mleku. Pri vsebnosti maščobe nad referenčno vsebnostjo se je količina oddanega mleka korigirala navzgor in pri mleku z večjo vsebnostjo maščobe je bila kvota prej presežena. Po letu 2004 so bile visoke vsebnosti maščob v mleku zato bolj ovira kot prednost. Poleg tega je bilo poletje leta 2003 izredno sušno, kakovost pridelane krme je bila zato slabša, kar je vplivalo na manjšo vsebnost maščobe v mleku.

Število opazovanj po letih se med nizi podatkov razlikuje (priloge D do I). Zaradi kriterijev za vključitev podatkov v analizo so laktacije posameznih živali lahko vključene v en niz podatkov, v drugega pa ne. Število opazovanj, ki so ustrezala kriterijem za uvrstitev podatkov v analize, je bilo predvsem v prvih letih proučevanega obdobja majhno, še posebej v dobrem okolju in pri primerjalni vrednosti skupno povprečje (priloge D do I). Tu se je število opazovanj po letih zelo spreminjalo, razlike so najbolj izrazite v dobrem okolju v letih od 1990 do 1999, ko je število opazovanj majhno. Pri podatkih le za prvo laktacijo (priloge D, F in H) ponekod v prvih letih celo ni opazovanj. Pri skupnem povprečju kot primerjalni vrednosti (priloge D do I) se je z leti število opazovanj v dobrem okolju večalo, v slabem pa zmanjševalo. Naraščanje števila opazovanj v dobrem okolju je posledica povečevanja prireje, ko je vedno več čred (letnih povprečij v čredi) navzgor odstopalo od skupnega povprečja in tako prišlo v dobro okolje. Pri primerjalni vrednosti letno povprečje točke razreza izhajajo iz prireje po letih. Kriterij za izbor opazovanj (letna povprečja) so bližje posameznim opazovanjem in v številu opazovanj v dobrem in slabem okolju ni tolikšne razlike. Tudi število opazovanj po letih je bolj izenačeno. Struktura podatkov po letih je pri obeh izhodiščih za oblikovanje okolij ugodnejša v krajšem obdobju. Tu je število opazovanj po letih večje. Zmanjšuje se tudi relativna razlika v številu opazovanj med okoljema.

Dinamika gibanja števila opazovanj je podobna za vse lastnosti pri posamezni pasmi (priloge D do H). Največ opazovanj smo lahko vključili pri črno-beli pasmi, sledita lisasta in rjava. Trend spreminjanja števila opazovanj je po pasmah in letih primerljiv. Pri črno-beli pasmi (prilogi D in E) je razlika v številu opazovanj po okoljih in letih telitve najmanjša pri količini maščob. Tak trend je značilen za celotno proučevano obdobje in za obdobje po letu 2000 ter za oba obsega laktacij. Rjava pasma (prilogi F in G) je med proučevanimi zastopana z najmanj opazovanji. Do leta 2000 pri nobeni od lastnosti število opazovanj ne preseže tisoč opazovanj letno. Pri lisasti pasmi je pri podatkih, pripravljenih na podlagi skupnega povprečja čreda-leto (prilogi H in I) v celotnem proučevanem obdobju precejšnja razlika v številu opazovanj v dobrem in v slabem okolju, medtem ko je pri letnem povprečju ta razlika manjša. Sicer je pri lisasti pasmi razlika v številu opazovanj med okoljema najmanjša (priloge D do H). Pri vseh pasmah in lastnostih je razlika večja pri podatkih za tri laktacije kot pri podatkih le za prvo laktacijo (priloge D do H). V obdobju, ki smo ga zajeli, se je populacija črno-bele pasme povečevala, rjave pa zmanjšala (Sadar in sod., 2014). Pri lisasti pasmi se velikost populacije ni spreminjala tako drastično.

Na čredo je v slabšem okolju v povprečju tudi za več kot polovico manj opazovanj kot v dobrem (preglednice 16 do 18). Čeprav je pri rjavi pasmi skupno veliko manj opazovanj, je število opazovanj na čredo pri lisasti pasmi manjše. Pri črno-beli pasmi je število opazovanj na čredo vsaj enkrat večje kot pri rjavi, razlika z lisasto pasmo pa je še večja. Pri črno-beli pasmi smo pri treh laktacijah lahko vključili v slabem okolju od 16 do 20 opazovanj na čredo in v dobrem 64 do 61, pri lisasti v slabem le 7 do 10 in v dobrem le 13 do 16 opazovanj na čredo. Po letih je pri rjavi pasmi tudi desetkrat manj opazovanj kot pri črno-beli (priloge F, G, D in E), kljub temu pa pri rjavi veliko očetov izpolnjuje kriterije za vključitev podatkov v analizo (preglednice 16 do 18). Pri črno-beli pasmi je pri podatkih za prvo laktacijo za okoli četrtno manj očetov (113–147) kot pri vseh treh laktacijah (140–181). Pri rjavi in še posebej pri lisasti je to odstopanje veliko večje, pri lisasti je vključenih 50 do 103 očetov v nizih s prvo laktacijo in 223 do 348 očetov v nizih za prve tri laktacije. Glede na število vključenih opazovanj (preglednice 7 do 9) je število očetov največje pri rjavi pasmi.

4.1.2 Ocene parametrov disperzije v slabem in dobrem okolju

Parametri disperzije in lokacijski parametri za dvolastnostne analize okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti pri črno-beli, rjavi in lisasti pasmi v Sloveniji so prikazani v preglednicah 19 in 20, kjer prikazujemo deleže varianc, genetske korelacije in fenotipske variance, ter v prilogah L in M, kjer so prikazane ocene za ostale komponente varianc. **Fenotipska varianca** (preglednici 19 in 20) je za posamezno okolje, obdobje in primerjalno vrednost za vse lastnosti in število laktacij največja pri črno-beli pasmi, sledita rjava in lisasta pasma. Večje razlike med opazovanji za prvo in za tri laktacije (preglednice 7, 8 in 9) se odražajo v večji fenotipski varianci za tri laktacije (preglednici 19 in 20). V dobrem okolju je fenotipska varianca pri vseh nizih podatkov tudi več kot enkrat večja kot v slabem okolju. V posameznem okolju med primerjalnima vrednostma ni izrazitih razlik v skupni varianci, ki je za daljše obdobje po večini manjša kot za krajše. Z leti se je vrednost okoljske spremenljivke in s tem tudi prireja povečevala, še posebej do leta 2000 (priloge A, B in C), kar ima za posledico večjo fenotipsko varianco za lastnosti v krajšem obdobju. Poleg tega so bila pri primerjalni vrednosti skupno povprečje opazovanja uvrščena v

posamezno okolje na podlagi skupnega povprečja. Zaradi večanja prireje z leti (priloge A, B in C) je v prvih letih v celotnem proučevanem obdobju več opazovanj pod skupnim povprečjem (priloge D do H), v zadnjih letih pa daleč nad skupnim povprečjem. V krajšem obdobju je v slabem okolju po letih precej več opazovanj kot v istih letih v celotnem obdobju, kar tudi doprinese k večji varianci v krajšem obdobju (preglednici 19 in 20). Pri primerjalni vrednosti letno povprečje smo točki razreza definirali za vsako leto posebej. Povprečja za okoljsko spremenljivko in s tem točke razreza so se z leti zviševala (priloge A, B in C). Zaradi povečevanja prireje so točke razreza za slabo okolje na koncu dvajsetletnega obdobja celo višje kot točke razreza za dobro okolje v prvih letih. Zaradi teh sprememb se v začetnem obdobju dobre črede s časom lahko uvrstijo celo v slabo okolje.

Tudi **genetska varianca** je povsod večja v krajšem obdobju (prilogi L in M). Po pasmah, lastnostih, primerjalnih vrednostih in po obdobjih ni opaziti posebnega spreminjanja genetske variance. Pomembnejše razlike je opaziti le med slabim in dobrim okoljem. Po pričakovanju so v boljšem okolju z več opazovanji komponente genetskih varianc večje (Falconer in Mackay, 1996; Kolmodin in sod., 2002). Ponekod je v dobrem okolju genetska varianca tudi nekajkrat večja kot v slabem okolju (prilogi L in M), kjer je v nekaterih primerih vrednost genetske variance zelo majhna. V večini je genetska varianca za izbrano okolje večja pri treh laktacijah. Ocene genetske variance so za posamezno okolje pri količini mleka in maščobe največje pri črno-beli pasmi, nato sledijo ocene pri rjavi in lisasti pasmi. Za količino beljakovin je vrstni red drugačen, v slabem okolju je genetska varianca najmanjša pri rjavi pasmi, v dobrem okolju pa pri lisasti pasmi (prilogi L in M).

Bolj kot sama genetska varianca v posameznem okolju nas zanima delež te variance v celotni varianci za lastnost, torej **dednostni delež ali heritabiliteta**. Z genetsko varianco smo v slabem okolju pojasnili od 1 do 17 % variance pri prvi laktaciji in od 5 do 13 % pri treh laktacijah (preglednici 19 in 20). V dobrem okolju je prispevek genetske variance večji, od 8 do 31 % za prvo laktacijo in od 14 do 26 % za tri laktacije. Če primerjamo lastnosti med seboj, navzgor nekoliko odstopajo ocene dednostnih deležev za količino mleka v treh laktacijah (0,08 do 0,13 v slabem okolju in 0,17 do 0,26 v dobrem). Dobljene ocene so primerljive z ocenami študij, ki so obravnavale precej različna okolja (Stojić in sod., 1998; Hammami in sod., 2009a).

Po pasmah so v obeh okoljih v naši raziskavi ocene dednostnega deleža za črno-belo pasmo višje kot za rjavo in lisasto, razlike so večje pri prvi laktaciji (preglednici 19 in 20). Pri črno-beli pasmi so ocene dednostnega deleža za slabo okolje od 0,08 do 0,14 za prvo laktacijo in od 0,07 do 0,13 pri treh, v dobrem okolju so bile heritabilitete višje, za prvo laktacijo od 0,19 do 0,30 in za tri laktacije od 0,19 do 0,26. Za rjavo pasmo so v slabem okolju dobljene ocene od 0,01 do 0,11 pri prvi in 0,07 do 0,12 pri treh laktacijah, za lisasto pa od 0,03 do 0,07 pri prvi in 0,06 do 0,09 pri treh laktacijah. V dobrem okolju so ocene spet višje, pri rjavi pasmi od 0,17 do 0,31 pri prvi in 0,17 do 0,20 pri treh laktacijah ter pri lisasti od 0,08 do 0,20 pri prvi in 0,14 do 0,20 pri treh laktacijah. Prireja se je z leti večala (priloge A, B in C), v boljših čredah bolj, v slabših manj. V različnih okoljih za količino mleka prihaja do različne ekspresije genov za prirejo (Hammami in sod., 2008) in boljše je okolje, večje so genetske variance in dednostni deleži (Van Vleck, 1963; Bowman, 1972). Nasprotno razmere reje v slabšem okolju ne omogočajo izkoriščanja genotipske vrednosti živali za prirejo mleka (Raffrenato in sod., 2002), tako so pomembnejši okoljski vplivi in

zato je dednostni delež v slabšem okolju manjši. Pri črno-beli pasmi tudi v slabem okolju genetska varianca predstavlja vsaj 10 % fenotipske variance za posamezno lastnost (preglednici 19 in 20). Črno-bela pasma namreč prevladuje na ravninskem območju Slovenije (Božič in sod., 2009), kjer so razmere za prirajo ugodnejše. Čeprav v naši raziskavi definirano kot slabo okolje pri črno-beli pasmi, je to okolje lahko ugodnejše za rejo kot slabo okolje pri rjavi in lisasti pasmi, ki sta precej bolj prisotni na območjih (Božič in sod., 2009) z omejenimi možnostmi za rejo.

Za ugotavljanje okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti z dvolastnostno analizo so ključne **genetske korelacije**, ki so za prvo laktacijo od 0,53 do 1,0 in za tri od 0,76 do 1,0 (preglednici 19 in 20). Genetske korelacije so za **količino mleka za prvo laktacijo** (preglednica 19) pri črno-beli pasmi zelo visoke (0,98), visoke so tudi pri lisasti pasmi, čeprav je razpon ocen tu večji – med 0,87 in 1,00. Največjo razliko med ocenami smo dobili pri rjavi pasmi, tu ocene nihajo od 0,53 do 0,82. Pri črno-beli in lisasti pasmi so pri **treh laktacijah** ocene za količino mleka (preglednica 20) primerljive z ocenami za prvo laktacijo in variirajo od 0,96 do 1,00 pri črno-beli in 0,87 do 0,98 pri lisasti pasmi. Pri rjavi pasmi so genetske korelacije med dobrim in slabim okoljem za količino mleka v treh laktacijah večje in bolj izenačene (0,82 do 0,87) kot za prvo laktacijo. Za **količino beljakovin** je velikostni red ocen genetskih korelacij podoben. Pri **prvi** laktaciji so ocene visoke, od 0,91 do 0,96 za črno-belo in od 0,83 do 1,00 lisasto pasmo. Rjava pasma spet izstopa z bolj variabilnimi in v večini nižjimi ocenami v območju od 0,52 do 0,93. Podobnost s količino mleka velja tudi za beljakovine v **treh** laktacijah, kjer so ocene od 0,95 do 0,97 za črno-belo pasmo, 0,86 do 0,99 za lisasto in 0,76 do 0,91 za rjavo. Za **količino maščobe** je velikostni red ocen korelacije primerljiv s korelacijami za količini mleka in beljakovin. Pri črno-beli pasmi so ocene genetskih korelacij za količino maščobe v **prvi** laktaciji nad 0,98, pri lisasti 0,83 do 1,00 in rjavi pasmi od 0,63 do 1,00. Pri **treh** laktacijah so ocene za količino maščobe za črno-belo pasmo 0,94 do 0,98, za lisasto od 0,94 do 1,00 in za rjavo pasmo 0,84 do 0,91. **Po primerjalnih vrednostih** (preglednici 19 in 20) se ocene korelacij bolj razlikujejo le pri rjavi pasmi pri prvi laktaciji, tu so ocene večje za letno povprečje. Pri rjavi pasmi se korelacije razlikujejo tudi pri treh laktacijah, vendar manj, korelacije so za letno povprečje manjše. Pri lisasti pasmi so razlike pri prvi laktaciji, kjer so korelacije za letno povprečje večje.

Kot naključni vpliv smo v statističnem modelu 2 obravnavali tudi **vpliv črede**, s katerim smo pri prvi laktaciji v slabem okolju pojasnili od 2 do 34 % fenotipske variance in od 8 do 14 % v dobrem okolju ter pri treh laktacijah v slabem od 10 do 28 % in od 7 do 16 % v dobrem (preglednici 19 in 20). Delež variance za skupno okolje v čredi v celotni varianci se pri **prvi laktaciji** med lastnostmi in pasmami precej razlikuje (preglednica 19). Pri rjavi in pri črno-beli pasmi je precej podoben in večji v slabem okolju. Delež variance za skupno okolje v čredi je pri prvi laktaciji najmanjši pri lisasti pasmi, v slabem okolju je zelo nizek (0,02 do 0,07), le za beljakovine je višji (0,11 do 0,15). Pri lisasti pasmi smo imeli najmanj opazovanj na čredo, v slabem okolju le tri opazovanja (preglednica 18), kar verjetno ni zadostovalo za oceno variabilnosti skupnega okolja v čredi. Pri **treh laktacijah** so med pasmami razlike dosti majhne. Pri treh laktacijah vpliv črede za količino mleka v dobrem okolju pojasni od 8 % do 12 % fenotipske variance ter od 10 % do 18 % v slabem. Za količino beljakovin je delež v slabem okolju še večji, 0,17 do 0,28, v dobrem okolju pa 0,10 do 0,16. Pri količini maščobe z manjšim deležem izstopa lisasta pasma, 0,11 do 0,17 v

slabem okolju ter 0,07 in 0,08 v dobrem, pri rjavi in črno-beli pasmi so v slabem okolju ocene 0,17 do 0,21, v dobrem pa 0,09 do 0,12. V slabšem okolju so bila v vseh proučevanih nizih podatkov vključena opazovanja iz več čred, a z manj opazovanji po čredi kot v dobrem okolju (preglednice 16 do 18). Tako pri rjavi kot lisasti pasmi so črede majhne in v njih imamo po čredi manjše število opazovanj. Črno-bela pasma prevladuje v večjih rejah (Božič in sod., 2009), ki so v večini tudi bolje vodene, rjava in lisasta sta prisotni tako v večjih kot tudi v manjših rejah. Posledično je delež variance, ki jo pojasni skupno okolje v čredi, v slabšem okolju večji (preglednici 19 in 20, prilogi L in M).

Pri dvolastnostni analizi podatkov za tri laktacije smo v statistični model lahko vključili tudi **vpliv permanentno okolje**, torej okolje, ki ga za posamezno lastnost prireje predstavlja krava in traja v vseh treh laktacijah. V vseh primerih je varianca za vpliv permanentno okolje (priloga M) večja v dobrem okolju. V celotni fenotipski varianci ta varianca predstavlja dobršen delež v slabem (0,14 do 0,25) in v dobrem (0,15 do 0,27) okolju (preglednica 20). Med lastnostmi in okoljema ni izrazitih razlik v deležu. Manjše razlike so med pasmami. Pri črno-beli pasmi smo na ta način v obeh okoljih pojasnili od 15 do 20 % variance, pri lisasti 14 do 21 % v slabem okolju in le malo več, 18 do 24 %, v dobrem okolju. Največ variabilnosti smo na ta način pojasnili pri rjavi pasmi, 20 do 25 % v slabem okolju in 23 do 27 % v dobrem. Tudi korelacije med meritvami pri isti živali (ponovljivost lastnosti) so precej visoke, v dobrem okolju blizu 0,40 (0,35–0,46), a tudi v slabem okolju niso zanemarljive (0,24–0,33). Med pasmami ni izrazitih razlik v ponovljivosti lastnosti. Manjše razlike je zaznati med posameznimi lastnostmi. Ponovljivost je največja za količino mleka, sledita količina beljakovin in maščobe. Večjo varianco za permanentno okolje in ponovljivost v boljšem okolju so ugotovili tudi Hammami in sod. (2009a).

Preglednica 19: Ocene in struktura (v deležih) fenotipske variance v slabem in dobrem okolju in genetske korelacije med okoljema za prve laktacije

Table 19: Estimates and structure (in ratios) of phenotypic variance in the low and high environments and genetic correlations between the environments for the first lactations

Genetic correlations between the environments for the first lactations								Delež variance za skupno okolje v čredi	
Pasma**/Lastnost	P*	Obdobje/ Okolje	Fenotipska varianca		Dednostni delež		Genetska korelacija		
			slabo	dobro	slabo	dobro		slabo	dobro
Mleko									
ČB	SP	1990–2009	676767	1256796	0,12	0,26	0,98	0,13	0,09
	SP	2000–2009	742524	1311929	0,14	0,29	0,98	0,14	0,10
	LP	1990–2009	713477	1225666	0,14	0,30	0,98	0,12	0,08
	LP	2000–2009	753092	1285295	0,13	0,28	0,98	0,15	0,09
RJ	SP	1990–2009	354270	724692	0,04	0,17	0,82	0,13	0,12
	SP	2000–2009	385705	711581	0,04	0,20	0,65	0,20	0,12
	LP	1990–2009	378885	700705	0,06	0,17	0,73	0,19	0,09
	LP	2000–2009	396748	694800	0,04	0,21	0,53	0,20	0,10
LS	SP	1990–2009	299112	698132	0,07	0,20	0,87	0,04	0,08
	SP	2000–2009	344397	739165	0,03	0,17	1,00	0,02	0,10
	LP	1990–2009	304530	689644	0,05	0,20	1,00	0,03	0,08
	LP	2000–2009	333832	727595	0,05	0,19	0,98	0,03	0,08
Beljakovine									
ČB	SP	1990–2009	661,3	1212,3	0,08	0,19	0,96	0,21	0,13
	SP	2000–2009	726,7	1237,1	0,09	0,21	0,95	0,25	0,12
	LP	1990–2009	701,3	1183,3	0,10	0,22	0,91	0,21	0,11
	LP	2000–2009	739,9	1228,3	0,09	0,20	0,91	0,23	0,12
RJ	SP	1990–2009	388,8	919,2	0,03	0,22	0,78	0,23	0,13
	SP	2000–2009	434,5	871,7	0,02	0,25	0,52	0,34	0,13
	LP	1990–2009	420,4	880,3	0,03	0,21	0,87	0,28	0,11
	LP	2000–2009	446,1	882,3	0,01	0,24	0,93	0,31	0,12
LS	SP	1990–2009	307,5	755,1	0,06	0,12	0,83	0,11	0,14
	SP	2000–2009	370,0	843,7	0,04	0,08	1,00	0,13	0,13
	LP	1990–2009	321,2	757,9	0,05	0,11	1,00	0,12	0,12
	LP	2000–2009	355,8	823,0	0,06	0,12	0,98	0,15	0,12
Maščoba									
ČB	SP	1990–2009	1191,7	2185,5	0,17	0,22	1,00	0,17	0,12
	SP	2000–2009	1269,1	2220,8	0,14	0,20	0,99	0,20	0,12
	LP	1990–2009	1206,4	2157,5	0,17	0,23	1,00	0,17	0,10
	LP	2000–2009	1261,1	2212,2	0,14	0,21	1,00	0,19	0,12
RJ	SP	1990–2009	703,2	1533,5	0,11	0,26	0,63	0,21	0,10
	SP	2000–2009	812,3	1492,7	0,08	0,25	0,81	0,21	0,10
	LP	1990–2009	745,8	1524,0	0,11	0,25	0,94	0,20	0,09
	LP	2000–2009	813,3	1483,3	0,07	0,31	1,00	0,22	0,10
LS	SP	1990–2009	613,0	1389,7	0,07	0,12	0,83	0,07	0,09
	SP	2000–2009	670,9	1438,1	0,06	0,14	0,93	0,07	0,08
	LP	1990–2009	632,1	1357,9	0,06	0,13	1,00	0,06	0,08
	LP	2000–2009	670,2	1429,0	0,05	0,12	1,00	0,07	0,08

*Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

Preglednica 20: Ocene in struktura (v deležih) fenotipske variance v slabem in dobrem okolju in genetske korelacije med okoljema za tri laktacije

Table 20: Estimates and structure (in ratios) of phenotypic variance in the low and high environments and genetic correlations between the environments for three lactations

Genetic correlations between the environments for three lactations											
			Fenotipska varianca		Dednostni delež		Genetska korelacija	Delež variance			
								Skupno okolje v čredi		Permanentno okolje	
P*	Obdobje/ Okolje		slabo	dobro	slabo	dobro		slabo	dobro	slabo	dobro
Pasma**/Lastnost			Mleko								
ČB	SP	1990–2009	840944	1668210	0,13	0,25	0,96	0,17	0,10	0,17	0,16
	SP	2000–2009	864318	1700912	0,13	0,26	1,00	0,17	0,10	0,16	0,15
	LP	1990–2009	836353	1579645	0,12	0,25	0,99	0,16	0,08	0,19	0,18
	LP	2000–2009	870636	1686237	0,11	0,25	1,00	0,17	0,09	0,18	0,16
RJ	SP	1990–2009	383377	943329	0,12	0,20	0,86	0,17	0,12	0,21	0,21
	SP	2000–2009	434774	949523	0,12	0,17	0,87	0,18	0,12	0,16	0,23
	LP	1990–2009	391641	894140	0,11	0,18	0,82	0,15	0,10	0,18	0,24
	LP	2000–2009	431768	934235	0,10	0,17	0,84	0,17	0,12	0,16	0,24
LS	SP	1990–2009	321994	881874	0,08	0,19	0,87	0,15	0,09	0,23	0,26
	SP	2000–2009	397954	929468	0,09	0,20	0,98	0,13	0,08	0,24	0,25
	LP	1990–2009	336586	847300	0,08	0,20	0,93	0,10	0,07	0,25	0,26
	LP	2000–2009	394261	912695	0,09	0,19	0,95	0,12	0,08	0,22	0,27
Beljakovine											
ČB	SP	1990–2009	822,1	1605,1	0,10	0,20	0,95	0,27	0,14	0,17	0,18
	SP	2000–2009	820,0	1624,9	0,07	0,20	0,96	0,27	0,13	0,19	0,18
	LP	1990–2009	796,4	1517,6	0,08	0,20	0,95	0,25	0,11	0,20	0,20
	LP	2000–2009	825,1	1606,9	0,08	0,20	0,97	0,27	0,13	0,19	0,19
RJ	SP	1990–2009	404,6	1140,6	0,07	0,18	0,91	0,27	0,16	0,19	0,21
	SP	2000–2009	466,8	1139,3	0,11	0,17	0,76	0,28	0,15	0,15	0,22
	LP	1990–2009	415,8	1061,5	0,07	0,17	0,79	0,22	0,13	0,21	0,23
	LP	2000–2009	468,7	1125,8	0,08	0,17	0,79	0,27	0,15	0,17	0,22
LS	SP	1990–2009	344,2	986,2	0,05	0,14	0,86	0,23	0,14	0,22	0,25
	SP	2000–2009	407,0	1010,5	0,06	0,15	0,99	0,22	0,11	0,22	0,25
	LP	1990–2009	347,9	933,4	0,06	0,16	0,93	0,17	0,10	0,24	0,26
	LP	2000–2009	407,2	1001,2	0,07	0,14	0,95	0,21	0,11	0,21	0,27
Maščoba											
ČB	SP	1990–2009	1499,9	3093,5	0,12	0,20	0,94	0,21	0,12	0,15	0,16
	SP	2000–2009	1514,5	3172,5	0,12	0,19	0,99	0,21	0,12	0,15	0,16
	LP	1990–2009	1473,6	3054,3	0,13	0,21	0,97	0,19	0,11	0,16	0,15
	LP	2000–2009	1516,7	3161,6	0,12	0,19	0,98	0,21	0,12	0,15	0,16
RJ	SP	1990–2009	714,3	2000,0	0,09	0,18	0,91	0,19	0,11	0,17	0,18
	SP	2000–2009	801,8	2023,8	0,11	0,17	0,84	0,19	0,12	0,14	0,18
	LP	1990–2009	734,6	1957,9	0,09	0,17	0,88	0,17	0,09	0,18	0,19
	LP	2000–2009	813,7	2022,7	0,09	0,17	0,85	0,20	0,12	0,15	0,19
LS	SP	1990–2009	650,8	1739,8	0,07	0,14	0,95	0,17	0,08	0,20	0,25
	SP	2000–2009	793,7	1795,1	0,07	0,16	1,00	0,14	0,07	0,21	0,24
	LP	1990–2009	680,5	1686,1	0,07	0,16	0,95	0,11	0,07	0,23	0,23
	LP	2000–2009	796,6	1780,4	0,08	0,16	0,94	0,13	0,08	0,21	0,24

*Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

Pri lastnostih, ki jih spremljamo v zelo različnih okoljih, se interakcija GxE kaže kot nizka genetska korelacija med lastnostjo v različnih okoljih (Bowman, 1972). Kot meja za biološko značilno okoljsko občutljivost lastnosti se pri proučevanju GxE največkrat obravnavajo genetske korelacije pod ali blizu 0,8 (Robertson, 1959), vendar tudi pri genetski korelaciji, višji od 0,8, lahko prihaja do prerangiranja, še posebej v majhnih populacijah (Mulder in sod., 2004). Ocene genetskih korelacij za lastnosti prireje v dobrem in slabem okolju so za prvo laktacijo od 0,52 do 1,00 (preglednica 19) in pri lastnostih za tri laktacije od 0,76 do 1,00 (preglednica 20). Ocene genetskih korelacij med lastnostjo v slabem in dobrem okolju pri črno-beli in lisasti pasmi so za vse lastnosti in obsege podatkov nad 0,8 (preglednici 19 in 20). Čeprav je podatkov za prve laktacije (priloge D, F in H) pri lisasti pasmi podobno malo kot pri rjavi pasmi, so genetske korelacije le nekaj nižje kot pri črno-beli pasmi. Podatkov je bilo več pri treh laktacijah (priloge E, G in I) in pri prvi laktaciji pri črno-beli pasmi (priloga D). Tu ocene genetskih korelacij za lastnosti v dobrem in slabem okolju blizu in nad 0,8 (preglednici 19 in 20) nakazujejo prisotnost okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti v obliki spreminjanja razlik med živalmi in posameznih prerazvrstitev. Da smo zagotovili osnovno strukturo podatkov za analizo (preglednica 4), smo morali izločiti velik del opazovanj (preglednica 3). Med izločenimi so bila predvsem opazovanja iz manjših čred, v katerih je oskrba živali skromnejša. Z izključitvijo manjših čred s slabšo oskrbo prihaja do zmanjšanja variabilnosti okoljskih vplivov. Posledica je lahko nekoliko precenjena genetska korelacija med ekstremno dobrim in slabim okoljem in nekoliko podcenjena prerazvrstitev med živalmi (Shariati in sod., 2007).

Ocene genetskih korelacij za lastnosti mlečnosti v dobrem in slabem okolju v drugih, večjih populacijah, so podobne našim (preglednici 19 in 20). Visoko genetsko korelacijo (0,9) med dobrim in slabim okoljem so dobili pri proučevanju GxE za lastnosti mlečnosti pri švedskem govedu (Danell, 1982), korelacije nad 0,8 so ocenili tudi za črno-belo pasmo na Irskem (Cromie in sod., 1998; Cromie, 1999), še višjo (0,99) so ocenili v Braziliji (Costa, 1999). Za količino mleka pri govedu so ocenili močno genetsko povezanost (nad 0,8) med različnimi okolji tudi v drugih raziskavah (Boettcher in sod., 2003; Kearney in sod., 2004; König in sod., 2005; Fahey in sod., 2007). Nasprotno so genetske korelacije pod 0,8 ugotovili v raziskavah Cienfuegos-Rivas in sod. (1999) ter Nauta in sod. (2006). V študijah prisotnosti okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti v državah na ameriški celini z večlastnostno analizo so dobili ocene korelacij za lastnost v dveh državah blizu vrednosti 0,8 (Costa, 1999; Boettcher in sod., 2003; Kearney in sod., 2004), nižje (Charagu in Peterson, 1998; Cienfuegos-Rivas in sod., 1999) in tudi višje (Carabaño in sod., 1990; Costa, 1999; Norman in sod., 2005), vendar so tudi pri visokih korelacijah GxE zaznali vsaj kot spreminjanje razlik med genotipi. To obliko prisotnosti GxE so zaznali pri populacijah v geografsko veliko manjši Irski in Nizozemski (Cromie in sod., 1998; Cromie, 1999; Nauta in sod., 2006).

Za vrednotenje okoljske občutljivosti je potreben zadosten obseg zanesljivih podatkov (Norman in sod., 2005). V našem dvolastnostnem proučevanju okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti smo obravnavali podatke prve in prvih treh laktacij. Za večino sorodnih proučevanj okoljske občutljivosti (npr. Castillo-Juarez in sod., 2002; Kearney in sod., 2004; Petersson in sod., 2005) so bili uporabljeni podatki prve laktacije. Podatki ene same laktacije so lahko bolj uniformni, medtem ko so pri podatkih več laktacij razlike med

živalmi večje, prisotni so lahko dodatni viri variabilnosti. Ker so slovenske populacije majhne, smo z vključitvijo treh laktacij povečali obseg podatkov po živali, kar tudi prispeva k zanesljivejšemu vrednotenju. Pri treh laktacijah je struktura podatkov po letih boljša (priloge E, G in I).

Nekatere ocene parametrov za rjavo in lisasto pasmo v prvi laktaciji (preglednica 19) so nepričakovane. Pri rjavi pasmi je dednostni delež za količino beljakovin in maščobe v dobrem okolju v prvi laktaciji višji kot pri črno-beli in lisasti pasmi. Nasprotno so ocene dednostnih deležev za rjavo in lisasto pasmo v slabem okolju pri prvi laktaciji zelo nizke, po večini blizu nič (preglednica 19). Nekoliko višje so ocene dednostnega deleža le za količino maščobe pri rjavi pasmi, a zaradi obsega in strukture podatkov (priloge D, F in H) tudi manj zanesljive. Za vrednotenje genetskih povezav med okolji je potrebnih dovolj podatkov za čim več očetov v vseh okoljih (Norman in sod., 2005). Poleg tega je za sprejemljivo zanesljivost genetskega vrednotenja v slabem okolju z nižjim dednostnim deležem potrebnih veliko več hčera po očetu kot v dobrem okolju (Van Vleck, 1963), česar v naši raziskavi (preglednice 16 do 18) nismo mogli zagotoviti. Za rjavo pasmo je bilo v raziskavo vključenih najmanj opazovanj (preglednice 7, 8 in 9). Število opazovanj se pri primerjalni vrednosti za okoljsko spremenljivko SP po letih zelo spreminja (priloga D). Pri taki strukturi in malo opazovanjih je težko določiti okoljsko spremenljivko (Calus in sod., 2004), ki zato tudi manj zanesljivo predstavlja okolje (Strandberg, 2006). Pri rjavi pasmi je večina ocen genetske korelacije med dobrim in slabim okoljem v prvi laktaciji (preglednica 19) v območju pričakovane prerazporeditve živali. Pomemben dejavnik, ki vpliva na genetsko korelacijo med okolji, je tudi velikost črede (König in sod., 2005). V našem proučevanju so bila v slabše okolje uvrščena predvsem opazovanja iz manjših čred, ki se pogosto nahajajo na območjih s slabšimi naravnimi danostmi (Božič in sod., 2009) in zato siromašnejšo oskrbo živali. To se odraža tudi v razlikah med čredami, s katerimi smo v slabšem okolju pri rjavi pasmi pojasnili tudi do 34 % fenotipske variance (preglednica 19). V takem okolju je izražanje genov lahko precej drugačno kot v dobrem (Kearney in sod., 2004). Pri lisasti pasmi smo imeli v slabem okolju v povprečju tudi samo tri opazovanja na čredo (preglednica 18), kar ni zadostovalo za oceno variabilnosti skupnega okolja v čredi. Z vplivom črede smo pri lisasti pasmi v slabem okolju pojasnili tudi samo 2 % fenotipske variance (preglednica 19). K nizkim genetskim korelacijam naj bi doprinesle večje razlike med okoljema. Rjava pasma je pogosto prisotna na območjih z omejenimi dejavniki za kmetovanje (Božič in sod., 2009), kar je lahko prispevalo k slabši genetski povezavi med okoljema pri rjavi pasmi. Poleg tega ocene korelacij pri rjavi pasmi pri prvi laktaciji po nizkih podatkih zelo variirajo. To je verjetno posledica malo opazovanj v posameznih letih v slabem okolju, kar daje ocenam za rjavo pasmo slabšo uporabno vrednost. Za dvolastnostno analizo okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti zato kot parametre populacije lahko uporabimo parametre za tri laktacije in za prvo laktacijo, vendar tu le pri črno-beli pasmi.

4.2 MODELIRANJE OKOLJSKE OBČUTLJIVOSTI Z REAKCIJSKO NORMO

Pri analizi po metodi reakcijske norme je okoljska spremenljivka na kontinuirani skali, s širokim razponom različnih okolij, od najrevnejših do najugodnejših za prirejo. V analizo z reakcijsko normo smo za posamezno lastnost lahko vključili opazovanja na celotni skali za okoljsko spremenljivko, tudi med prvim in tretjim kvartilom. Število opazovanj je zato

večje, vključeni so bili vsi podatki, ki so ustrezali osnovnim kriterijem izbora (preglednica 4) ter dodatni zahtevi po vsaj petih opazovanjih v posamezni čredi v enem letu pri črno-beli pasmi oziroma po vsaj štirih pri rjavi in lisasti pasmi. Tako kot pri dvolastnostni analizi smo tudi pri analizi po metodi reakcijske norme za oblikovanje okoljske spremenljivke uporabili dva pristopa (poglavje 3.1.1) – skupno povprečje in letno povprečje. V prvi fazi smo ocenili opisne statistike z namenom spoznavanja nizov podatkov, nato ocene parametrov disperzije, ki smo jih potem uporabili za napovedovanje plemenskih vrednosti – reakcijskih norm in izračun Spearmanove korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem okolju in odstopajočih okoljih.

4.2.1 Opisne statistike pri analizi z reakcijsko normo

Pri manjši rjavi pasmi smo v obdelavo vključili le tiste podatke, ko smo imeli za leto znotraj črede vsaj štiri opazovanja. S tem smo v analizo vključili več podatkov, a kljub temu smo pri nizih s podatki prvih laktacij dobili le dobra dva oziroma tri tisoč opazovanj (preglednica 12). V razredih za ostanek, ki predstavljajo tudi različna okolja (preglednica 13), je bilo v srednjih razredih nekaj sto opazovanj, medtem ko so imeli ekstremni razredi tudi samo nekaj podatkov (tudi manj kot 15). To ni ustrezno število podatkov, potrebno za analizo po metodi reakcijske norme, saj s podatkih hčera le nekaj deset očetov (priloga N) okoljske občutljivosti ni mogoče ovrednotiti. Tako smo po metodi reakcijske norme lahko pri rjavi pasmi obdelali le podatke iz treh laktacij.

S pomanjkanjem podatkov smo se soočili tudi pri lisasti pasmi. Lisasta pasma je sicer najštevilčnejša v slovenski kontrolirani populaciji goveda (Sadar in sod., 2012), a so črede manjše in čred z vsaj petimi telitvami telic v posameznem letu je bilo malo. Za proučevanje okoljske občutljivosti potrebujemo dovolj velike črede (König in sod., 2005), da imamo na voljo dovolj opazovanj v prvi vrsti za oceno okoljske spremenljivke. Tudi po zmanjšanju zahteve na samo štiri prve telitve letno po čredi za analizo po metodi reakcijske norme pri lisasti pasmi ni bilo dovolj opazovanj (preglednici 14, 15 in priloga N). Tako smo tudi pri lisasti pasmi okoljsko občutljivost proučevali le za tri laktacije.

Večje črede so pri črno-beli pasmi omogočile, da smo imeli v prvih letih daljšega obdobja za prvo laktacijo dovolj opazovanj (priloga N) za analizo obeh nizov podatkov. Po letih telitev smo vključili prve laktacije potomk od 10 do 92 različnih očetov, ki izvirajo iz 29 do 411 različnih čred črno-bele pasme. Pri treh laktacijah (priloga O) je več tako očetov (od 22 do 156) kot čred (od 67 do 883). Za rjavo pasmo smo v celotnem proučevanem obdobju (1990–2009) v prvih letih lahko vključili le sto opazovanj treh laktacij letno (priloga O). V krajšem obdobju (2000–2009) je število večje in le v zadnjem letu je manj kot dva tisoč opazovanj letno, vključena so bila opazovanja potomk od 68 do 115 različnih očetov iz 400 do 500 različnih čred. Tudi pri lisasti pasmi (priloga O) je bilo v začetnih letih malo opazovanj, v letu 1996 se število opazovanj poveča nad dva tisoč. V krajšem obdobju je po letih vključenih nad tri tisoč opazovanj iz več kot 700 čred pri potomkah od 95 do 163 očetov. Povprečno število opazovanj na čredo je bilo že pri dvolastnostni analizi pri črno-beli pasmi veliko večje kot pri rjavi in lisasti (preglednice 16, 17, 18). Tudi pri analizi po metodi reakcijske norme smo pri črno-beli pasmi vključili največ opazovanj (prilogi N, O).

Pri treh laktacijah smo imeli najmanj opazovanj na kravo (preglednica 21) pri lisasti pasmi (1,5), sledita rjava (1,6) in črno-bela (1,6 v krajšem obdobju in 1,7 v daljšem). V obdobju, za katero smo proučevali vpliv okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti, se je v Sloveniji črno-bela populacija povečevala (Sadar in sod., 2012). Večanje črno-bele populacije je bilo še posebej izrazito v zadnjem proučevanem desetletju. Posledično v raziskavi zahtevi o vključitvi vsaj petih opazovanj letno po čredi ustreza vedno več čred (prilogi N, O), kar se kaže tudi v številu nivojev okoljske spremenljivke v krajšem obdobju (preglednica 21). Tudi število očetov je v celotnem obdobju le nekaj večje kot v krajšem obdobju. Največ različnih očetov je bilo pri lisasti pasmi.

Preglednica 21: Število čred, nivojev letnih povprečij v čredi, krav in očetov pri analizi po metodi reakcijske norme

Table 21: Number of herds, herd-year levels, cows and sires in the reaction norm analysis

Pasma/ Laktacije	Obdobje	Število čred	n*	Število krav	Opazovanj na kravo	Število očetov	Opazovanj na očeta
Črno-bela							
1.	1990–2009	817	4325	38365	1,00	149	149
	2000–2009	768	3361	28609	1,00	120	120
1., 2., 3.	1990–2009	1372	10235	74050	1,75	262	262
	2000–2009	1296	7654	56314	1,70	207	207
Rjava							
1., 2., 3.	1990–2009	1274	6900	24017	1,64	219	219
	2000–2009	1086	4657	16713	1,62	158	158
Lisasta							
1., 2., 3.	1990–2009	2464	11240	37529	1,51	322	322
	2000–2009	1994	7428	25530	1,50	223	223

* število nivojev letnih povprečij v čredi

Pri črno-beli pasmi smo analize po metodi reakcijske norme lahko izvedli tako za prvo laktacijo kot za tri laktacije, pri rjavi in lisasti pasmi smo lahko analizirali le nize podatkov s tremi laktacijami.

4.2.2 Ocenjevanje parametrov disperzije v majhnih, razdrobljenih populacijah

Pri vrednotenju parametrov disperzije reakcijske norme so se pri nizih podatkov s primerjalno vrednostjo letno povprečje pojavljale težave, pri črno-beli pasmi v daljšem obdobju, pri rjavi in lisasti pasmi tudi v krajšem obdobju (preglednice 23, 24 in 25). Pri teh analizah je bil že status obračuna (Groeneveld in sod., 2008) s programskim paketom VCE (Kovač in sod., 2002) v večini 2 ali 3, kar lahko nakazuje numerične težave pri izračunu. V daljšem obdobju, kjer smo se pri letnem povprečju pri ocenjevanju srečevali s težavami, povsod izstopa izrazito večja varianca za nivo reakcijske norme, ki je ni možno interpretirati.

Za nize podatkov s težavami pri ocenjevanju (preglednice 23, 24 in 25) smo z ocenjenimi parametri reakcijske norme dobili vrednosti za dednostni delež nad ena ali so vrednosti zelo odstopale od pričakovanih. Kot primer v preglednici 22 prikazujemo vrednosti komponent varianc in deležev pri primerjalni vrednosti letno povprečje za količino beljakovin pri črno-beli pasmi v treh laktacijah. Komponente so izračunane za sedem vrednosti standardizirane okoljske spremenljivke, ki zajemajo ± 3 standardne odklone od

povprečnega okolja. Vrednosti za okolje predstavljajo sredino razredov, izjema sta mejni okolji, kjer so bili razredi na eno stran odprti. V območju slabih okolij so bile izračunane ocene genetske variance (preglednica 22) celo večje kot ocene celotne fenotipske variance. Dednostni deleži so močno presežali vrednosti iz zaloge vrednosti za proučevane lastnosti.

Z modelom očetov lahko pojasnimo le četrtno genetske variance. Genetsko varianco izračunamo iz variance očetov, s čimer se zanesljivost pri ocenjevanju variance očetov še štirikrat poveča (Mrode in Swanson, 1994). Pri slabi strukturi podatkov (prilogi N in O) se zanesljivost ocene parametrov dodatno zmanjša. Nerealne ocene variance in heritabilitete (preglednica 22) so tudi posledica majhnega števila opazovanj (prilogi N) in slabše porazdelitve med okolji (preglednici 13 in 15) v prvih letih. V takih okoliščinah so ocene manj zanesljive in bolj variabilne in lahko povsem po naključju izven pričakovanih vrednosti. Težave so še večje, ko je bila primerjalna vrednost letno povprečje, ki je ocenjena na osnovi malo meritev. Za primerjalno vrednost letno povprečje smo naslednje faze vrednotenja lahko smiselno izvedli le za črno-belo pasmo, a tudi tu le za krajše obdobje.

Preglednica 22: Ocene komponent in deležev varianc pri izbranih vrednostih standardizirane okoljske spremenljivke

Table 22: Estimates of variance components and their ratios at chosen environmental variable on standardised scale

Vrednost okolja	σ_p^2 *	σ_a^2	σ_p^2	σ_e^2	h^2	p^2
-3	674,2**	926,0	152,4	290,3	1,374	0,226
-2	788,5	944,2	164,0	388,5	1,198	0,208
-1	997,9	979,4	255,4	497,6	0,981	0,256
0	1224,8	1031,5	359,3	607,6	0,842	0,293
1	1448,3	1100,5	461,5	711,7	0,760	0,319
2	1629,6	1186,4	523,8	809,2	0,728	0,322
3	1890,7	1289,3	670,1	898,2	0,682	0,354

* σ_p^2 – fenotipska varianca; σ_a^2 – genetska varianca; σ_p^2 – varianca za permanentno okolje;

σ_e^2 – varianca za ostanek; h^2 – heritabiliteta, p^2 – delež variance za permanentno okolje

** variance so podane v kg^2

4.2.3 Komponente variance za model reakcijske norme

Parametre disperzije in ocene lokacijskih parametrov za reakcijske norme prikazujemo za obe primerjalni vrednosti in za vse proučevane nize podatkov za količino mleka (preglednica 23), količino beljakovin (preglednica 24) in količino maščobe (preglednica 25). Ocene genetske variance za nivo reakcijske norme, ki ponazarja genetski prispevek k splošni (povprečni) prireji (Streit in sod., 2013), so pri primerjalni vrednosti skupno povprečje povsod (preglednice 23, 24 in 25) nekaj večje v krajšem obdobju. Izjema je le količina beljakovin pri lisasti pasmi (preglednica 24), kjer je varianca za celotno obdobje komaj zaznavno višja. Pri primerjalni vrednosti letno povprečje le pri črno-beli pasmi v krajšem obdobju pri ocenjevanju nismo imeli težav. V ostalih analizah (preglednice 23, 24 in 25) s primerjalno vrednostjo letno povprečje ocene variance za nivo reakcijske norme in

tudi ocene drugih parametrov zelo odstopajo od pričakovanih za proučevane populacije. Variance za nivo reakcijske norme so tu večje kot pri ostalih nizih podatkov, genetske korelacije med nivojem in nagibom reakcijske norme pa v večini primerov precej nižje kot v drugih nizih podatkov. Rezultatov za te nize podatkov v nadaljevanju zato nismo uporabili.

Ocene variance za nagib reakcijske norme v naši raziskavi so v vseh proučevanih primerih večje od nič (preglednice 23, 24 in 25). Za količino mleka (preglednica 23) so ocene največje pri črno-beli pasmi, in sicer variirajo od 0,0039 do 0,0043. Pri treh laktacijah so variance za nagib reakcijske norme od 0,0024 do 0,0028 pri črno-beli pasmi, 0,0015 in 0,0016 pri rjavi ter 0,0016 in 0,0018 pri lisasti. Varianco za nagib reakcijske norme za količino beljakovin (preglednica 24) pri črno-beli pasmi smo ocenili med 0,0017 in 0,0022 za opazovanja prvih laktacij ter med 0,0014 in 0,0019 za opazovanja treh laktacij. Pri rjavi pasmi sta za količino beljakovin oceni za varianco nagiba 0,0015 in pri lisasti, kjer je razlika večja, 0,0007 in 0,0013. Variance za nagib reakcijske norme so večje od nič tudi za količino maščobe (preglednica 25). Pri črno-beli pasmi so ocene za količino maščobe od 0,0015 do 0,0019 za prvo laktacijo in podobne, od 0,0017 do 0,0019, za tri laktacije. Komaj kaj se razlikujejo ocene pri rjavi pasmi, 0,0015 in 0,0020, pri lisasti pasmi so ocene še nižje, 0,0012 in 0,0013.

Ocene genetskih korelacij med nivojem in nagibom reakcijske norme za količino mleka pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji znašajo v vseh primerih 1,0 (preglednica 23). Visoke so tudi za tri laktacije, za letno povprečje 0,92 in nekaj nižje (0,78) za skupno povprečje. Genetske korelacije med nivojem in nagibom so visoke tudi pri rjavi pasmi (0,81 in 0,83) in pri lisasti pasmi (0,90 in 0,93). Povsod so korelacije večje v krajšem obdobju. Tudi pri količini beljakovin (preglednica 24) so ocene korelacij za prvo laktacijo pri črno-beli pasmi zelo visoke, 0,98 in 1,00. Pri treh laktacijah so ocene od 0,80 do 0,92 pri črno-beli pasmi, 0,85 in 0,89 pri rjavi in 0,91 do 0,95 pri lisasti. Za količino maščobe (preglednica 25) je pri prvi laktaciji pri črno-beli pasmi le v celotnem obdobju za primerjalno vrednosti skupno povprečje ocena korelacije med nivojem in nagibom reakcijske norme manjša od ena (0,96). Za količino maščobe v treh laktacijah so ocenjene korelacije najnižje pri črno-beli pasmi (od 0,80 do 0,87), večje so pri rjavi (med 0,95 in 0,97) in še večje pri lisasti pasmi (0,96 in 1,00).

Varianca za nagib reakcijske norme ponazarja okoljsko občutljivost (Falconer, 1990) in se uporablja kot indikator prisotnosti GxE v proučevani populaciji (De Jong, 1995; Lynch in Walsh, 1998). Večja je varianca za nagib, bolj se odziv na raznovrstna okolja med očeti razlikuje (Pollott in Greeff, 2004). Živali z večjim genetskim nivojem prireje in z visoko genetsko korelacijo med nivojem in nagibom reakcijske norme se nagibajo k večji občutljivosti na spremembe v okolju reje (Kolmodin in sod., 2002). V teh razmerah živali z boljšo plemensko vrednostjo ugodno reagirajo na izboljšanje okolja prireje (Cardoso in sod., 2011; Santana in sod., 2013). Vse ocene varianc nagiba reakcijske norme (preglednice 23, 24 in 25) so večje od nič. Pri črno-beli pasmi so ocene variance za nagib največje. Iz dobljenih ocen (preglednice 23, 24 in 25) lahko sklepamo na prisotnost okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti pri proučevanih pasmah v Sloveniji. Kljub majhni površini ozemlja je raznolikost kakovosti okolja velika, deloma pogojena z naravnimi danostmi in deloma z različno rejsko prakso. Pri visoki oceni genetske

korelacije med nivojem in nagibom reakcijske norme (preglednice 23, 24 in 25) bodo živali z večjo plemensko vrednostjo bolje reagirale na izboljšanje okolja, kar zaznamo kot obliko GxE spreminjanje razlik med živalmi (Falconer in Mackay, 1996; Santana in sod., 2013).

Preglednica 23: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino mleka

Table 23: Genetic variances for the level and slope of the reaction norm and the genetic correlations between them with the scenarios analysed for milk yield

Pasma	Laktacije	Obdobje	P*	Genetska varianca		Genetska korelacija
				Nivo	Nagib	
Črno-bela	1.	1990–2009	SP	46282	0,0039	1,00
		2000–2009	SP	50058	0,0040	1,00
		1990–2009	LP**	231174	0,0016	0,87
		2000–2009	LP	90738	0,0043	1,00
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	48205	0,0028	0,92
		2000–2009	SP	55926	0,0028	0,92
		1990–2009	LP**	193159	0,0024	0,35
		2000–2009	LP	69466	0,0024	0,78
Rjava	1., 2., 3.	1990–2009	SP	13609	0,0016	0,81
		2000–2009	SP	15768	0,0015	0,83
		1990–2009	LP**	91684	0,0016	0,06
		2000–2009	LP**	24153	0,0013	0,49
Lisasta	1., 2., 3.	1990–2009	SP	13033	0,0018	0,90
		2000–2009	SP	13677	0,0016	0,93
		1990–2009	LP**	158781	0,0027	0,12
		2000–2009	LP**	30499	0,0021	0,45

*Primerjalna vrednost: SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Težave pri ocenjevanju

Preglednica 24: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino beljakovin

Table 24: Genetic variances for the level and slope of the reaction norm and the genetic correlations between them with the scenarios analysed for protein yield

Pasma	Laktacije	Obdobje	P*	Genetska varianca		Genetska korelacija
				Nivo	Nagib	
Črno-bela	1.	1990–2009	SP	28,9	0,0022	0,98
		2000–2009	SP	36,7	0,0019	0,98
		1990–2009	LP**	292,1	0,0017	0,75
		2000–2009	LP	47,2	0,0017	1,00
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	34,9	0,0019	0,91
		2000–2009	SP	39,8	0,0018	0,92
		1990–2009	LP**	257,9	0,0017	0,32
		2000–2009	LP	51,8	0,0014	0,80
Rjava	1., 2., 3.	1990–2009	SP	13,9	0,0015	0,89
		2000–2009	SP	15,7	0,0015	0,85
		1990–2009	LP**	155,6	0,0016	0,10
		2000–2009	LP**	23,2	0,0013	0,57
Lisasta	1., 2., 3.	1990–2009	SP	10,0	0,0013	0,91
		2000–2009	SP	9,9	0,0007	0,95
		1990–2009	LP**	210,2	0,0018	0,15
		2000–2009	LP**	22,1	0,0010	0,43

*Primerjalna vrednost: SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Težave pri ocenjevanju

Preglednica 25: Genetske variance za nivo in nagib reakcijske norme in genetske korelacije med njima pri analiziranih scenarijih za količino maščobe

Table 25: Genetic variances for the level and slope of the reaction norm and the genetic correlations between them with the scenarios analysed for fat yield

Pasma	Laktacije	Obdobje	P*	Genetska varianca		Genetska korelacija
				Nivo	Nagib	
Črno-bela	1.	1990–2009	SP	60,1	0,0019	0,96
		2000–2009	SP	66,9	0,0016	1,00
		1990–2009	LP**	459,7	0,0019	0,65
		2000–2009	LP	84,1	0,0015	1,00
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	81,8	0,0017	0,87
		2000–2009	SP	89,5	0,0019	0,80
		1990–2009	LP**	406,7	0,0026	0,25
		2000–2009	LP	91,5	0,0020	0,83
Rjava	1., 2., 3.	1990–2009	SP	25,8	0,0015	0,95
		2000–2009	SP	32,7	0,0020	0,97
		1990–2009	LP**	188,6	0,0018	0,08
		2000–2009	LP**	31,5	0,0019	0,83
Lisasta	1., 2., 3.	1990–2009	SP	20,1	0,0013	0,96
		2000–2009	SP	20,5	0,0012	1,00
		1990–2009	LP**	315,2	0,0023	0,08
		2000–2009	LP**	24,5	0,0017	0,68

*Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**Težave pri ocenjevanju

Pri analizi okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti pri treh laktacijah smo v ponovljivostni model (model 14) vključili vpliv permanentnega okolja. Za permanentno okolje in ostanek smo predpostavili heterogeno varianco med različnimi okolji, ki smo jih razdelili v sedem razredov glede na standardni odklon za okoljsko spremenljivko (preglednice 11, 13 in 15). Ocene variance za ostanek in permanentno okolje po razredih so prikazane v preglednicah 26 in 27. Prikazujemo jih tudi za letno povprečje, kjer smo imeli težave pri ocenjevanju. To so ocene pri rjavi in lisasti pasmi za obe obdobji, pri črno-beli pa le za daljše obdobje. Za ostanek in permanentno okolje sicer ocene varianc za te nize podatkov ne kažejo posebnosti.

Ocene varianc za permanentno okolje po večini naraščajo, ko se okolje izboljšuje (preglednica 26). Najnižje so v prvem razredu, ki zajema najslabša okolja, in največje v zadnjem, sedmem razredu z najboljšimi okolji. Izjema so le variance za permanentno okolje pri količini mleka in beljakovin pri rjavi in lisasti pasmi v krajšem obdobju, ki so najnižje v drugem razredu. Varianca za permanentno okolje najbolj variira v slabih okoljih (preglednica 26), ki zajemajo prvi in drugi razred za heterogene variance.

Preglednica 26: Variance za razrede permanentnega okolja po analiznih scenarijih
Table 26: Variances for the permanent environment classes per analysed scenarios

Lastnost	Pasma	P**	Obdobje	Razred						
				1	2	3	4	5	6	7
Mleko	ČB*	SP	1990–2009	119789	159901	235900	373573	482440	598183	760219
		SP	2000–2009	127858	159326	236292	397834	507815	620564	760244
		LP	1990–2009	139344	163873	256079	386851	487428	605829	697585
		LP	2000–2009	116080	148569	244637	395289	502017	612030	751658
	RJ	SP	1990–2009	38837	70106	128241	185721	257196	327056	449182
		SP	2000–2009	73508	42661	137709	186822	268369	290435	530844
		LP	1990–2009	86239	83869	139448	194568	261798	321869	457582
		LP	2000–2009	78330	62669	133798	180732	263062	298323	484034
	LS	SP	1990–2009	37332	53002	90420	167106	240399	318860	395973
		SP	2000–2009	82888	74668	122668	184984	265185	304198	429565
		LP	1990–2009	63054	95032	133713	182717	250689	321922	345515
		LP	2000–2009	113031	76023	135451	174120	264542	339283	371159
Beljakovine	ČB	SP	1990–2009	110,9	141,2	215,3	333,1	448,1	516,2	682,5
		SP	2000–2009	115,6	142,0	229,0	363,7	467,4	525,3	670,0
		LP	1990–2009	152,4	164,0	255,4	359,3	461,5	523,8	670,1
		LP	2000–2009	133,2	144,7	232,1	356,8	465,1	514,1	679,6
	RJ	SP	1990–2009	39,9	61,4	127,1	195,4	299,3	359,5	495,1
		SP	2000–2009	63,6	48,8	145,3	200,1	297,7	337,4	559,5
		LP	1990–2009	70,0	98,4	159,5	224,6	307,0	366,4	521,0
		LP	2000–2009	76,3	58,3	138,5	198,6	289,0	321,4	551,0
	LS	SP	1990–2009	21,2	37,0	89,0	162,7	228,6	317,9	394,4
		SP	2000–2009	86,6	70,9	119,7	164,1	257,7	318,0	382,2
		LP	1990–2009	63,7	95,5	143,8	190,3	274,2	328,6	372,6
		LP	2000–2009	74,2	70,0	121,7	164,0	252,7	322,2	341,2
Maščoba	ČB	SP	1990–2009	173,9	239,4	386,1	564,0	735,6	942,7	1176,2
		SP	2000–2009	197,5	256,4	395,7	595,3	760,1	1028,5	1247,8
		LP	1990–2009	199,2	244,8	433,9	611,6	746,0	971,8	1237,7
		LP	2000–2009	187,9	241,5	392,5	583,1	759,4	1015,5	1292,4
	RJ	SP	1990–2009	63,9	130,8	213,0	305,2	470,7	556,6	1074,2
		SP	2000–2009	27,8	57,0	228,0	308,9	462,5	563,6	1025,5
		LP	1990–2009	39,2	125,4	247,4	326,0	477,8	547,2	1068,9
		LP	2000–2009	22,1	70,5	217,5	290,4	457,2	578,7	961,6
	LS	SP	1990–2009	22,4	92,8	152,7	299,0	418,4	525,2	1058,8
		SP	2000–2009	102,3	110,9	220,7	319,2	453,1	494,4	1089,1
		LP	1990–2009	25,8	166,7	251,7	344,6	462,3	538,9	1052,6
		LP	2000–2009	137,0	94,7	225,4	312,2	446,6	468,6	1095,6

*ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

**Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Heterogene variance smo dopustili tudi za ostanek. Variance za ostanek se pričakovano povečujejo z izboljševanjem okolja pri vseh lastnostih za vse pasme (preglednica 27). Tako so za vse lastnosti najnižje v prvem razredu, ki zajema slabša okolja, in največje v najboljših okoljih. Povečevanje variance za ostanek z naraščanjem vrednosti okoljske spremenljivke za prirejo so zaznali tudi Kolmodin in sod. (2002). Heterogenim variancam za ostanek pri uporabi modela z reakcijsko normo dajejo prednost raziskave pri govedu (Calus in sod., 2002), ovcah (Pollott in Greeff, 2004) in prašičih (Knap in Su, 2008).

Preglednica 27: Variance za razrede ostanka po analiznih scenarijih
Table 27: Variances for error classes per analysed scenarios

Lastnost	Pasma	Lakt.	P**	Obdobje	Razred						
					1	2	3	4	5	6	7
Mleko	ČB*	1.	SP	1990–2009	323421	512045	625443	783259	879132	1062338	1177441
			SP	2000–2009	436740	546696	683406	835344	910855	1090878	1200978
			LP	1990–2009	417580	589745	694069	801324	880515	1073741	1192905
			LP	2000–2009	460769	557016	703020	833786	906068	1069199	1174704
		1., 2., 3.	SP	1990–2009	334479	451538	539647	646894	766506	871910	970520
			SP	2000–2009	356924	470584	591087	697609	804346	871086	1039704
			LP	1990–2009	386465	476007	575446	659777	761203	857399	977367
			LP	2000–2009	382767	475798	600977	699878	819593	875492	1051461
	RJ	1., 2., 3.	SP	1990–2009	142834	170816	216338	293604	387268	473832	634965
			SP	2000–2009	146349	216027	232417	318902	373877	520720	634718
			LP	1990–2009	146047	188863	231228	302940	385609	480414	657358
			LP	2000–2009	148787	214001	234245	321942	383989	526651	659515
	LS	1., 2., 3.	SP	1990–2009	96853	142010	208458	267772	346237	413464	669915
			SP	2000–2009	118611	186828	226519	278020	358492	431166	642471
			LP	1990–2009	142496	179949	214945	279753	347196	430905	605465
			LP	2000–2009	68298	195492	226082	289458	355543	434536	687866
Belja-kovine	ČB	1.	SP	1990–2009	273,5	455,8	568,2	725,8	827,6	928,2	1045,1
			SP	2000–2009	348,3	473,4	645,8	772,3	848,5	954,3	1011,5
			LP	1990–2009	380,9	535,8	672,4	754,1	847,7	985,0	1017,5
			LP	2000–2009	351,7	521,7	663,0	764,5	851,2	968,9	1073,1
		1., 2., 3.	SP	1990–2009	284,4	373,6	462,7	586,6	699,7	803,7	917,3
			SP	2000–2009	277,5	370,0	499,0	632,3	736,6	806,1	1005,6
			LP	1990–2009	290,3	388,5	497,6	607,6	711,7	809,2	898,2
			LP	2000–2009	280,0	378,0	513,4	642,3	739,9	837,4	986,2
	RJ	1., 2., 3.	SP	1990–2009	123,6	157,0	207,4	294,7	423,7	532,9	733,9
			SP	2000–2009	134,7	174,3	215,4	316,8	425,6	593,1	773,7
			LP	1990–2009	147,9	164,1	226,7	310,2	425,4	570,0	737,8
			LP	2000–2009	133,8	174,7	227,8	328,3	435,4	579,6	802,7
	LS	1., 2., 3.	SP	1990–2009	104,1	143,9	197,3	270,8	357,5	477,6	719,4
			SP	2000–2009	74,6	170,8	219,7	278,5	381,8	462,1	797,2
			LP	1990–2009	116,2	172,4	210,6	284,8	375,5	465,6	714,1
			LP	2000–2009	86,1	175,9	222,2	294,9	393,8	461,7	821,0
Maščoba	ČB	1.	SP	1990–2009	454,0	818,9	990,0	1231,4	1388,1	1840,7	1961,9
			SP	2000–2009	577,9	839,6	1094,2	1237,6	1440,2	1970,4	1981,2
			LP	1990–2009	626,5	873,0	1114,9	1263,0	1472,6	1878,4	1942,4
			LP	2000–2009	646,3	853,1	1093,4	1244,2	1441,9	1996,3	1966,9
		1., 2., 3.	SP	1990–2009	495,9	717,4	906,7	1061,0	1371,7	1888,8	2334,3
			SP	2000–2009	529,2	745,7	948,1	1108,1	1455,2	1959,2	2341,5
			LP	1990–2009	575,3	796,5	957,9	1083,6	1406,8	1909,7	2259,0
			LP	2000–2009	539,6	787,1	968,0	1121,0	1467,0	1955,5	2360,1
	RJ	1., 2., 3.	SP	1990–2009	242,9	302,8	437,9	587,3	785,4	1215,8	1804,6
			SP	2000–2009	298,5	379,1	461,6	608,9	803,8	1177,0	1844,4
			LP	1990–2009	332,3	343,4	453,3	606,4	833,1	1152,1	1816,3
			LP	2000–2009	305,5	372,2	471,2	625,0	822,2	1159,3	1882,1
	LS	1., 2., 3.	SP	1990–2009	228,7	291,5	445,3	536,9	732,5	1001,0	1233,1
			SP	2000–2009	251,7	379,4	451,7	567,2	752,9	996,5	1215,8
			LP	1990–2009	345,5	353,9	448,6	572,6	737,4	1022,4	1212,8
			LP	2000–2009	234,6	370,6	458,4	588,1	749,6	1023,5	1233,1

*ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

**Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Za nize podatkov, pri katerih smo imeli težave pri ocenjevanju genetskih in okoljskih parametrov reakcijske norme (preglednice 23, 24 in 25), ocenjevanju dednostnega deleža in napovedovanju genetske vrednosti po metodi reakcijske norme, pa nasprotno nismo dobili velikih razlik v variancah za ostale naključne vplive; za permanentno okolje (preglednica 26) in ostanke (preglednica 27), če jih primerjamo z nizi, kjer pri ocenjevanju ni bilo težav. To nakazuje, da se pomanjkljiva struktura podatkov (poglavje 4.2.2) najprej izrazi pri genetskih komponentah.

Odvisnost komponent varianc za permanentno okolje (preglednica 26) in ostanek (preglednica 27) od okoljske spremenljivke potrjuje odločitev po vključitvi heterogenih varianc v analizah okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti s ponovljivostnim in klasičnim modelom po metodi reakcijske norme pri vseh treh proučevanih pasmah.

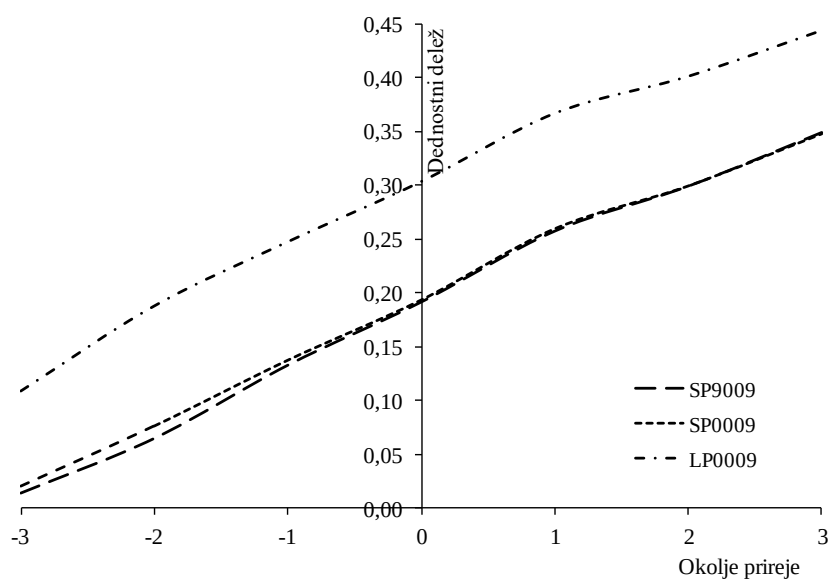
4.2.4 Dednostni delež pri analizi z reakcijsko normo

Pri modelu z reakcijsko normo se variance in kovariance spreminjajo z okoljem. Posledično to velja tudi za dednostni delež, ki je izpeljan parameter populacije in okolja, v katerem redimo živali (Falconer, 1989). Pri analizi z reakcijsko normo smo kot genetsko komponento v model vključili vpliv očeta, s katerim pojasnimo le četrtino celotne genetske variance, preostala genetska varianca se običajno uvrsti v ostanek, lahko pa se porazdeli tudi med druge naključne vplive, zlasti v permanentno okolje, ki je vezano na žival. Na podlagi ocen genetskih in okoljskih parametrov disperzije za lastnosti mlečnosti, prikazanih v preglednicah 23, 24 in 25, smo izračunali dednostne deleže pri različnih vrednostih stanadardizirane okoljske spremenljivke, pri primerih s tremi laktacijami tudi delež variance za permanentno okolje. V nadaljevanju prikazujemo le rezultate za tiste nize podatkov, kjer ni bilo zaznati težav pri ocenjevanju parametrov disperzije (preglednice 23, 24 in 25) in so dednostni deleži znotraj pričakovanega intervala za proučevane populacije.

Delež variance permanentnega okolja v celotni fenotipski varianci prikazujemo grafično (priloge P, Q in R). Prikazani so na standardizirani skali za okoljsko spremenljivko na intervalu od 3 standardne odklone (SD) pod povprečjem do 3 SD nad povprečjem. Še posebej v prvem razredu je bilo v krajšem obdobju vključenih malo opazovanj (preglednice 11, 13 in 15), kar ima za posledico manj zanesljive ocene komponent varianc in s tem tudi večje nihanje variance (preglednica 26) in spreminjanje deleža variance v tem razredu (priloge P, Q in R). Povsod so najnižje vrednosti za delež v slabem okolju. V povprečnih okoljih se razlike med nizi podatkov zmanjšajo, tako je v povprečnem okolju delež za količino mleka od 0,35 do 0,40, za količino beljakovin od 0,34 do 0,38 in za količino maščobe od 0,30 do 0,35, v dobrih okoljih je po večini delež permanentnega okolja večji kot v povprečnem okolju. Večja varianca za permanentno okolje (König in sod., 2005; Hammami in sod., 2009a) in tudi večja ponovljivost (Marti in Funk, 1994; Gengler in sod., 2005) sta v boljših okoljih za prirejo mleka tudi pričakovani, saj je to precej vezano na vzrejo plemenskih telic in na pripravo prvesnice oz. krave na laktacijo.

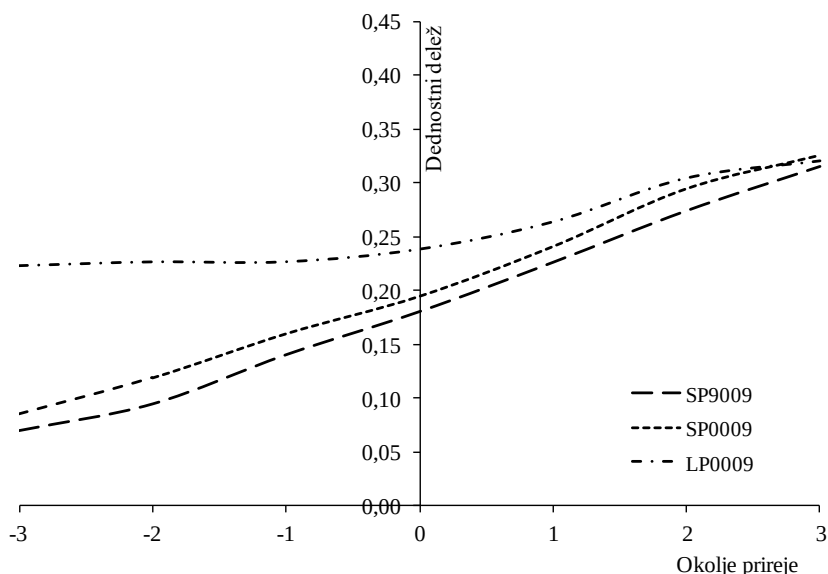
Dednostne deleže za posamezne lastnosti prikazujemo grafično na slikah 2 do 13, prikazani so na standardizirani skali za okoljsko spremenljivko. Prikazujemo le dednostne deleže za nize podatkov, pri katerih smo dobili tudi ocene parametrov disperzije znotraj parametrskega prostora (preglednice 23, 24 in 25). Slaba okolja smo poimenovali okolja, slabša od -1 SD, okolja, ki se nahajajo na območju 1 SD pod in nad povprečjem, povprečna (pričakovana) okolja in okolja nad 1 SD nad povprečjem dobra okolja. Glavnina opazovanj je bila na intervalu ± 2 SD od povprečnega okolja (preglednice 11, 13 in 15). Izven tega območja je bilo malo opazovanj, zaradi tega so tudi ocene heritabilitet za ekstremna, t. i. najslabša in najboljša okolja manj zanesljive.

Za primerjalno vrednost skupno povprečje je dednostni delež za količino mleka pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji (preglednica 28, slika 2) v zelo slabem okolju zelo nizek (0,01 do 0,08) in narašča, ko se okolje izboljšuje. V najboljšem okolju doseže vrednost 0,35. Pri letnem povprečju so vrednosti dednostnega deleža vseskozi večje za okoli 0,1. Tako je vrednost dednostnega deleža že v zelo slabih okoljih nad 0,1, v najboljših pa presega 0,4. Za črno-belo pasmo so na Danskem (Shariati in sod., 2007) z metodo reakcijske norme na intervalu ± 2 SD od povprečja za standardizirano okoljsko spremenljivko dobili primerljive ocene heritabilitete za količino mleka v prvi laktaciji (0,09 v slabem in 0,34 v dobrem okolju). Pri črno-beli pasmi so v treh laktacijah (preglednica 28) pri letnem povprečju vrednosti dednostnega deleža že v slabih okoljih višje kot za prvo laktacijo (preglednica 28, slika 2). V treh laktacijah (preglednica 28, slika 3) so razlike med skupnim in letnim povprečjem večje v slabem okolju in se zmanjšujejo, ko se okolje izboljšuje. V najboljših okoljih ni razlik med ocenami pri letni in skupni primerjalni vrednosti okoljske spremenljivke. Pri skupnem povprečju kot primerjalni vrednosti se ocene dednostnega deleža z izboljševanjem okolja višajo: v zelo slabem okolju je ocenjen na 0,07, v povprečnem na okrog 0,18 in 0,19, kar je nekaj manjše od vrednosti dednostnega deleža (0,25) za prirejo mleka v prvih petih laktacijah pri slovenski črno-beli pasmi (Štepec in sod., 2001a). Tudi v dobrem okolju se dednostni delež povečuje in v najboljšem okolju znaša okrog 0,30 (preglednica 28, slika 3), ne glede na obdobje in primerjalno vrednost okoljske spremenljivke.



Slika 2: Dednostni delež za količino mleka v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi za primerjalni vrednosti za okoljsko spremenljivko skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP) po obdobjih (9009 – od 1990 do 2009, 0009 – od 2000 do 2009)

Figure 2: Heritability of milk yield in the first lactation as a function of environment for comparison values the general average (SP) and the annual average (LP) by periods (9009 – from 1990 to 2009, 0009 – from 2000 to 2009) of the Holstein breed

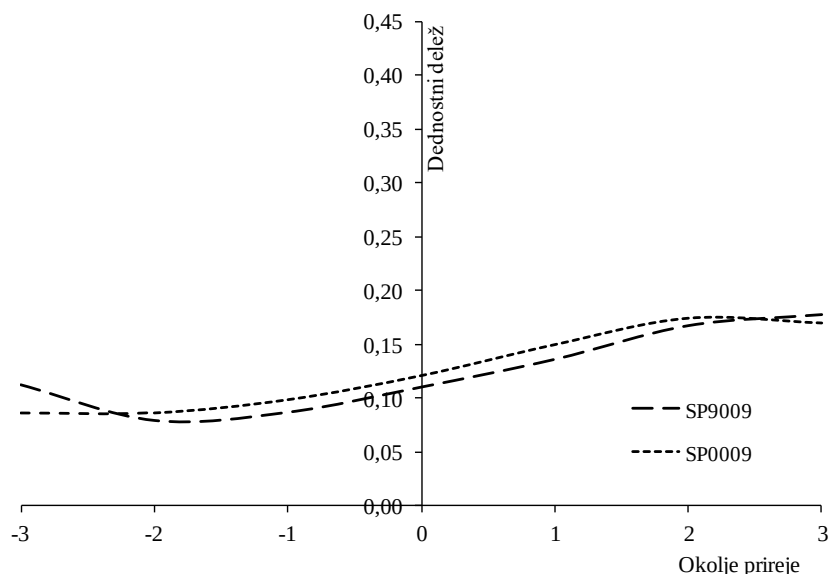


Slika 3: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri črno-beli pasmi (ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 3: Heritability of milk yield in the first three lactations of the Holstein breed (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

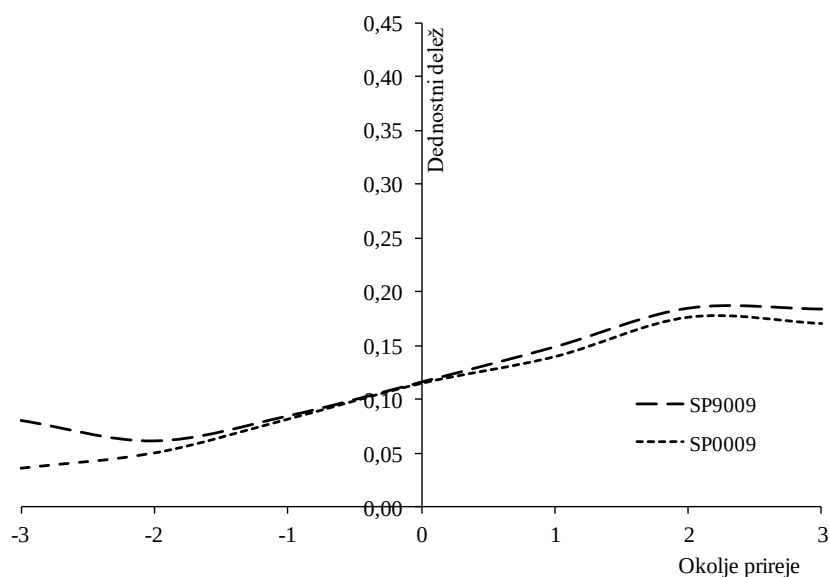
Na intervalu, kjer je bilo več podatkov (± 2 SD), dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri rjavi pasmi (preglednica 28, slika 4) narašča, ocene pa se razlikujejo za 1 % glede na obdobje zajemanja podatkov. V slabšem okolju je dednostni delež ocenjen na 0,09, podobno kot pri črno-beli pasmi (preglednica 28, slika 3), in se nato dvigne do 0,17. V boljših okoljih je dednostni delež kar za polovico manjši kot pri črno-beli pasmi (preglednica 28), kar je tudi precej nižje od dednostnega deleža (0,28) za prirejo mleka z rjavo pasmo v prvih petih laktacijah v Sloveniji (Štepec in sod., 2001b). Povečanje dednostnega deleža v zelo slabem okolju (pod -2 SD) pripisujemo možnosti, da komponente variance v okolju z malo podatki niso dovolj zanesljivo ocenjene. Varianca za ostanek je v slabem okolju zmanjšana (preglednica 27), s tem lahko pride tudi do višjih dednostnih deležev kot v dobrem okolju (Costa, 1999).

Pri lisasti pasmi (preglednica 28, slika 5) vrednosti ocene dednostnega deleža od okolij -2 SD proti dobrim okoljem do okolij okrog 2 SD oddaljenih od povprečja za obe obdobji enakomerno naraščajo. Ocene za dednostni delež v povprečnem okolju (0,12) so precej nižje od ocene 0,28 za prvih pet laktacij v Sloveniji (Štepec in sod., 2001c), kjer ni bilo izločevanja podatkov zaradi potrebe po zadostnem obsegu opazovanj po očetih in čredah. Po nizih podatkov so vrednosti (preglednica 28, slika 5) najbolj različne v ekstremno slabem okolju (pod -2 SD). Tu so ocene za krajše obdobje manjše kot za celotno obdobje, kjer ocene najprej nekoliko padejo. Trend padanja smo imeli že pri rjavi pasmi (preglednica 28, slika 4). Izven območja ± 2 SD je bilo pri obeh pasmah (preglednici 13 in 15) malo opazovanj, zaradi tega so tudi ocene parametrov za ekstremna, t. i. najslabša in najboljša okolja manj zanesljive.



Slika 4: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri rjavi pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 4: Heritability of milk yield in the three lactations of the Brown breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

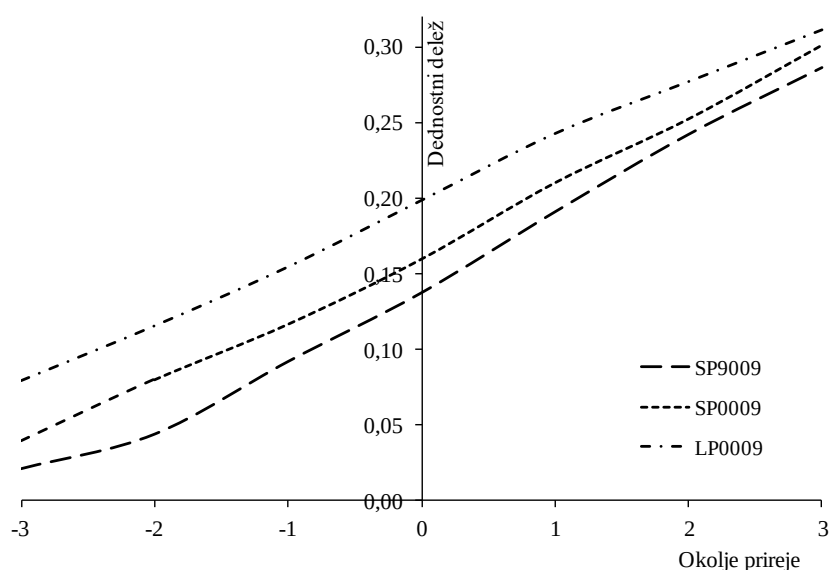


Slika 5: Dednostni delež za količino mleka v treh laktacijah pri lisasti pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 5: Heritability of milk yield in the three lactations of the Simmental breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

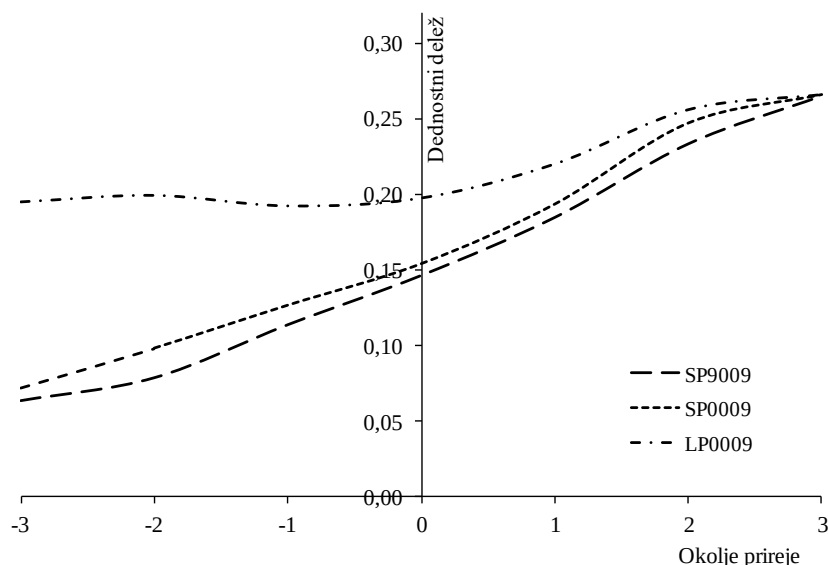
Pri črno-beli pasmi se dednostni delež za količino beljakovin spreminja z okoljem pri prvi laktaciji (slika 6) in pri treh laktacijah (slika 7) podobno kot pri količini mleka (sliki 2 in 3). Z izboljševanjem okolja dednostni delež narašča, pri prvi laktaciji pri skupnem povprečju v celotnem obdobju od 0,02 do 0,29, v krajšem obdobju so vrednosti le za 0,01 do 0,04 višje (preglednica 28, slika 6). Tudi pri količini beljakovin so ocene heritabilitete

največje pri primerjalni vrednosti letno povprečje. Odstopanje ocen pri letnem povprečju od tistih pri skupnem povprečju je večje v slabšem okolju (do 0,07) in manjše v dobrem okolju (do 0,02). Dobljene ocene so nekoliko nižje kot ocene (0,08–0,32) v primerljivi študiji na Danskem (Shariati in sod., 2007), nižje so tudi od ocen (0,18–0,35) za švedsko rdeče-belo pasmo (Kolmodin in sod., 2004). Pri treh laktacijah (preglednica 28, slika 7) se v slabem okolju vrednost za dednostni delež prične z okrog 0,06 pri skupnem povprečju in narašča, ko se okolje izboljšuje. Pri letnem povprečju kot primerjalni vrednosti so ocene heritabilitete za podpovprečna okolja 0,2, podobne so tudi v povprečnem okolju, v smeri proti boljšim okoljem se še nekoliko povečujejo, a so razlike med ocenami za skupno povprečje čedalje manjše. V najboljših okoljih je ocena za dednostni delež 0,25 in tudi več, kar je nekoliko nad oceno 0,21 za količino beljakovin pri črno-beli pasmi v Sloveniji (Štepec in sod., 2001a).



Slika 6: Dednostni delež za količino beljakovin v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi (ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 6: Heritability of protein yield in the first lactation of the Holstein breed (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

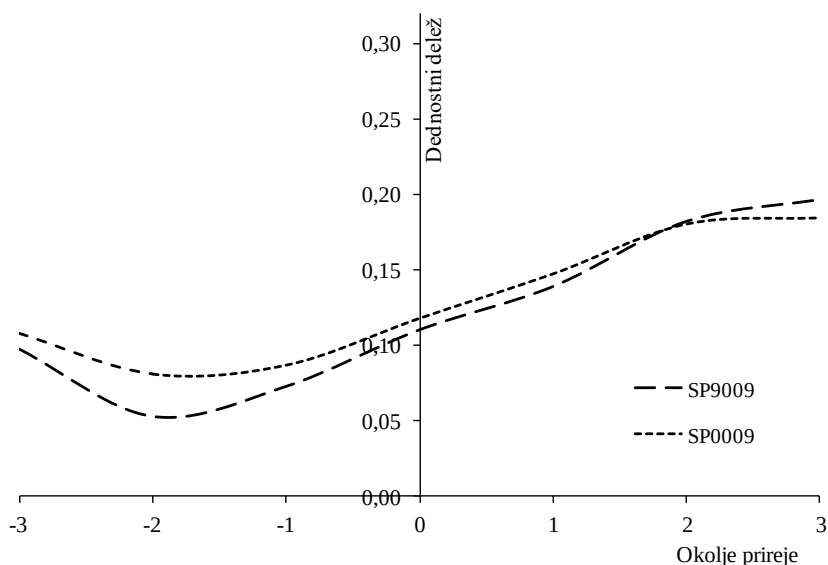


Slika 7: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri črno-beli pasmi (ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 7: Heritability of protein yield in the three lactations of the Holstein breed (other abbreviations and explanations are provided with Figure 3)

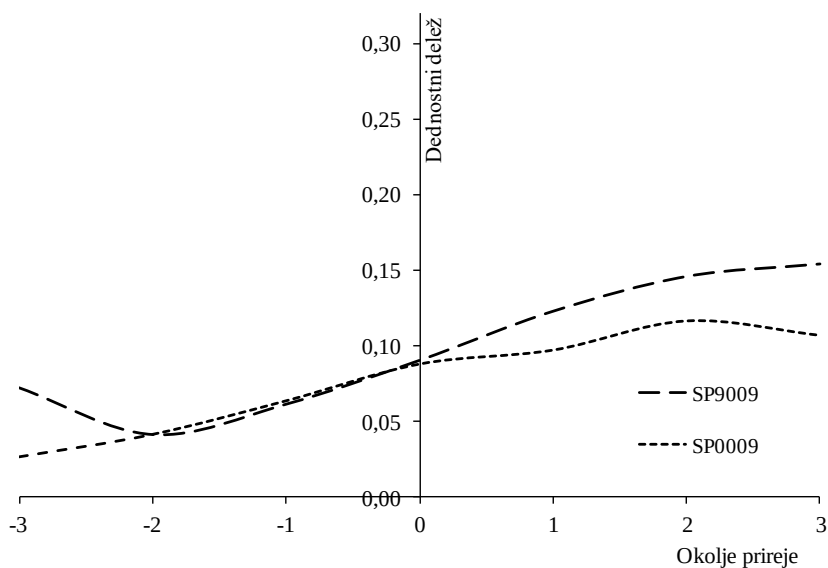
Ker sta količina mleka in beljakovin korelirani, je tudi pri rjavi pasmi (preglednica 28, slika 8) spreminjanje dednostnega deleža za količino beljakovin podobno kot pri količini mleka (preglednica 28, slika 3). Od -2 SD od povprečja oddaljenih okolij proti dobrim se ocene povečujejo, v povprečnem okolju dosežejo 0,11 do 0,12 ter v boljših okoljih 0,18. Ocene za dednostni delež so v večini nižje za celotno proučevano obdobje. Razlike med obravnavanimi scenariji se od slabih proti dobrim okoljem zmanjšujejo, v najboljših okoljih so ocene za celotno obdobje že nekaj večje kot za krajše obdobje. Ocene v najboljših okoljih so nižje od ocene 0,24 za rjavo pasmo v Sloveniji (Štepec in sod., 2001b).

Pri lisasti pasmi ocene dednostnega deleža za količino beljakovin (preglednica 28, slika 9) v celotnem obdobju v zelo slabih okoljih (pod -2 SD) najprej padajo. Z izboljševanjem okolja ocene naraščajo, v najboljših okoljih (nad 2 SD) je povečanje manjše. Za krajše obdobje heritabiliteta narašča že od najslabših okolij, v okoljih od -2 SD do povprečja za standardizirano okoljsko spremenljivko se veča tako kot za celotno obdobje, potem pa počasneje do 2 SD nad povprečjem, ko se nekoliko zmanjša. V okoljih, kjer se vrednosti dednostnega deleža za oba niza podatkov skoraj nič ali malo razlikujejo, so vrednosti od 0,04 do 0,12 v krajšem obdobju in do 0,15 v daljšem. V najboljšem okolju so ocene nižje od heritabilitete (0,22) za lisasto populacijo v Sloveniji (Štepec in sod., 2001c). Dednostni delež se v zelo slabih okoljih (do -2 SD) znižuje, kar je nepričakovano. Deleža genetske variance (preglednica 28, slika 9) in variance za permanentno okolje (priloga Q) sta za ta razred visoka, česar ne moremo obravnavati kot lastnost populacije, saj smo za ta okolja imeli zelo malo opazovanj (preglednica 13).



Slika 8: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri rjavi pasmi (ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 8: Heritability of protein yield in the three lactations of the Brown breed (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

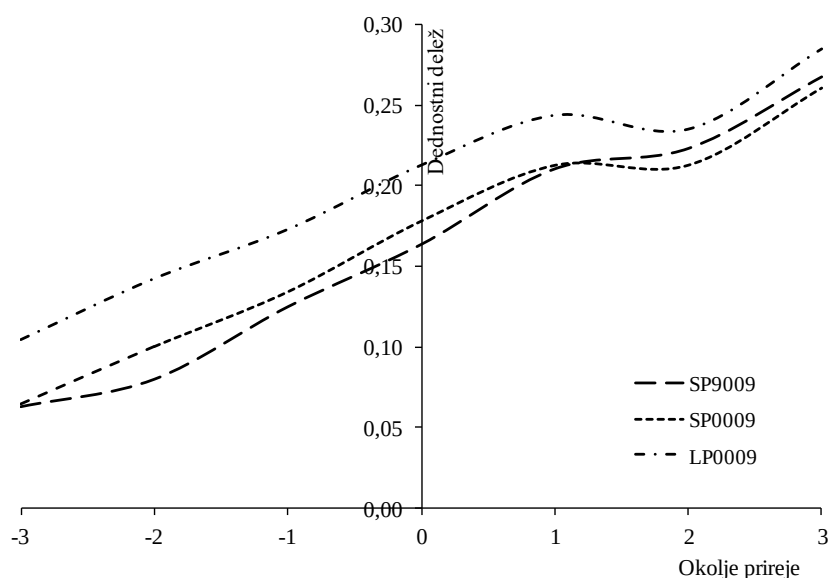


Slika 9: Dednostni delež za količino beljakovin v treh laktacijah pri lisasti pasmi (ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 9: Heritability of protein yield in the three lactations of the Simmental breed (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

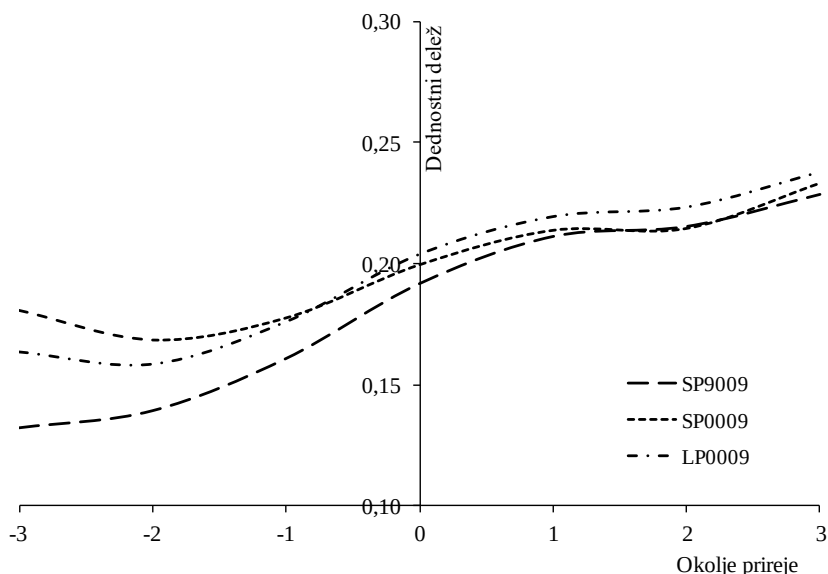
Tudi pri količini maščobe pri črno-beli pasmi (preglednica 28, slika 10) ocena za dednostni delež za prvo laktacijo narašča z izboljševanjem okolja. Ocena se iz 0,06 v slabem okolju poveča do 0,29 v najboljših okoljih. Zviševanje dednostnega deleža je do 1 SD nad povprečjem enakomerno, v prvi polovici dobrih okolij pride do manjšega zmanjšanja in potem spet večanja do najboljših okolij. K zmanjšanju dednostnega deleža pri 2 SD

doprinese velika varianca ostankov v tem razredu (preglednica 27). Ocene heritabilitete so najvišje za primerjalno vrednost letno povprečje. V območju slabših okolij je razlika ocen med različnimi primerjalnimi obdobji do 0,04, kar je manj kot pri količini mleka in beljakovin (preglednica 28). V najboljših okoljih se razlika med primerjalnimi obdobji zniža na manj kot 0,02. Pri primerjalni vrednosti skupno povprečje se oceni za dednostni delež med celotnim in krajšim obdobjem le malo razlikujeta. Ocene, ki so jih pri črno-beli pasmi za interval ± 2 SD dobili na Danskem (Shariati in sod., 2007), so višje od naših. Heritabilitete za prvo laktacijo so v večini okolij nekaj nižje kot za tri laktacije (preglednica 28, slika 11), kjer so heritabilitete pri črno-beli pasmi najnižje za primerjalno vrednost za okoljsko spremenljivko skupno povprečje za daljše obdobje, zlasti v podpovprečnih okoljih. Pri krajšem obdobju so bile ocene heritabilitete v slabem okolju višje, in sicer med 0,17 in 0,18, v nadpovprečnih okoljih pa so bile ocene podobne kot pri daljšem obdobju. Ocena 0,20 za povprečno okolje sovpada z oceno za črno-belo populacijo v Sloveniji (Štepec in sod., 2001a).



Slika 10: Dednostni delež za količino maščobe v prvi laktaciji pri črno-beli pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 10: Heritability of fat yield in the first lactation of the Holstein breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

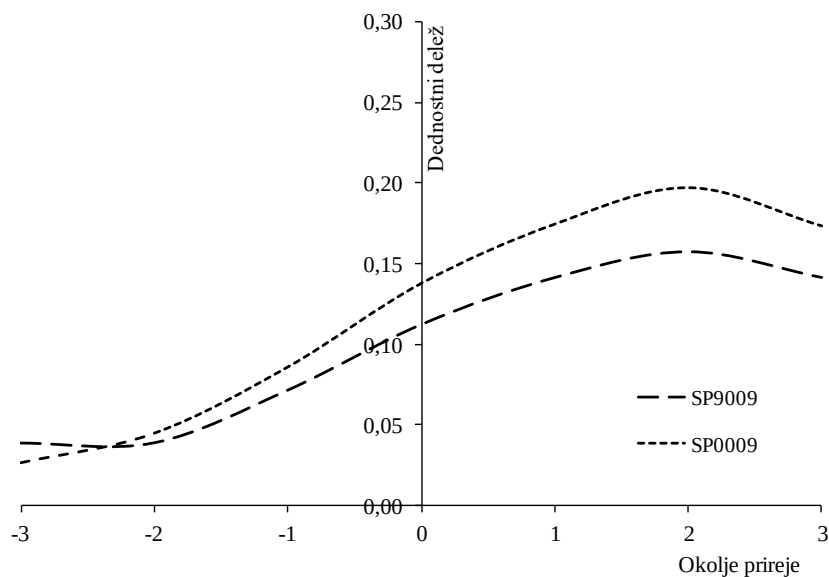


Slika 11: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri črno-beli pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 11: Heritability of fat yield in the three lactations of the Holstein breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

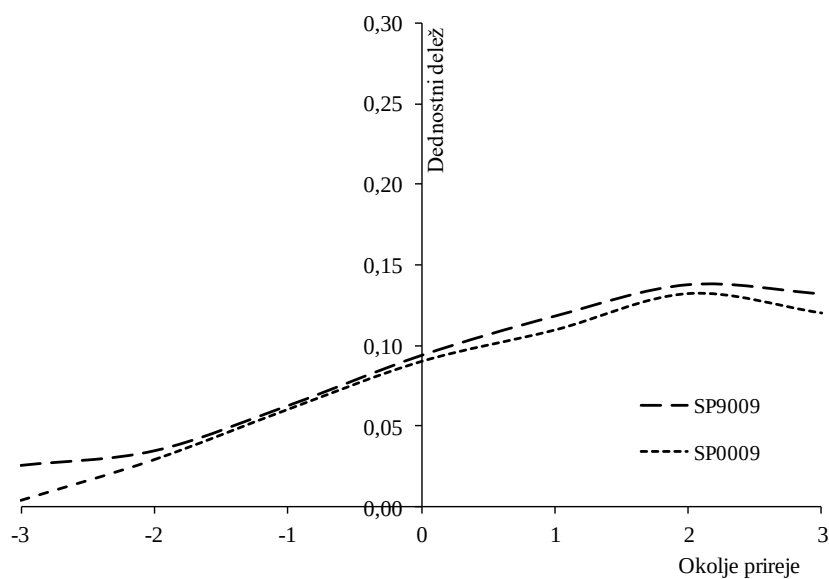
Pri rjavi pasmi (preglednica 28, slika 12) so v najslabših okoljih ocene dednostnega deleža za količino maščobe nizke (0,04) in podobne ne glede na obravnavano obdobje. V zelo slabih okoljih so dednostni deleži blizu 0,03, v povprečnih od 0,11 do 0,14 in v dobrih okoljih od 0,16 do 0,20, kar je nižje od ocene 0,23 za rjavo populacijo v Sloveniji (Štepec in sod., 2001b). Ocene heritabilitete pri odstopanju okoljske spremenljivke pod -2 SD se med krajšim in daljšim obdobjem v slabem okolju le malo razlikujejo, razlika se proti boljšim okoljem veča. Za krajše obdobje se heritabiliteta povečuje hitreje, tako so te ocene v boljšem okolju višje. Nad 2 SD se heritabiliteta za obe obdobji zniža, saj smo imeli za ta okolja zelo malo opazovanj (preglednica 13).

Tudi pri lisasti pasmi se dednostni delež za maščobo zvišuje od slabih proti dobrim okoljem (preglednica 28, slika 13), a so ocene nižje kot pri rjavi pasmi (preglednica 28, slika 12). V ekstremno slabih okoljih so vrednosti za dednostni delež od skoraj nič do 0,03, v povprečnem 0,09 in v dobrih okoljih 0,13 in 0,14, v najboljših okoljih se za krajše obdobje znižajo na 0,12, za daljše obdobje pa je znižanje komaj zaznavno. Z izjemo ekstremnih okolij so razlike med nizoma podatkov zelo majhne. V dobrih okoljih so ocene (preglednica 28, slika 13) pod oceno (0,22) za slovensko lisasto populacijo (Štepec in sod., 2001c).



Slika 12: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri rjavi pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 12: Heritability of fat yield in the three lactations of the Brown breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)



Slika 13: Dednostni delež za količino maščobe v treh laktacijah pri lisasti pasmi
(ostale okrajšave in razlage so pri sliki 2)

Figure 13: Heritability of fat yield in the three lactations of the Simmental breed
(other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

Preglednica 28: Dednostni deleži za lastnosti mlečnosti za izbrane vrednosti standardizirane okoljske spremenljivke pri posameznih analiziranih scenarijih

Table 28: Heritability for the standardised environmental variable by analysed scenarios

Lastnost	Pasma*	Laktacije	Obdobje	P**	Vrednost standardizirane okoljske spremenljivke						
					-3	-2	-1	0	1	2	3
Mleko	ČB	1.	1990–2009	SP	0,013	0,064	0,132	0,191	0,257	0,299	0,349
			2000–2009	SP	0,020	0,076	0,137	0,193	0,260	0,300	0,348
			2000–2009	LP	0,108	0,187	0,247	0,303	0,367	0,401	0,444
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,070	0,095	0,140	0,180	0,226	0,274	0,315
			2000–2009	SP	0,085	0,119	0,160	0,194	0,241	0,294	0,325
			2000–2009	LP	0,223	0,227	0,227	0,239	0,264	0,305	0,321
	RJ	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,113	0,080	0,087	0,110	0,136	0,167	0,177
			2000–2009	SP	0,086	0,086	0,099	0,121	0,150	0,174	0,170
	LS	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,081	0,062	0,085	0,116	0,149	0,185	0,185
			2000–2009	SP	0,036	0,050	0,082	0,115	0,140	0,176	0,170
Beljakovine	ČB	1.	1990–2009	SP	0,021	0,044	0,092	0,137	0,191	0,242	0,286
			2000–2009	SP	0,040	0,080	0,117	0,160	0,210	0,253	0,301
			2000–2009	LP	0,079	0,115	0,154	0,198	0,242	0,277	0,311
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,063	0,078	0,114	0,146	0,185	0,233	0,265
			2000–2009	SP	0,071	0,098	0,126	0,154	0,193	0,247	0,265
			2000–2009	LP	0,195	0,199	0,192	0,197	0,220	0,256	0,266
	RJ	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,097	0,053	0,073	0,110	0,139	0,182	0,196
			2000–2009	SP	0,108	0,081	0,087	0,118	0,147	0,180	0,184
	LS	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,072	0,041	0,061	0,090	0,123	0,145	0,154
			2000–2009	SP	0,026	0,041	0,063	0,087	0,097	0,116	0,106
Maščoba	ČB	1.	1990–2009	SP	0,063	0,080	0,125	0,163	0,210	0,223	0,267
			2000–2009	SP	0,065	0,100	0,134	0,178	0,213	0,213	0,260
			2000–2009	LP	0,105	0,143	0,173	0,213	0,244	0,235	0,285
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,132	0,140	0,161	0,192	0,211	0,215	0,228
			2000–2009	SP	0,181	0,169	0,178	0,200	0,214	0,215	0,233
			2000–2009	LP	0,163	0,158	0,176	0,204	0,220	0,223	0,238
	RJ	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,039	0,039	0,072	0,112	0,142	0,158	0,142
			2000–2009	SP	0,027	0,045	0,086	0,138	0,174	0,197	0,173
	LS	1., 2., 3.	1990–2009	SP	0,026	0,035	0,063	0,094	0,118	0,138	0,132
			2000–2009	SP	0,004	0,029	0,060	0,090	0,110	0,132	0,120

*ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

**Primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Študije okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti z reakcijsko normo obravnavajo predvsem podatke prve laktacije, po pasmah jih največ zasledimo pri črno-beli (npr. Calus in sod., 2002; Shariati in sod., 2007), ki je globalno tudi najbolj razširjena v različnih okoljih. Posamezne so tudi pri drugih pasmah, ki so manj razširjene ali pa imajo precej manjšo populacijo, npr. pri džersi pasmi na Danskem (Norberg in sod., 2014) in švedski rdeči pasmi (Kolmodin in sod., 2002). Na podatkih več zaporednih laktacij so okoljsko občutljivost proučevali le redko. Haile-Mariam in sod. (2008) so zaradi premalo podatkov za prvo laktacijo vključili podatke petih laktacij, Fahey in sod. (2007) so vključili tri laktacije. Podatki prve laktacije so manj variabilni, pri podatkih več laktacij so prisotni dodatni viri variabilnosti, ki povzročajo večje razlike med živalmi. V naši raziskavi smo pri črno-beli pasmi z metodo reakcijske norme analizirali prvo in tri laktacije. Prvo zaradi primerljivosti zakonitosti okoljske občutljivosti v naši populaciji z literaturo. V majhnih populacijah, kar še posebej opazamo pri rjavi in lisasti pasmi, smo povečali količino podatkov z dodatkom druge in tretje laktacije. Kot se je pri manjših populacijah izkazalo,

se okolje tudi v majhnih populacijah precej razlikuje, prisotnosti interakcije GxE pa se za prvo laktacijo ne da oceniti niti z večlastnostno analizo niti z reakcijskimi normami. Z dodatkom druge in tretje laktacije se je število opazovanj povečalo in rezultati dokazujejo, da je GxE prisotna tudi v teh populacijah.

Izbrane okoljske spremenljivke so normalno porazdeljene, zato je pogostnost opazovanj po razredih za ostanek, ki smo jih oblikovali na osnovi standardnih odklonov pri okoljskih spremenljivkah, v vseh proučevanih primerih največja v povprečnih okoljih, v smeri proti ekstremnim okoljem se obseg opazovanj zmanjšuje (preglednice 11, 13 in 15). V prvem in sedmem razredu za heterogeno varianco je zlasti v manjših populacijah rjave (preglednica 13) in lisaste (preglednica 15) pasme opazovanj premalo za oceno komponent variance v teh okoljih. Že pri dvolastnostni analizi se število podatkov po čredah med slabim in dobrim okoljem zelo razlikuje (preglednici 17 in 18). V slabem okolju so črede manjše, zanje je značilna slabša oskrba, ki je lahko posledica slabšega vodenja črede ali naravnih danosti. Ker je populacija rjave pasme najmanjša, je bilo najmanj opazovanj v prvem razredu prav pri tej pasmi (preglednica 17). Malo opazovanj se odraža v standardni napaki ocen parametrov disperzije, kar lahko povzroči večje nihanje v ocenah. Tako lahko katerakoli okoljska komponenta variance na intervalu z manjšim številom opazovanj odstopa tako navzdol in navzgor. Odstopanje navzdol je verjetneje, saj imamo relativno veliko manjših primerjalnih skupin, ki se tako bolje prilegajo podatkom in so odkloni manjši. Tako v slabem okolju lahko pride tudi do višjih dednostnih deležev kot v dobrem okolju, najpogosteje pa se z izboljševanjem okolja genetska varianca in dednostni delež večata (Costa, 1999).

Pri rjavi in lisasti pasmi se dednostni delež (preglednica 28) v slabih okoljih (do -2 SD) v več primerih zniža, kar je nepričakovano. Deleža genetske variance (preglednica 28, slika 9) in variance za permanentno okolje (priloga Q) sta za najslabša okolja visoka. V slabem okolju je prav to najverjetneje vzrok povečanja dednostnega deleža v prvem razredu (slike 2 do 13), ki ga nismo pričakovali. Genetska varianca je manj občutljiva, saj jo opisujemo z linearno funkcijo. Povečanja heritabilnosti v najslabših okoljih zato ne smemo jemati kot tipičnega za proučevano populacijo. Podobno kot pri rjavi pasmi (preglednica 28, slike 4, 8 in 12) smo tudi pri lisasti (preglednica 28, slike 5, 9 in 13) v ekstremnih okoljih (izven intervala ± 2 SD od povprečja za okoljsko spremenljivko) dobili zelo visoke ali nizke ocene dednostnega deleža, kar pripisujemo številu podatkov: malo opazovanj v slabih okoljih (preglednici 13 in 15) in malo (večjih) čred v dobrih okoljih. Zaradi premalo podatkov so ocene dednostnega deleža, ki jih dobimo za posamezni niz podatkov, lahko tudi drugačne od dednostnega deleža za izhodiščno populacijo (Koots in Gibson, 1996). Tudi ko imamo dovolj opazovanj v ekstremno slabih okoljskih razmerah, genetska variabilnost lahko sploh ne pride do izraza, ker tu okoljske razlike omejujejo izražanje variabilnosti in povzročajo GxE (James, 2009).

V ekstremnih okoljih, kjer je opazovanj manj, ocene parametrov zelo variirajo (preglednica 28), ocene dednostnih deležev bomo med pasmami po lastnostih zato primerjali le v intervalu ± 2 SD od povprečnega okolja, kjer smo imeli večino opazovanj. Tudi za veliko večje populacije (kot npr. Shariati in sod., 2007; Togashi in sod., 2016) ne prikazujejo ocen parametrov v ekstremnih okoljih, saj je nihanje ocen parametrov tu lahko zelo veliko. Za črno-belo pasmo smo dednostni delež lahko izračunali za obe primerjalni vrednosti,

skupno in letno povprečje. Za letno povprečje je dednostni delež pri črno-beli pasmi pri prvi laktaciji (preglednica 28, slike 2, 6 in 10) povsod večji od ocen za skupno povprečje. To velja tudi za količino mleka in beljakovin v treh laktacijah (slike 3 in 7), le da se razlika proti dobrim okoljem manjša in je v najboljših okoljih ni več. Glede na število zajetih laktacij po kravi pri primerjalni vrednosti skupno povprečje pri črno-beli pasmi ni velikih razlik v poteku dednostnega deleža (preglednica 28, slike 2, 3, 6, 7, 10 in 11), dednostni deleži so v povprečnem okolju za prvo in za tri laktacije primerljivi, le pri količini maščobe so nekaj nižji v prvi laktaciji. Pri primerjalni vrednosti letno povprečje so ocene heritabilnosti za količino mleka in beljakovin v slabem okolju za tri laktacije veliko večje kot za prvo, do najboljših okolij pa te razlike ni več.

Z izjemo ekstremnih okolij (izven intervala ± 2 SD) dednostni delež za vse lastnosti in pasme pri primerjalni vrednosti skupno povprečje z izboljševanjem okolja narašča (preglednica 28, slike 2 do 13), kar je primerljivo z drugimi študijami okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti (Kolmodin in sod., 2002, 2004; Shariati in sod., 2007), le da so dednostni deleži za slovenske populacije nižji, še posebej v najboljših okoljih. V primerjavi s črno-belo pasmo so pri lisasti in rjavi pasmi heritabilnosti nižje. Za črno-belo pasmo (preglednica 28, slike 2, 3, 6, 7, 10 in 11) so ocene dednostnega deleža za primerjalno vrednost skupno povprečje pri prvi in treh laktacijah primerljive. Na podlagi tega sklepamo, da ocene za komponente variance in kovariance pri rjavi in lisasti pasmi, ki smo jih lahko izračunali le za podatke iz treh laktacij in primerjalno vrednost skupno povprečje (preglednica 28, slike 4, 5, 8, 9, 12 in 13), lahko uporabimo pri proučevanju okoljske občutljivosti za ti dve populaciji.

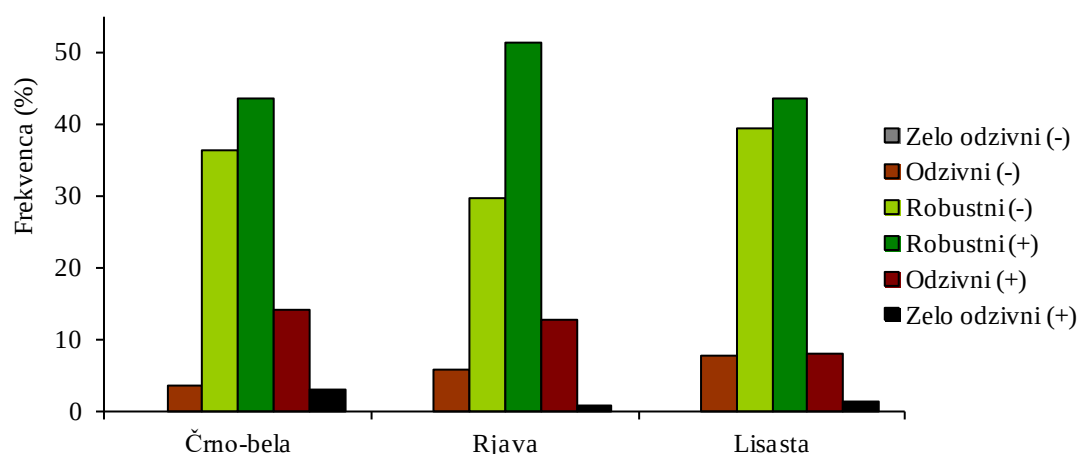
Varianco okolja povzročajo razmere reje. Dednostni delež je parameter populacije in okolja, v katerem redimo živali. V tem pogledu večje okoljske komponente variance zmanjšujejo dednostni delež in v bolj izenačenem okolju je dednostni delež večji (Falconer in Mackay, 1996). Aditivna genetska varianca in dednostni delež, prikazan na slikah 2 do 13, z izboljševanjem okolja naraščata. Povečevanje dednostnega deleža z izboljševanjem okolja je odraz povečevanja genetske variance, ki se z izboljševanjem okolja reje povečuje hitreje kot okoljske komponente variance, podobno zasledimo v študijah Cromie in sod. (1998) in Kolmodin in sod. (2004). Genetski dejavniki v boljšem okolju tako prispevajo večji delež k skupni varianci lastnosti, kar sovпада tudi z drugimi proučevanji okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti (Cromie, 1999; Kolmodin in sod., 2002; Fikse in sod., 2003b; Shariati in sod., 2007; Mattar in sod., 2011). Spreminjanju dednostnega deleža z okoljem lahko prilagodimo selekcijski program (Pollott in Greeff, 2004; Norberg in sod., 2014), saj večja genetska variabilnost daje boljše izhodišče za genetsko vrednotenje in s tem za odbiro plemenskih živali.

4.2.5 Reakcijske norme za lastnosti mlečnosti

Plemensko vrednost, napovedano po modelu z linearno reakcijsko normo, opisujeta dva parametra, nivo in nagib reakcijske norme. Ocene parametrov disperzije reakcijske norme (preglednice 23, 24 in 25) smo uporabili za napoved plemenskih vrednosti za nivo in nagib reakcijskih norm. Plemenska vrednost za nagib reakcijske norme napoveduje pričakovano občutljivost potomcev na spremembe v okolju. Glede na vrednost napovedi plemenske vrednosti in standardnega odklona za nagib reakcijske norme smo po metodologiji, ki jo

predlagajo Mattar in sod. (2011), očete razdelili na robustne, odzivne in zelo odzivne. Na grafičnih prikazih smo ohranili predznak napovedi plemenskih vrednosti za nagib. Pogostnost robustnih, odzivnih in zelo odzivnih očetov prikazujemo za scenarij obdelave za krajše obdobje s primerjalno vrednostjo skupno povprečje v treh laktacijah (slike 14, 17 in 20).

Za količino mleka (slika 14) je največ zelo odzivnih očetov pri črno-beli pasmi (2,9 %), polovico manj jih je pri lisasti (1,3 %) in najmanj pri rjavi pasmi (0,6 %). Vsi zelo odzivni očete imajo pozitivni nagib reakcijske norme, kar napoveduje večanje prireje z izboljševanjem okolja. Odzivnih očetov je nekajkrat več: 18,4 % pri rjavi pasmi, 17,4 % pri črno-beli in 15,7 % pri lisasti. Med odzivnimi je očetov s pozitivnim nagibom pri črno-beli pasmi trikrat več (14,0 %) in pri rjavi enkrat več (12,7 %) kot očetov z negativnim nagibom, pri lisasti pasmi se število odzivnih očetov po predznaku napovedi za nagib reakcijske norme komaj kaj razlikuje. Pri vseh treh pasmah je za količino mleka robustnih kar štiri petine očetov. Njihov nagib reakcijske norme se z okoljem zelo malo ali sploh ne spreminja. Robustnih očetov s pozitivnim nagibom je povsod več kot tistih z negativnim. To je tudi pričakovano, saj od živali pričakujemo boljše rezultate prireje v boljšem okolju. Živali z negativnim naklonom imajo sicer dobre genetske zasnove za prirejo v slabem okolju, niso pa konkurenčne v bogatejšem okolju

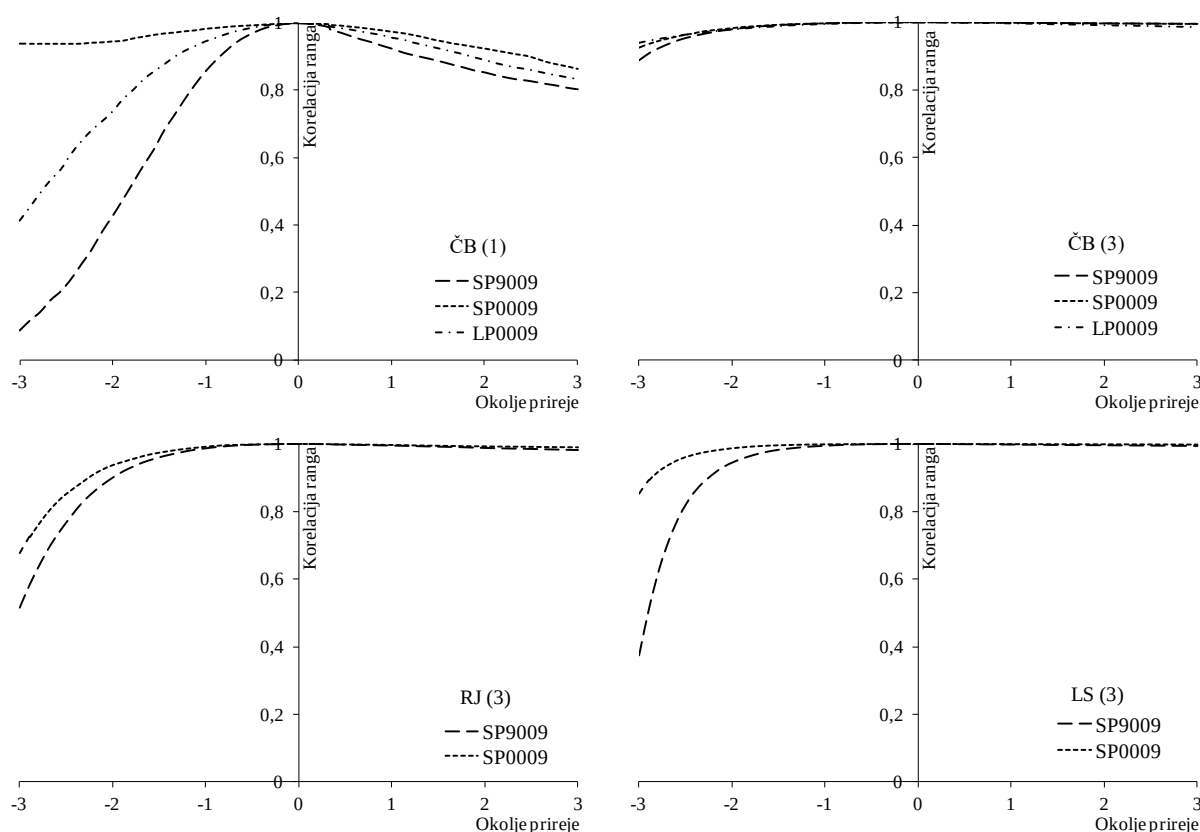


Slika 14: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino mleka
Figure 14: Percentage of robust, plastic and extremely plastic animals for milk yield

Na podlagi plemenske vrednosti za nivo in nagib smo napovedali plemenske vrednosti očetov (PVS) v različnih okoljih reje (enačba 23). Potencialno prerangiranje očetov med okolji ponazarja Spearmanov korelacijski koeficient (tudi korelacija rangov), ki smo ga izračunali med PVS v povprečnem in drugih izbranih okoljih. Korelacije rangov prikazujemo po lastnostih (slike 15, 18 in 21) za območje ± 3 SD od povprečja za standardizirano okoljsko spremenljivko. Da bi bile ocene korelacij rangov zanesljivejše, je izračun temeljil le na PVS za očete s hčerami v podatkih za vrednotenje z metodo reakcijske norme. Korelacije rangov za količino mleka se pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji (slika 15, zgoraj levo) med PVS v povprečnem in boljših okoljih postopoma znižujejo od vrednosti blizu 1,0 v povprečnih okoljih do najboljših okoljih, a ostajajo v vseh primerih nad 0,8. To kaže, da so živali v povprečnih in nadpovprečnih okoljih podobno

razvrščene in poredko prihaja do zaznavnih prerazporeditev. Prisotnost GxE, ki se zazna kot varianca za nagib reakcijske norme, ima pri visokih korelacijah rangov med povprečnimi in odstopajočimi okolji majhen vpliv na prerangiranje. Zaznati ga je mogoče le pri naboru zelo različnih okolij (Kolmodin in sod., 2004). V slabših okoljih (slika 15) so korelacije visoke le pri scenariju s primerjalno vrednostjo skupno povprečje v krajšem obdobju. Od povprečnih okolij proti slabim korelacije rangov hitro padajo, tako pri scenariju z letnim povprečjem v krajšem obdobju kot skupnem povprečju v daljšem. V obeh primerih v teh okoljih pričakujemo pogostejše in večje prerazporeditve živali, ko se okolje slabša. Korelacija rangov je tudi indikator okoljske občutljivosti lastnosti. Pri visoki korelaciji med povprečnim okoljem in izbranim okoljem bodo najboljše živali v povprečnem okolju dosegle najboljšo prirejo tudi v izbranem okolju.

V okoljih prireje za količino mleka v treh laktacijah nad -2 SD so korelacije rangov pri vseh pasmah visoke (slika 15), že nad 0,95, v povprečnih okoljih so blizu ena, v najboljših okoljih se komaj opazno zmanjšajo, kar kaže na podobno rangiranje živali v tem območju okolij. V ekstremno slabih okoljih so korelacije rangov pri črno-beli pasmi tudi nad 0,90 (slika 15, zgoraj desno), pri rjavi pasmi nad 0,50 (slika 15, spodaj levo) in pri lisasti nad 0,35 (slika 15, spodaj desno). Povsod so korelacije rangov nižje za celotno obdobje in primerjalno vrednost za okoljsko spremenljivko skupno povprečje. Razlike med pasmami v slabih okoljih so lahko posledica majhnega števila podatkov in majhnih primerjalnih skupin v teh okoljih. Korelacije rangov za prirejo v povprečnem in odstopajočih okoljih (slika 15) so primerljive tudi z genetskimi korelacijami, izračunanimi iz matrike kovarianc (enačba 19).

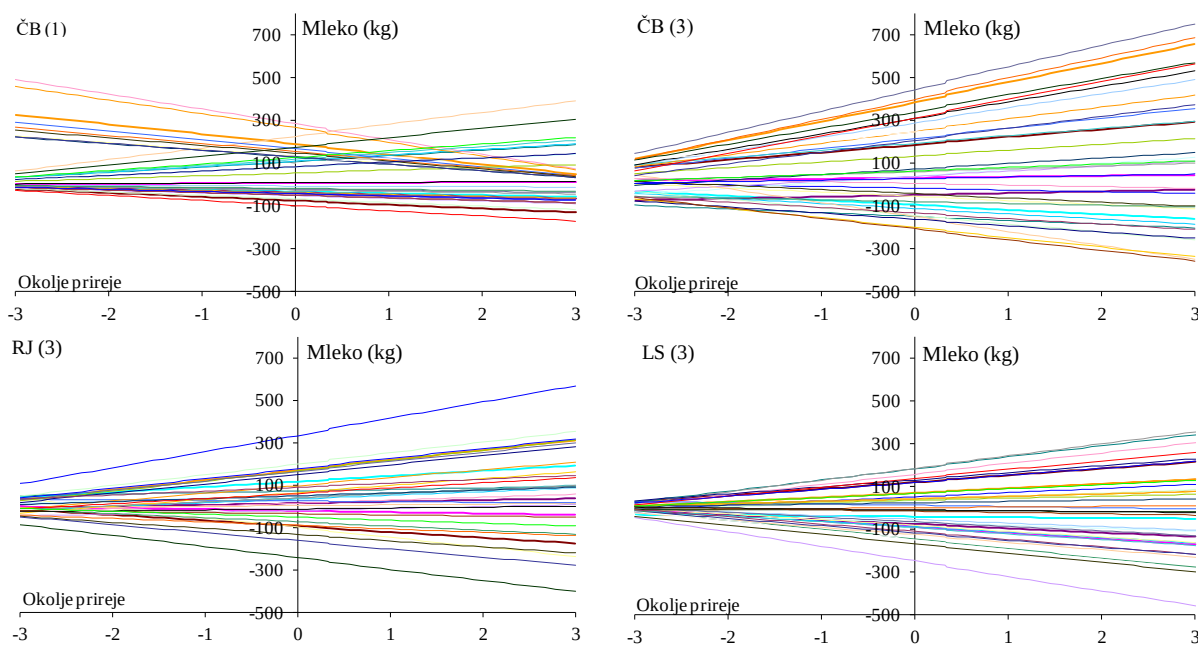


Slika 15: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino mleka pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah (ostale razlage in okrajšave so pri sliki 2)

Figure 15: Rank correlation for milk yield for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

Reakcijske norme prikazujemo za scenarij obdelave za krajše obdobje s primerjalno vrednostjo skupno povprečje. Na sliki (slike 16, 19 in 22) za posamezno pasmo so združeni prikazi reakcijskih norm za 50 naključno izbranih očetov. Za količino mleka korelacije rangov kažejo prerazporeditve med očeti predvsem v slabem okolju (slika 15). To se kaže tudi na prikazih reakcijskih norm (slika 16), čeprav gre tu za izbor le 50 očetov. Iz korelacij rangov za količino mleka v prvi laktaciji pri scenariju za krajše obdobje in s skupnim povprečjem kot primerjalno vrednostjo pričakujemo najmanj prerazporeditev (slika 15), a se je pokazalo, da kljub temu prihaja do prerazporeditev med dobrim in slabim okoljem (slika 16, zgoraj levo). Imamo skupino bikov, ki je imela v slabem okolju zelo dobro PVS, ki se je z izboljševanjem okolja slabšala do te mere, da prihaja do manjših prerazporeditev že v povprečnem okolju, v boljših okoljih pa se uvrščajo med povprečne bike. Reakcijske norme druge skupine očetov, z nagibom premice okoli 0, kažejo na robustnost teh plemenjakov. Ko se okolje izboljšuje, v treh laktacijah reakcijske norme pri črno-beli pasmi (slika 16, zgoraj desno) kažejo predvsem povečevanje razlik med očeti. Pri dobrih očeti se plemenske vrednosti z izboljševanjem okolja povečujejo, pri slabših pa zmanjšujejo. Največ prerazporeditev je v podpovprečnih okoljih, predvsem v slabih okoljih (pod -2 SD). Za skupino očetov reakcijske norme kažejo robustnost do okoljskih

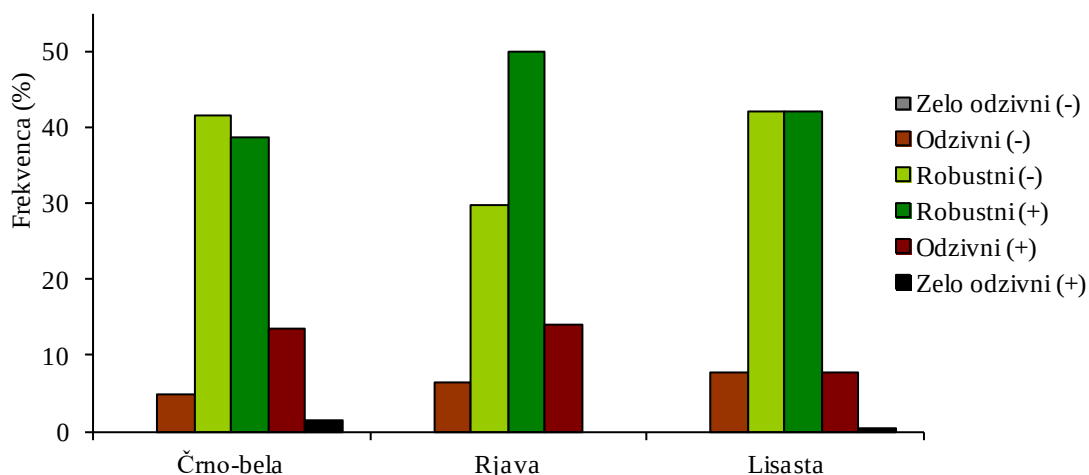
sprememb, njihove plemenske vrednosti se z izboljševanjem okolja prireje ne spreminjajo. Potek reakcijskih norm za količino mleka v treh laktacijah je pri rjavi (slika 16, spodaj levo) in lisasti pasmi (slika 16, spodaj desno) primerljiv poteku pri črno-beli pasmi (slika 16, zgoraj desno). Ko se okolje izboljšuje, prevladuje povečevanje razlik med očetmi. V najboljših okoljih so razlike med očetmi največje pri črno-beli pasmi in najmanjše pri lisasti. Prerazporeditev je več v slabših okoljih. Potek reakcijskih norm za tri laktacije (slika 16) je glede na pogostost zelo odzivnih in odzivnih očetov (slika 14), kjer prevladujejo očetje s pozitivnim nagibom reakcijske norme, pričakovan.



Slika 16: Reakcijske norme za količino mleka za 50 naključno izbranih očetov pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah

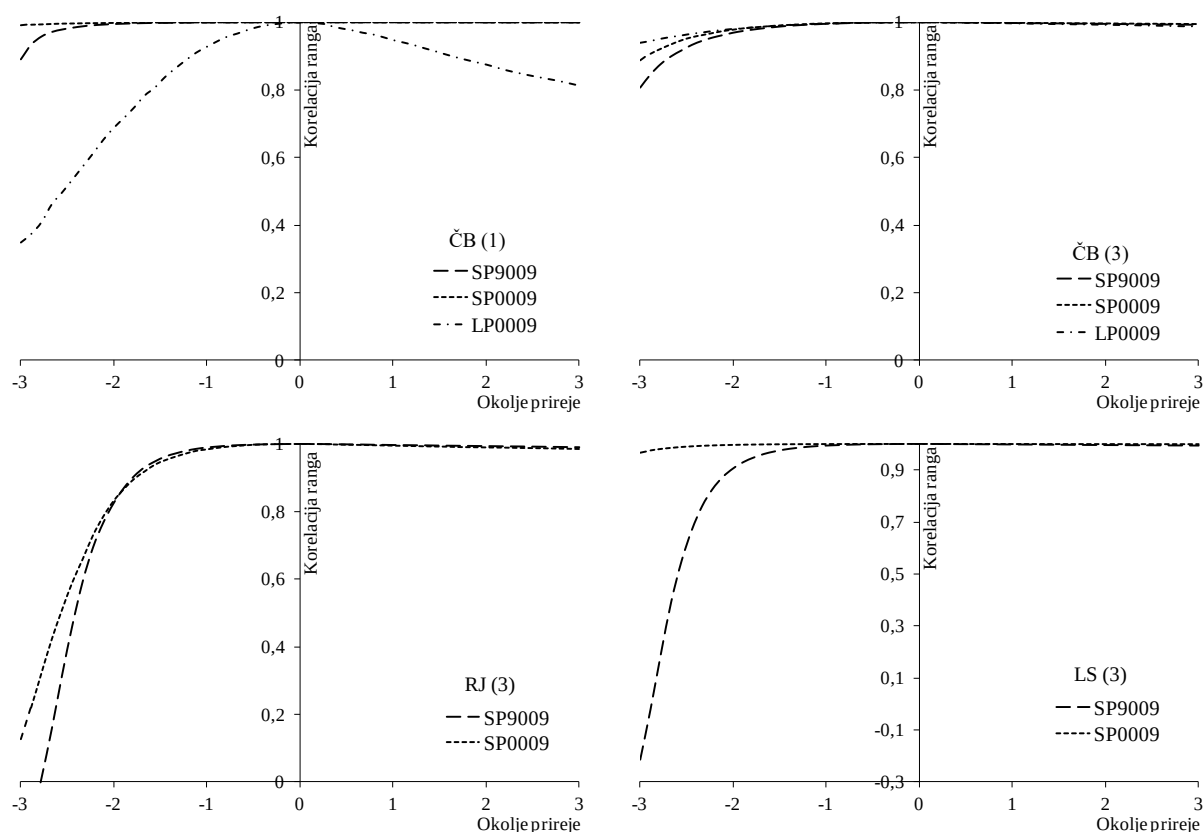
Figure 16: Reaction norms for a random sample of 50 bulls for milk yield for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations

Tako kot za prirejo mleka (slika 14) je tudi za prirejo beljakovin (slika 17) največ zelo odzivnih očetov pri črno-beli pasmi, a je teh očetov le 1,4 %, pri lisasti je takih očetov še odstotek manj, pri rjavi zelo odzivnih očetov za prirejo beljakovin ni bilo. Vsi zelo odzivni očetje imajo pozitivni nagib reakcijske norme. Pri rjavi pasmi je kar petina očetov odzivnih, pri črno-beli je bilo odzivnih očetov dva odstotka manj in pri lisasti pet odstotkov manj kot pri rjavi pasmi. Med odzivnimi očetmi je takih s pozitivnim nagibom pri črno-beli pasmi skoraj dvakrat (13,5 %) in pri rjavi enkrat več (13,9 %) kot z negativnim nagibom, pri lisasti pasmi te razlike ni. Največ robustnih očetov je bilo pri lisasti pasmi (84 %), pri črno-beli in rjavi pasmi pa nekaj manj (80 %).



Slika 17: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino beljakovin
Figure 17: Percentage of robust, plastic and extremely plastic animals for protein yield

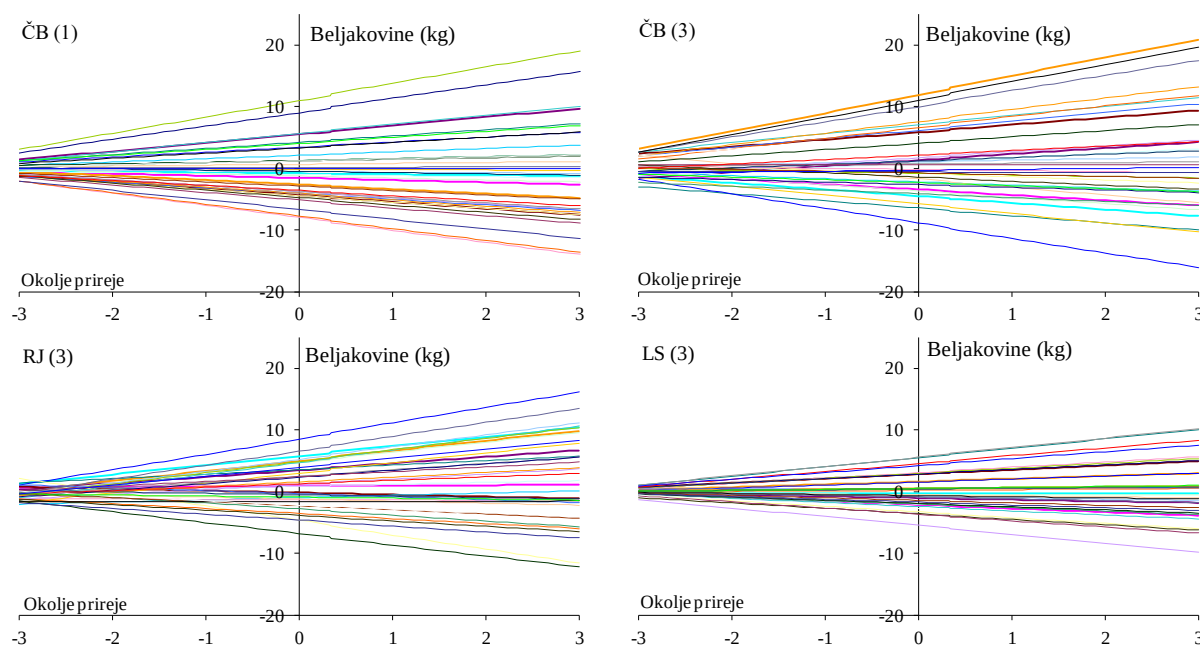
Pri količini beljakovin je korelacija rangov pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji (slika 18, zgoraj levo) za primerjalno vrednost skupno povprečje povsod zelo visoka, blizu ena. Najnižja (pod 0,9) je za celotno obdobje v območju ekstremno slabih okolij. Za scenarij analize s primerjalno vrednostjo za okoljsko spremenljivko letno povprečje ima večina živali plemensko vrednosti za nagib enako nič, zato je tako v slabem kot v dobrem okolju korelacija rangov nižja, v najslabših okoljih pod 0,4, v najboljših pod 0,85 (slika 18, zgoraj levo). Pri treh laktacijah so korelacije rangov za količino beljakovin pri črno-beli pasmi (slika 18, zgoraj desno) v vseh okoljih večje od 0,80. Najnižje so v ekstremno slabih okoljih, potem naraščajo proti povprečnim okoljem. Pri rjavi pasmi (slika 18, spodaj levo) so korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednostmi za količino beljakovin v povprečnem in drugih okoljih primerljive s črno-belo pasmo (slika 18, zgoraj desno), le da je pri rjavi pasmi korelacija rangov v zelo slabem okolju zelo nizka, za daljše obdobje celo negativna. V slabših okoljih so podobno nizke korelacije rangov za daljše obdobje tudi pri lisasti pasmi (slika 18, spodaj desno). Za krajše obdobje je pri lisasti pasmi korelacija rangov pod ena le v zelo slabih okoljih. Nižje korelacije rangov v ekstremno slabih okoljih (slika 18) ponazarjajo križanje reakcijskih norm (slika 19) v teh okoljih. Malo opazovanj v slabih okoljih (preglednice 11, 13 in 15) dodatno prispeva k nizkim korelacijam. Zlasti v siromašnih okoljih bi priporočali preveritev vrstnega reda plemenskih bikov.



Slika 18: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino beljakovin pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah (ostale razlage in okrajšave so pri sliki 2)

Figure 18: Rank correlation for protein yield for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

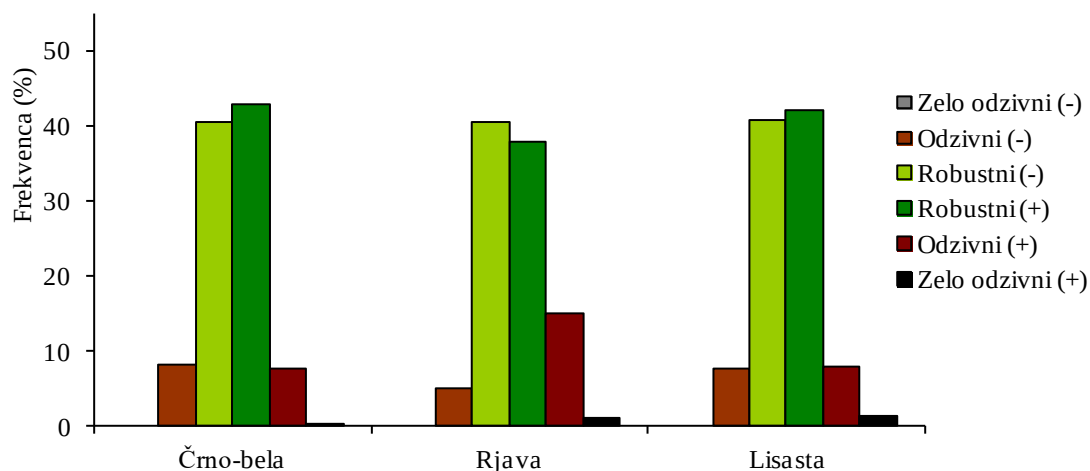
Za primerjalno vrednost skupno povprečje reakcijske norme za količino beljakovin pri črno-beli pasmi (slika 19, zgoraj) kažejo zlasti večanje razlik med očeti. Z izboljševanjem okolja se razpršenost plemenskih vrednosti in s tem razlika med očeti večja. Nekaj prerazporeditev je zaznati le v zelo slabih okoljih. V treh laktacijah imajo reakcijske norme za količino beljakovin med pasmami precej primerljiv potek (slika 19). Z boljšim okoljem se razpršenost plemenskih vrednosti povečuje. V najboljših okoljih so razlike med očeti največje pri črno-beli pasmi in najmanjše pri lisasti. Do posameznih križanj reakcijskih norm prihaja največ v slabem okolju, kar je primerljivo tudi s prvo laktacijo (slika 19, zgoraj levo), ki smo jo proučevali le pri črno-beli pasmi. Posamezne reakcijske norme se križajo tudi kasneje, nekatere pa ne spreminjajo naklona v vsem območju okolij in tako napovedujejo robustnost potomcev v teh okoljih.



Slika 19: Reakcijske norme za količino beljakovin za 50 naključno izbranih očetov pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah

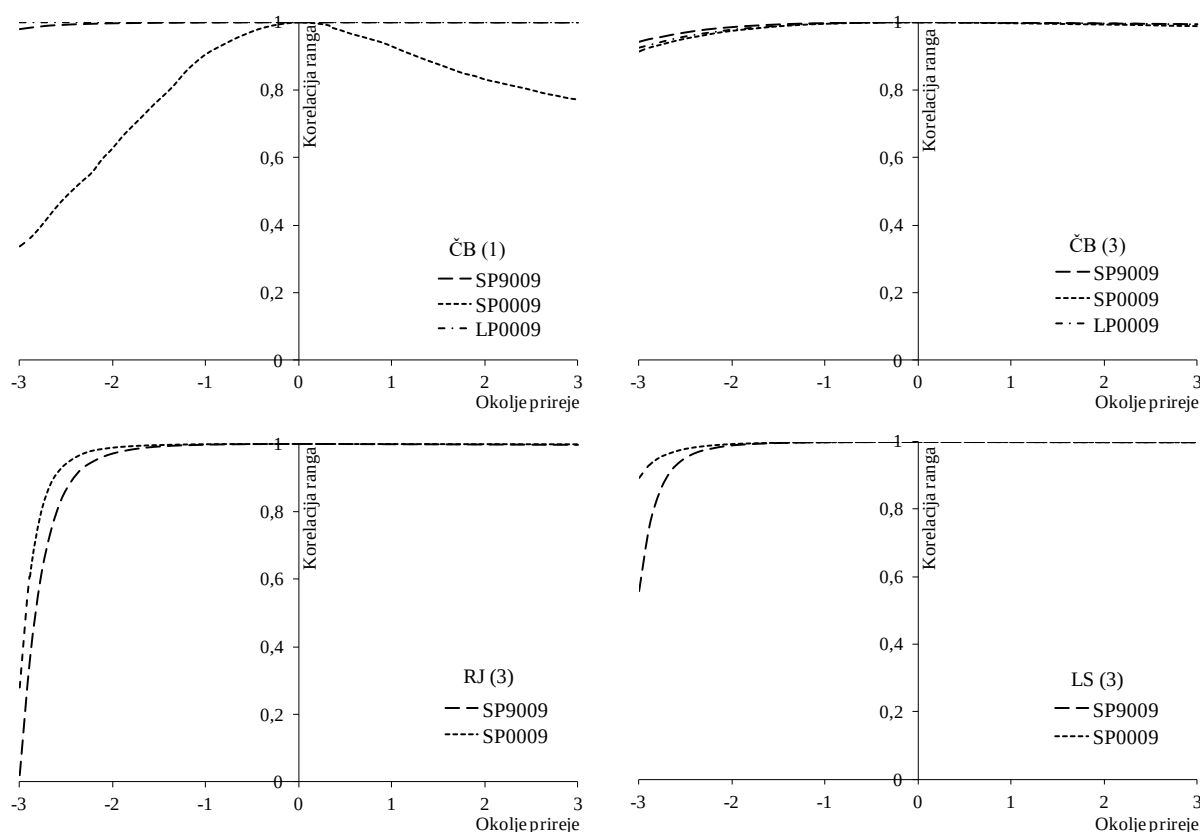
Figure 19: Reaction norms for protein yield for a random sample of 50 bulls for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations

Največjo odzivnost za prirejo maščobe izkazujejo očetje rjave pasme, v tej skupini jih je 1,3 % (slika 20). Pri črno-beli in lisasti je takih očetov manj kot odstotek. Vsi ti očetje imajo pozitivni nagib, torej se njihova PVS z izboljševanjem okolja povečuje. Tudi v srednjem razredu, kamor smo uvrstili odzivne očete, najvišje seže rjava pasma (20 %), pri drugih dveh pasmah je takih očetov nekaj manj (16 %). Pri rjavi pasmi je med odzivnimi očeti kar dvakrat več (15,2 %) takih s pozitivnim nagibom, pri črno-beli pasmi in pri lisasti je število odzivnih očetov po predznaku plemenske vrednosti za nagib skoraj enako (8 %). Pri rjavi pasmi je robustnih očetov manj kot štiri petine, pri črno-beli in lisasti pa več kot štiri petine. Pri vseh pasmah je med robustnim očeti pogostost takih s pozitivnim in takih z negativnim nagibom podobna.



Slika 20: Odstotek robustnih, odzivnih in zelo odzivnih živali za količino maščobe
Figure 20: Percentage of robust, plastic and extremely plastic animals for fat yield

Za količino maščobe pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji so korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih (slika 21, zgoraj levo) za daljše obdobje in primerjalno vrednost letno povprečje povsod zelo visoke, blizu ena. Možnost prerazporeditve se kaže le v ekstremno slabih okoljih, ki so od povprečja oddaljena skoraj 3 SD. Za krajše obdobje in skupno povprečje je slika povsem drugačna, korelacije so v slabem okolje zelo nizke (pod 0,35), v povprečnem dosežejo vrednost ena, do najboljših pa se znižajo do 0,75, kar se pokriva s prikazanimi reakcijskimi normami za 50 naključno izbranih očetov (slika 22, levo zgoraj). Tu na celotni okoljski skali prihaja do križanja reakcijskih norm. V treh laktacijah so pri črno-beli pasmi (slika 21, zgoraj desno) korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti za količino maščobe v povprečnem okolju in odstopajočih okoljih visoke, nižje so v zelo slabem okolju (do 0,91), v preostalem območju okolij so še višje. V smeri povprečnega okolja korelacije pričakovano naraščajo do ena, v smeri ekstremno dobrih okolij je znižanje neznatno. Pri rjavi pasmi (slika 21, spodaj levo) in pri lisasti (slika 21, spodaj desno) korelacija rangov nakazuje nekaj prerangiranj, še največ v slabem okolju, kar ustreza tudi prikazom reakcijskih norm za ti dve pasmi (slika 22). Pri rjavi pasmi je v najslabših okoljih korelacija rangov od 0,0 do nekaj več kot 0,3, pri lisasti je ta razkorak v slabem okolju še večji, od nekaj nad 0,55 do 0,90.



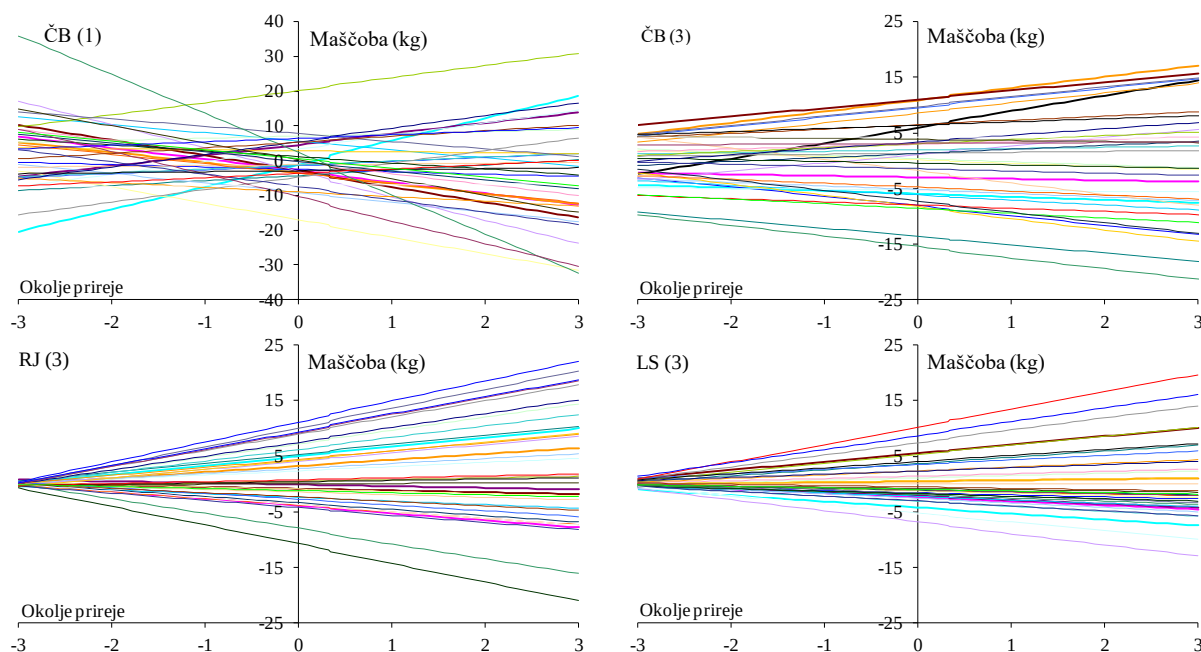
Slika 21: Korelacije rangov med napovedmi plemenskih vrednosti v povprečnem in drugih okoljih za količino maščobe pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah (ostale razlage in okrajšave so pri sliki 2)

Figure 21: Rank correlation for fat yield for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations (other abbreviations and explanations are provided with Figure 2)

Za količino maščobe pri črno-beli pasmi v prvi laktaciji na celotni okoljski skali prihaja do križanja reakcijskih norm (slika 22, zgoraj levo). Za ta scenarij ni bilo mogoče ustrezno ovrednotiti plemenskih vrednosti za vse živali. Poleg tega smo tu za veliko živali dobili vrednost napovedi plemenske vrednosti za nagib reakcijske norme nič.

V treh laktacijah je potek reakcijskih norm za količino maščobe (slika 22) podoben za vse pasme. Z boljšim okoljem se razpršenost plemenskih vrednosti povečuje. Pri vseh pasmah je robustnih očetov blizu 80 % (slika 20), njihove reakcijske norme z okoljem ne spreminjajo naklona ali je naklon majhen. Pri črno-beli pasmi je nekaj križanj reakcijskih norm izven slabih okolij (slika 22, zgoraj desno). Med prikazanimi imata dva bika v ekstremno slabem okolju (-3 SD) skoraj enako PVS, ko se okolje izboljšuje, enemu PVS izrazito narašča, drugemu pa pada. Bik z največjim nagibom je v okolju -3 SD na 34. mestu med prikazanimi biki, v povprečnem okolju je na 11. mestu in v najboljšem na 6. mestu. Kaže, da se je selekcija tega bika izvajala na podlagi informacij iz boljših okolij, kjer ima ta bik večjo sposobnost izraziti genetsko vrednost. Nasprotno naj bi pri biku z najbolj negativnim nagibom odbira temeljila na informacijah iz slabih okolij. Pri rjavi pasmi (slika 22, spodaj levo) in pri lisasti (slika 22, spodaj desno) se kaže predvsem

povečevanje razlik med očetimi. Razlike med očetimi so največje pri rjavi pasmi (slika 22, spodaj levo), kjer je za količino maščobe največ zelo odzivnih očetov (slika 20).



Slika 22: Reakcijske norme za količino maščobe za 50 naključno izbranih očetov pri črno-beli (ČB), rjavi (RJ) in lisasti (LS) pasmi v prvi (1) in treh (3) laktacijah

Figure 22: Reaction norms for fat yield for a random sample of 50 bulls for the Holstein (ČB), Brown (RJ) and Simmental (LS) breeds in the first (1) and three (3) lactations

Variabilnost za nagib reakcijske norme je indikator za GxE in odraz okoljske občutljivosti (Falconer, 1990). V naši raziskavi je za scenarij analize skupno povprečje in krajše obdobje robustnih očetov od 80 do 84 %, odzivnih od 15 do 20 % in zelo odzivnih od nič do 3 % (slike 14, 17 in 20). Vsi zelo odzivni očetje imajo pozitivni nagib reakcijske norme. Ti očetje so rezultat selekcije v dobrih do najboljših okoljih, kjer se njihova genetska superiornost kaže bolj kot pri ostalih očetih, kar je primerljivo z ugotovitvami Ribeiro in sod. (2015). Več zelo odzivnih genotipov za lastnost ali pasmo obeta učinkovitejšo selekcijo na odzivnost (Santana in sod., 2013). Genetska variabilnost v okoljski občutljivosti je prisotna pri vseh proučevanih očetih (slike 14, 17 in 20). Večina izkazuje robusten genotip, kar pomeni, da je nagib reakcijske norme blizu nič. Prisotnost genetske variabilnosti za fenotipsko odzivnost omogoča genetsko prilagajanje spremembam okolja (Stearns, 1989). Proučevane lastnosti (slike 14, 17 in 20) kažejo zmeren odziv na spremembe v vrednosti okolja. Potomke bikov s plemensko vrednostjo za nagib reakcijske norme, večjo od nič, bodo v boljšem okolju izkazovale boljši fenotip. Nasprotno reakcijske norme z majhnim naklonom (okrog 0) napovedujejo robustnost očetov na okoljske spremembe.

Spearmanova korelacija ranga med pričakovanimi plemenskimi vrednostmi v povprečnem in ostalih okoljih ponazarja prisotnost prerazporeditve živali glede na okolje vrednotenja. V treh laktacijah je v okoljih, boljših od -2 SD, korelacija ranga za količini mleka in maščobe nad 0,95 (slike 15 in 21), za beljakovine nad 0,80 (slika 18). Najboljše živali v

povprečnih okoljih tako izkazujejo najboljše rezultate tudi v najboljših okoljih, kar pa ne velja za ekstremno slaba okolja. Nižje korelacije ranga v slabih okoljih so za lastnosti prireje dobili tudi Kolmodin in sod. (2002). Ob prisotnosti okoljske občutljivosti moramo prepoznati najprimernejše okolje reje za posamezno žival in okolje, v katerem naj se izvaja selekcija posamezne živali (De Jong in Bijma, 2002).

Nagib reakcijske norme se med živalmi razlikuje (slike 16, 19 in 22), kar se s spreminjanjem okolja kaže tudi kot prerangiranje, ki so ga obetale že korelacije ranga (slike 15, 18 in 21). To adaptivno variabilnost se lahko uporabi pri selekciji bolj robustnih genotipov ali bolj odzivnih, ki bi reagirali na izboljšanje okolja za določeno lastnost (Mattar in sod., 2011). Prisotnost fenotipske odzivnosti za lastnost tako omogoča vključitev okolja v selekcijski cilj (De Jong in Bijma, 2002). Napovedovanje genetske vrednosti po metodi reakcijske norme pri tem služi kot orodje za optimizacijo rejskega programa, ki odbira plemenske živali za različna okolja reje (De Jong in Bijma, 2002; Kolmodin in Bijma, 2004). Za tri laktacije so pri vseh pasmah (slike 16, 19 in 22) razlike med očeti v slabih okoljih veliko manjše kot v dobrih. V dobrih okoljih se bo zato investicija v seme najboljših bikov veliko bolj obrestovala kot v slabih okoljih (Streit in sod., 2012).

Za nize podatkov, pri katerih smo imeli težave pri ocenjevanju genetskih in okoljskih parametrov reakcijske norme, ocenjevanju dednostnega deleža in napovedovanju genetske vrednosti po metodi reakcijske norme, po nasprotno nismo dobili velikih razlik v variancah za ostale naključne vplive; za permanentno okolje (preglednica 26) in ostanke (preglednica 27), če jih primerjamo z nizi, kjer pri ocenjevanju ni bilo težav. To nakazuje, da se pomanjkanje opazovanj (poglavje 4.2.2) najprej izrazi pri genetskih komponentah.

4.3 OKOLJSKA OBČUTLJIVOST LASTNOSTI MLEČNOSTI

Razmere za prirejo mleka so v Sloveniji, kljub geografski majhnosti, precej različne. S prirejo mleka se ukvarjamo na rodovitnih ravninskih območjih, strmejših gričevjih, tudi na alpskih in kraških območjih (Božič in sod., 2009). V ravninskem delu prevladujejo večje črede, medtem ko so v manj ugodnih območjih črede manjše. Razlike so razvidne tudi iz doseženih rezultatov prireje (Sadar in sod., 2014), kar je posledica temperaturno-vlažnostnih razmer (Carabaño in sod., 2016), različne kakovosti krme, tehnologije reje, rejske prakse in genotipa živali. Na vse te razlike se genotip živali različno odziva oz. je nanje različno občutljiv.

Za proučevanje okoljske občutljivosti po genotipih in okoljih potrebujemo dovolj opazovanj, ki omogočajo iz vrednotiti občutljivost genotipa na spremembe okolja (Knap in Su, 2008), predvsem je potrebnih dovolj očetov, opazovanj po očetih, porazdeljenih preko proučevanih okolij, in dovolj opazovanj za posamezno okolje ali nivo okolja. Pri razmnoževanju z osemenjevanjem se v posamezni čredi uporablja več različnih očetov, kar prispeva k boljšim genetskim povezavam med čredami (Calus in sod., 2004), več podatkov po živali hkrati poveča zanesljivost dobljenih ocen in napovedi (Norman in sod., 2005). V tujini (npr. Kolmodin in sod., 2002, 2004; Hayes in sod., 2003; Streit in sod., 2012) v analizo iz večjih populacij vključijo le očete, ki imajo najmanj 50 hčera z zaključenimi prvimi laktacijami. Slovenske populacije so majhne, in da smo zadostili osnovnim

kriterijem (preglednica 4), smo morali izločiti dobršen del razpoložljivih opazovanj iz rutinske kontrole mlečnosti (preglednica 3), najmanj (16 %) pri črno-beli pasmi in največ, dobro tretjino, pri rjavi pasmi (preglednica 5). Le četrtnina do polovica očetov je imelo vsaj 50 opazovanj hčera (preglednica 5), čeprav smo mejo za tri laktacije v primerjavi z drugimi študijami znižali.

Pri dvolastnostni analizi smo uporabili podatke, kjer se je letno povprečje črede uvrstilo pod prvi in nad tretjim kvartilom. Posebno pri rjavi in lisasti pasmi je teh opazovanj malo (preglednice 7, 8 in 9). Poleg prve laktacije smo obravnavali tudi podatke mlečnosti za prve tri laktacije po kravi in na ta način povečali obseg podatkov. Pri analizi po metodi reakcijske norme smo zajeli opazovanja na celotni okoljski skali in pri črno-beli pasmi (preglednica 10) pri tem uporabili približno polovico (preglednica 3) podatkov iz kontrole prireje. Pri rjavi (preglednica 12) in lisasti (preglednica 14) pasmi analiza z reakcijsko normo za prvo laktacijo ni bila mogoča, saj se je obseg podatkov zmanjšal na manj kot desetino. Z razširitvijo na tri laktacije smo dobili več informacij. Pri dvolastnostni analizi smo v vsakem okolju imeli najmanj 10 opazovanj po očetu in najmanj dve opazovanji v posamezni čredi na leto. Pri metodi reakcijske norme smo po očetu vključili najmanj 50 opazovanj in pet opazovanj letno znotraj črede pri črno-beli pasmi, pri rjavi in lisasti pasmi smo vključili le črede z vsaj štirimi opazovanji v posameznem letu. V prihodnje bi kazalo preveriti, ali morda zadostuje tudi manj opazovanj po očetu.

Kot okoljsko spremenljivko smo uporabili odstopanje letnega povprečja lastnosti znotraj črede od primerjalne vrednosti skupno povprečje ali primerjalne vrednosti letno povprečje v populaciji. Z letnim povprečjem populacije smo se želeli bolj približati splošnim razmeram po letih. Tako pri dvolastnostni analizi kot pri analizi z reakcijsko normo je bilo vključenih več očetov, več krav in več opazovanj iz posamezne črede (preglednice 16, 17 in 18). Rezultati dvolastnostne analize so med primerjalnima vrednostma podobni (preglednici 19 in 20). Nasprotno so pri analizi po metodi reakcijske odstopanja precejšnja (preglednice 23, 24 in 25). Kadar smo okoljsko spremenljivko izrazili kot odstopanje od letnega povprečja populacije, smo parametre reakcijske norme lahko ocenili le pri črno-beli pasmi v krajšem obdobju. Vzrok vidimo v malo meritvah za izračun primerjalne vrednosti, še posebej v prvi polovici dvajsetletnega obdobja (priloge N in O), kar zmanjša njeno zanesljivost. Kot primerjalno vrednost za okoljsko spremenljivko predlagamo skupno povprečje v populaciji. Pri obravnavi okolja na ta način so rezultati bistveno manj variirali, ko smo obravnavali opazovanja v krajšem, desetletnem obdobju, kjer se je število opazovanj po letih bistveno manj spreminjalo kot za dvajsetletno obdobje (priloge N in O).

Za črno-belo pasmo smo lahko proučevali okoljsko občutljivost lastnosti mlečnosti za prvesnice in krave s tremi laktacijami z obema metodama, za obe primerjalni vrednosti okoljske spremenljivke in obe obdobji. Pri dvolastnostni analizi smo kot merilo okoljske občutljivosti za lastnost uporabili genetsko korelacijo. Genetska korelacija za lastnosti prireje v dobrem in slabem okolju pri črno-beli pasmi je podobna, od 0,91 do 1,0, pri vseh scenarijih (preglednici 19 in 20). Pri metodi z reakcijsko normo smo izračunali korelacije rangov med PVS očetov v povprečnem in odstopajočih okoljih, ki je za črno-belo pasmo za prvo in tri laktacije v povprečnih in dobrih okoljih visoka, blizu ena (slike 15, 18 in 21). Le v ekstremno slabih okoljih se korelacija rangov med plemenskimi vrednostmi v teh okoljih in povprečnih okoljih zniža. Tudi iz reakcijskih norm za naključno izbranih 50

očetov je z izboljševanjem okolja razvidno večanje razlik med očeti (slike 16, 19 in 22). Reakcijske norme za živali so odraz okoljske občutljivosti, ki je povezana z GxE (De Jong in Bijma, 2002) in kažejo (slike 16, 19 in 22) prisotnost GxE v Slovenskih populacijah. Pri obeh metodah analize so za črno-belo pasmo korelacije za prvo laktacijo primerljive z rezultati za tri laktacije. Pri dvolastnostni analizi je za črno-belo pasmo za tri laktacije genetska korelacija med dobrim in slabim okoljem visoka, od 0,94 do 1,0 (preglednica 20), kar je podobno korelacijam za PVS očetov iz naključne regresije, ki se le v najslabših okoljih znižajo do 0,8 (slike 15, 18 in 21). Pri prvi laktaciji je podobnost metod največja pri scenariju s primerjalno vrednostjo okoljske spremenljivke skupno povprečje za zadnje desetletno obdobje (preglednica 19, slike 15, 18 in 21).

Podatki prve laktacije so manj variabilni, medtem ko so pri podatkih za tri laktacije prisotni dodatni viri variabilnosti, ki povzročajo večje razlike med živalmi. Primerljivost rezultatov med prvo in tremi laktacijami za obe vrsti analize pri črno-beli pasmi omogoča, da tudi rezultate proučevanja okoljske občutljivosti v treh laktacijah za rjavo in lisasto pasmo obravnavamo kot reprezentativne za populaciji. Pri obeh kombiniranih pasmah je bilo število opazovanj za dvolastnostno analizo zadovoljivo le pri treh laktacijah. Ocene genetskih korelacij so sicer nižje, za rjavo pasmo od 0,76 do 0,91 in za lisasto od 0,86 do 1,00 (preglednica 20), a še vedno blizu ocen za črno-belo pasmo. Robertson (1959) predlaga prag za okoljsko občutljivost 0,8, vendar se v majhnih populacijah prerazvrščanja živali v različnih okoljih pojavljajo tudi pri genetskih korelacijah, višjih od 0,8 (Mulder in sod., 2004). Tudi korelacije rangov so pri rjavi in lisasti pasmi v ekstremno slabih okoljih (pod -2 SD) nižji kot pri črno-beli pasmi (slike 15, 18 in 21). V slabem okolju je bilo veliko manj opazovanj (preglednice 11, 13 in 15), kar lahko omejuje zanesljivost ocenjenih genetskih korelacij (Van Vleck, 1963; Norman in sod., 2005).

Z reakcijsko normo smo v večini dobili višje ocene dednostnega deleža (preglednica 28) kot z dvolastnostno analizo (preglednici 19 in 20). Genetske korelacije v naši raziskavi (preglednica 20, slike 15, 18 in 21) obetajo predvsem spreminjanje razlik med genotipi v dobrem in slabem okolju in tudi posamezne prerazporeditve. Našim so podobne tudi ugotovitve primerljivih študij iz drugih populacij (npr. Danell, 1982; Cromie in sod., 1998; Boettcher in sod., 2003; König in sod., 2005; Nauta in sod., 2006; Fahey in sod., 2007), v katere so lahko vključili veliko več opazovanj. Čeprav so rejci tradicionalno bolj pozorni na prerangiranje kot le na spreminjanje razlik med plemenskimi biki (Ribeiro in sod., 2015), tudi spreminjanje razlik izkazuje okoljsko občutljivost in s tem prisotnost GxE.

Pri visokih ocenah genetskih korelacij (preglednice 23, 24 in 25) med nivojem in nagibom reakcijske norme (nad 0,79) se živali z večjimi plemenskimi vrednostmi za nagib bolje odzivajo na izboljševanje okolja, kar zaznamo kot večanje razlik med živalmi (Kolmodin, 2003; Mattar in sod., 2011; Santana in sod., 2013, 2014). Tudi plemenske vrednosti za nagib reakcijske norme izkazujejo precejšnjo mero odzivnosti (slike 14, 17 in 20). Obseg odzivnih (15 do 20 %) in zelo odzivnih (do 3 %) očetov kaže genetsko variabilnost za fenotipsko odzivnost, torej sposobnost genetskega prilagajanja okolju (Stearns, 1989). Vsi zelo odzivni biki imajo pozitivni naklon, med odzivnimi je bikov s pozitivnim naklonom več pri rjavi pasmi in pri črno-beli, vendar tu le za količini mleka in beljakovin, pri lisasti je glede na predznak plemenske vrednosti za naklon reakcijske norme odstotek bikov podoben pri vseh lastnostih (slike 14, 17 in 20). Potomke bikov s pozitivnim naklonom

bodo v boljšem okolju dale boljšo prirejo (Kolmodin in sod., 2002). Ko se okolje izboljšuje, se razlike med reakcijskimi normami bikov povečujejo. Pri modelu z reakcijsko normo ne moremo razlikovati med vplivom spreminjanja razlik med živalmi in prerazvrščanji, ki jih je mogoče razbrati iz korelacij rangov (Streit in sod., 2012). Reakcijske norme prikazujemo (slike 16, 19 in 22) le za naključno izbrane očete, v izračun korelacij rangov smo vključili napovedi plemenskih vrednosti za vse bike in ne le za naključno izbrane. A so korelacije rangov za večino nizov podatkov nekaj nižje le v izredno slabih okoljih, v preostalih so zelo visoke, blizu ena. To potrjuje, da prikaz reakcijske norme dobro ponazarja stanje okoljske občutljivosti v proučevani populaciji in da posamezne prerazporeditve v dobrih in najboljših okoljih na korelacije ranga ne vplivajo bistveno. Torej bomo s potomkami bikov, za katere pričakujemo, da bodo dobri v povprečnih okoljih, dobro prirejali tudi v dobrih in najboljših okoljih. Spreminjanje vrstnega reda med okolji je znak prisotnosti okoljske občutljivosti in s tem GxE v proučevani populaciji (Mattar in sod., 2011). Pri nas so razvrstitve drugačne predvsem v siromašnem okolju. Nizke korelacije rangov in križanja reakcijskih norm v slabših okoljih kažejo, da so genetske sposobnosti, primerne za ta okolja, precej drugačne kot za povprečna ali za zelo dobra okolja (Costa, 1999; Bytyqi in sod., 2007). V slabših okoljih, kjer je prireja nizka, krava ne more izrabiti genetskih sposobnosti (Norberg in sod., 2014) in investiranje v živali z veliko plemensko vrednostjo za lastnosti prireje v teh okoljih ni smiselno (Streit in sod., 2012), če hkrati živalim ne moremo nuditi boljšega okolja.

Za majhne slovenske populacije kot metodo za proučevanje okoljske občutljivosti predlagamo metodo reakcijske norme. Rezultati obeh metod so primerljivi, vendar so rezultati večlastnostnega modela omejeni le na proučevana okolja (De Jong in Bijma, 2002), reakcijska norma pa dopušča kvantitativno vrednotenje okolja, rezultati so uporabni širše, tudi za posamezna okolja, za katera nimamo opazovanj (De Jong in Bijma, 2002; Kolmodin in sod., 2004). V majhne populacije ne moremo enostavno prenesti metodike iz večjih populacij, treba je preveriti kriterije za izbor in pripravo podatkov. Da lahko vključimo večji delež opazovanj, so potrebne prilagoditve, sicer analize ni mogoče izvesti. Zlasti pri rutinskih obračunih ne moremo izločiti tako velikega deleža opazovanj (preglednica 5), zato bi za rutinsko uporabo veljalo preveriti možnost uporabe več podatkov. Z združevanjem čred s podobnim okoljem bi obdržali več opazovanj. Smiselno bi bilo proučiti tudi možnosti drugačne definicije okoljske spremenljivke, kot npr. okoljska spremenljivka s primerjalno vrednostjo za več let, ki bi vključevala več živali. Vendar pri spreminjajočem se okolju z okoljsko spremenljivko za več let lahko zaobidemo spremembe okolja (Strandberg, 2006).

Z izboljševanjem okolja so se pri reakcijski normi poleg genetske variance povečevali tudi varianci za ostanek (preglednica 26) in permanentno okolje (preglednica 27), kar potrjuje naša predvidevanja o heterogenih variancah vzdolž spreminjajočih se okolij. Združevanje opazovanj v skupine in obravnava heterogenih varianc sta še posebej primerna za majhne populacije, kjer so črede majhne (Shariati in sod., 2007). To še posebej velja za model očetov (Lillehammer in sod., 2009b), kjer večina genetske variance ostane v ostanku (Falconer in Mackay, 1996). Opazovanja smo razdelili v razrede na podlagi standardnega odklona za okoljsko spremenljivko. Z ožjimi razredi (npr. polovica standardnega odklona) za heterogeno varianco bi se morda lahko še bolj približali proučevanim okoljem.

5 SKLEPI

Okoljsko občutljivost za lastnosti mlečnosti v standardni laktaciji smo proučevali pri črno-beli, rjavi in lisasti pasmi. Uporabili smo podatke iz rutinske kontrole mlečnosti v Sloveniji za 10-letno in 20-letno obdobje. Za proučevanja z dvolastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme podajamo spodnje zaključke.

- Pri dvolastnostni analizi so ocene genetskih korelacij za prirejo v slabem in dobrem okolju za črno-belo pasmo od 0,91 do 1,00, za rjavo od 0,76 do 0,91 in za lisasto od 0,86 do 1,00. Ocene genetskih korelacij so v večini primerov blizu praga za prisotnost okoljske občutljivosti (0,80), ki je v majhnih populacijah lahko tudi višji.
- Pri dvolastnostni analizi so ocene dednostnih deležev v dobrem okolju višje (0,14 do 0,30) od ocen v slabem okolju (0,06 do 0,14), najvišje so za črno-belo pasmo.
- Ocene varianc za nagib reakcijske norme so večje od nič, kar dokazuje prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost pri proučevanih lastnostih mlečnosti. Ocene varianc, ki so v razponu od $7 \cdot 10^{-4}$ do $43 \cdot 10^{-4}$, so največje pri črno-beli pasmi.
- Ocene genetskih korelacij med nivojem in nagibom reakcijske norme v večini presegajo vrednost 0,8. Pri teh vrednostih korelacije se živali z visoko genetsko vrednostjo bolje odzivajo na izboljševanje okolja, kar zaznamo kot večanje razlik med živalmi z izboljševanjem okolja.
- Pri analizi po metodi reakcijske norme se genetska varianca in dednostni delež spreminjata z okoljsko spremenljivko in se povečujeta od slabega proti dobrem okolju. V slabem okolju, pri vrednosti okoljske spremenljivke -2 standardna odklona (SD), so heritabilitete za vse pasme nizke, od 0,03 do 0,04, v dobrem okolju ($+2$ SD) se zvišajo pri črno-beli do 0,40, pri rjavi do 0,20 in pri lisasti do 0,19.
- Plemenske vrednosti za nagib reakcijske norme izkazujejo precejšnjo mero odzivnosti. Za scenarij analize skupno povprečje in krajše obdobje je zelo odzivnih do 3 % očetov (vsi s pozitivnim nagibom) in odzivnih od 15 do 20 %. Med njimi je najmanj polovica očetov s pozitivnim nagibom.
- Reakcijske norme kažejo spreminjanje razlik med očeti pa tudi prerazporeditve, ki so pogostejše v slabših okoljih ($< -1SD$), kjer so tudi korelacije rangov nižje.
- Varianca za permanentno okolje in za ostanek so bile pri analizi z reakcijsko normo heterogene in se s povečevanjem vrednosti okoljske spremenljivke povečujejo.
- Pri črno-beli pasmi so rezultati za prvo in tri laktacije podobni, kar omogoča, da tudi rezultate za tri laktacije za rjavo in lisasto pasmo obravnavamo kot reprezentativne za okoljsko občutljivost pasme.
- Pri metodi reakcijske norme so rezultati manj variirali pri analizah s primerjalno vrednostjo za okoljsko spremenljivko skupno povprečje kot s primerjalno vrednost letno povprečje.
- Rezultati obeh metod analize so podobni, vendar možnost večje prožnosti pri upoštevanju okoljske občutljivosti v praksi daje prednost analizi z reakcijsko normo v primerjavi z dvolastnostno analizo.
- Rezultati potrjujejo prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost pri lastnostih mlečnosti v majhnih slovenskih populacijah, ki so v raznolikih razmerah reje, kjer smo zaznali spreminjanje razlike med živalmi in tudi prerazporeditve, ki so pogostejše v podpovprečnih okoljih. V teh okoljih živali ne morejo izrabiti genetskih sposobnosti za veliko prirejo, česar pri selekcijskih odločitvah ne bi smeli spregledati.

6 POVZETEK (SUMMARY)

6.1 POVZETEK

Sposobnost organizma, da se prilagodi spremembam v okolju, opredeljujemo kot okoljsko občutljivost. Lastnost ima genetsko ozadje, njeno genetsko variabilnost statistično obravnavamo kot interakcijo med genotipom in okoljem (GxE). Zaznamo jo kot spreminjanje razlik med genotipi s spreminjanjem okolja. Reakcije genotipa na spremembe okolja zaznamo kot prerazvrščanje genotipov, spremembo razpršenosti ali kombinacijo obeh. V živinoreji je posamezna žival omejena na sočasno prirejo v le enem okolju in poznavanje GxE je pomembno zaradi potreb po načrtovanju parjenj in izbora primernejših genotipov (plemenjakov) za specifična okolja. GxE se vrednoti na podlagi podatkov sorodnikov, ki so spremljani v različnih okoljih. V velikih populacijah, z večjimi čredami, se okoljska občutljivost običajno proučuje na prvih laktacijah. Za vrednotenje se najpogosteje uporabljata večlastnostna analiza, kjer ima okolje diskretno naravo, in je merilo okoljske občutljivosti genetska korelacija med različnimi okolji, in metoda reakcijske norme, kjer je okolje kvantitativna spremenljivka, indikator GxE za lastnost pa genetska varianca za nagib reakcijske norme. Slovenija je geografsko majhna, vendar z majhnimi in razdrobljenimi populacijami goveda in precej različnimi razmerami za govedorejo po posameznih območjih. V raziskavi smo zato proučevali in vrednotili interakcijo GxE za lastnosti mlečnosti v slovenski populaciji goveda.

Okoljsko občutljivost smo proučevali pri treh lastnostih mlečnosti: količini mleka, beljakovin in maščobe pri treh pasmah: črno-beli, rjavi in lisasti. Uporabili smo podatke standardnih laktacij iz kontrole mlečnosti za obdobje od leta 2000 do leta 2009. Slovenske populacije so majhne in obseg podatkov za raziskavo smo povečali z razširitvijo proučevanega obdobja na dvajset let, od leta 1990 do leta 2009, in s tem, da smo poleg prve vključili tudi drugo in tretjo zaporedno laktacijo. Tako smo za vsako obdobje ločeno proučevali laktacije krav, ki so v tem obdobju prvič telile, in prve tri laktacije, ki so se začele v tem obdobju. Proučevanje okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti smo izvedli z dvolastnostno analizo in analizo po metodi reakcijske norme. Pri dvolastnostni analizi, ki je služila za preveritev metode z reakcijskimi normami, smo črede razvrstili glede na okoljsko spremenljivko in za analizo uporabili opazovanja do prvega kvartila (slabo okolje) in nad tretjim kvartilom (dobro okolje). Pri analizi po metodi reakcijske norme smo zajeli opazovanja na celotni standardizirani skali okolij in vpliv okoljske spremenljivke na aditivno genetsko vrednost modelirali z uporabo naključne regresije.

Zagotavljanje ustrezne strukture podatkov pri proučevanju okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti v majhnih populacijah, kot so slovenske, predstavlja velik izziv. Potrebujemo dovolj očetov, opazovanj hčera po očetu in dovolj opazovanj za posamezno okolje ali nivo okolja. V raziskavi smo število meritev po očetu v vsakem okolju za dvolastnostno analizo navzdol omejili na 10 in za analizo po metodi reakcijske norme na 50 meritev hčera, čemur ni ustrezala do tretjina opazovanj iz kontrole mlečnosti in kar do tri četrtine očetov. Pri rjavi in lisasti pasmi je bila struktura podatkov zadovoljiva le pri treh laktacijah.

Kot izhodišče za okoljsko spremenljivko smo uporabili letno povprečje izbrane lastnosti mlečnosti znotraj črede, od katerega smo odšteli primerjalno vrednost. Pri oblikovanju okolij smo uporabili dve primerjalni vrednosti, skupno povprečje in povprečje po letih. Z zadnjim smo se želeli bolj približati okoljskim razmeram v posameznem letu. Pri dvolastnostni analizi so rezultati med primerjalnima vrednostma podobni. Pri analizi po metodi reakcijske norme smo okoljsko spremenljivko s primerjalno vrednostjo letno povprečje lahko uporabili le pri črno-beli pasmi v krajšem obdobju. Pri drugih scenarijih analize je bilo meritev za izračun povprečij po letih premalo, še posebej v prvi polovici daljšega obdobja, kar zmanjša uporabnost okoljske spremenljivke s primerjalno vrednostjo letno povprečje. Kot primerjalno vrednost za okoljsko spremenljivko za uporabo v praksi predlagamo skupno povprečje v populaciji. Za rutinsko uporabo bi bilo smiselno proučiti tudi možnosti uporabe drugačne definicije okoljske spremenljivke, npr. kako bi bilo mogoče združiti majhne črede s podobnim okoljem v isto skupino. Za to bi lahko potrebovali tudi ocene posameznih rej, ki jih še ne spremljamo načrtno.

Na osnovi preliminarne analize smo kot sistematske vplive v statistični model vključili vplive starost ob telitvi in pri prvih treh laktacijah tudi vpliv zaporedne laktacije. Pri dvolastnostni analizi smo kot sistematski vpliv vključili tudi leto telitve. V naključni del modela za dvolastnostno analizo smo vključili vplive skupno okolje v čredi, permanentno okolje in aditivni genetski vpliv, pri analizi po metodi reakcijske norme pa naključno linearno regresijo za lastnost mlečnosti pri hčerah posameznega bika na vrednost spremenljivke za okolje in pri treh laktacijah tudi permanentno okolje krave. V analizi po metodi reakcijske norme smo za permanentno okolje in ostanek dopustili heterogene variance.

Za prepoznavanje okoljske občutljivosti za lastnosti mlečnosti z dvolastnostno analizo so ključne genetske korelacije med prirejo v slabem in dobrem okolju. V raziskavi smo dobili ocene korelacije za prvo laktacijo od 0,91 do 1,0 in za tri od 0,76 do 1,0. Za črno-belo pasmo je genetska korelacija med dobrim in slabim okoljem od 0,94 do 1,0, za kombinirani pasmi je nižja: za rjavo pasmo od 0,76 do 0,91 in za lisasto od 0,86 do 1,00. Ocene genetskih korelacij za prirejo v dobrem in slabem okolju so v večini primerov blizu praga za prisotnost okoljske občutljivosti (0,80). V proučevanih okoljih pričakujemo predvsem spreminjanje razlik med živalmi. Vendar se v majhnih populacijah, kot so slovenske, prerazvrščanja živali v različnih okoljih lahko pojavljajo tudi pri višjih genetskih korelacijah. Več prerazporeditev pričakujemo pri rjavi in lisasti pasmi.

Pri dvolastnostni analizi so ocene dednostnega deleža v slabem okolju manjše kot v dobrem. Z genetsko varianco smo v slabem okolju pojasnili od 8 do 17 % variance pri prvi laktaciji in od 5 do 13 % pri treh laktacijah. V dobrem okolju je prispevek genetske variance večji, od 19 do 30 % za prvo laktacijo in od 14 do 26 % za tri laktacije. Najvišje ocene dednostnega deleža smo dobili za količino mleka, ocene so od 0,07 do 0,14 v slabem okolju in 0,19 do 0,30 v dobrem. Po pasmah so ocene heritabilite najvišje pri črno-beli pasmi: za slabo okolje od 0,07 do 0,17, v dobrem okolju so višje, od 0,19 do 0,30. Pri rjavi pasmi so v slabem okolju ocene na intervalu od 0,07 do 0,12 in v dobrem od 0,17 do 0,20. Za lisasto pasmo so ocene podobne, v slabem okolju so od 0,06 do 0,09 in v dobrem od 0,14 do 0,20. Višje ocene heritabilite v dobrem okolju so posledica boljših razmer, ki živalim v tem okolju dopuščajo izkoristiti plemenske vrednosti. Nasprotno v slabem okolju

omejujejo prirejo predvsem okoljski vplivi. Z vplivom skupnega okolja v čredi smo v slabem okolju pojasnili kar od 10 do 28 % fenotipske variance, v dobrem le od 7 do 16 %. Pri analizi prvih treh laktacij smo v statistični model vključili vpliv permanentnega okolja in varianca za ta vpliv predstavlja dobršen delež v celotni fenotipski varianci: v slabem okolju med 0,14 in 0,25 in v dobrem med 0,15 in 0,27. K nižjim ocenam heritabilite v slabem okolju pri kombiniranih pasmah pripomore tudi število podatkov: veliko čred z malo opazovanji in malo opazovanj v posameznih letih. Poleg tega je okolje v katerem redimo črno-belo pasmo ugodnejše za prirejo mleka kot okolje pri rjavi in lisasti pasmi.

Ocene variance za nagib reakcijske norme, ki je indikator prisotnosti GxE, so v vseh proučevanih primerih večje od nič, kar kaže na prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost pri lastnostih mlečnosti v slovenskih populacijah. Ocene variance, ki so v razponu od $7 \cdot 10^{-4}$ do $43 \cdot 10^{-4}$, so največje pri črno-beli pasmi. Večina ocen genetske korelacije med nivojem in nagibom reakcijske norme presega vrednost 0,8. Pri visoki genetski korelaciji, blizu ena, se živali z visoko genetsko vrednostjo bolje odzivajo na izboljševanje okolja, kar zaznamo kot večanje razlik med živalmi z izboljševanjem okolja. Genetsko variabilnost za fenotipsko odzivnost v naši raziskavi kažejo tudi plemenske vrednosti za nagib reakcijske norme. Zelo odzivnih je do 3 % očetov, od 15 do 20 % očetov je odzivnih, preostali so robustni za spremembe okolja. Vsi zelo odzivni biki imajo pozitiven naklon reakcijske norme, tudi med odzivnimi je polovica ali več bikov s pozitivnim naklonom. Pri potomkah bikov s pozitivnim naklonom v boljšem okolju pričakujemo boljši fenotip. Varianci za ostanek in permanentno okolje sta se z večanjem vrednosti okoljske spremenljivke povečevali, kar kaže heterogeno naravo teh varianc v analizah okoljske občutljivosti po metodi reakcijske norme pri vseh treh proučevanih lastnostih. Združevanje opazovanj v skupine in obravnava heterogenih varianc sta še posebej primerna za majhne populacije, kjer so črede majhne. Na podlagi standardnega odklona za okoljsko spremenljivko smo v raziskavi opazovanja razdelili v sedem razredov. Za rutinsko obdelavo bi bilo smiselno preveriti rezultate še z razredi drugačne širine.

Pri analizi po metodi reakcijske norme se genetska varianca in dednostni delež za lastnosti spreminjata z okoljsko spremenljivko. V naši raziskavi se obe komponenti od slabih proti boljšim okoljem povečujeta hitreje kot okoljske komponente variance. Pri črno-beli pasmi smo dobili dednostne deleže z vrednostmi od 0,04 pri vrednosti okoljske spremenljivke -2 standardna odklona (SD), do 0,40 pri $+2$ SD, pri rjavi pasmi od 0,04 do 0,20 in pri lisasti pasmi od 0,03 do 0,19. V slabem okolju (-2 SD) so ocene za vse lastnosti nizke, od 0,03 do 0,08. Heritabilite so najvišje za količino mleka, v dobrem okolju ($+2$ SD) so ocene pri črno-beli pasmi do 0,40, pri obeh kombiniranih pasmah je razpon ocen manjši, pri rjavi do 0,17 in pri lisasti do 0,19. Ocene heritabilite za količino beljakovin so v dobrem okolju do 0,28 pri črno-beli pasmi, do 0,18 pri rjavi in do 0,15 pri lisasti. Podobne so tudi ocene za količino maščobe, ki se pri črno-beli pasmi povečajo na 0,24, pri rjavi na 0,20 in pri lisasti na 0,14. Heritabilite, dobljene v naši raziskavi, so pri črno-beli pasmi v povprečnem okolju nižje ali blizu, v dobrem okolju ($+2$ SD) pa višje od vrednosti za slovenske populacije pri rutinski obdelavi. Pri kombiniranih pasmah smo dobili ocene, ki so pod vrednostmi pri rutinski obdelavi.

Korelacije rangov med napovedjo plemenske vrednosti očetov v povprečnem in ostalih okoljih so le v slabših okoljih nižje, v preostalih okoljih so korelacije rangov visoke, blizu

ena. Reakcijske norme, s katerimi grafično prikazujemo plemensko vrednost očetov v različnih okoljih, imajo različne naklone. Iz njih je razvidno spreminjanje razlik med očeti, pa tudi prerazporeditve, ki so pogostejše v slabših okoljih. Največ sekanj reakcijskih norm, ki ponazarjajo prerazporeditve med očeti, je v slabem okolju (pod -1 SD), posamezne prerazporeditve so prisotne tudi v dobrih in najboljših okoljih. Nizke korelacije rangov in sekanja reakcijskih norm v slabših okoljih kažejo, da so genetske sposobnosti, primerne za ta okolja, precej drugačne kot za povprečna ali za zelo dobra okolja. V slabših okoljih z nizko prirejo živali nimajo možnosti izrabiti genetskih sposobnosti. V takšnih razmerah z vlaganjem v živali z veliko plemensko vrednostjo ne moremo doseči povečanja prireje, če sočasno ne izboljšamo tudi okolja.

Pri kombiniranih pasmah prisotnosti interakcije GxE za prvo laktacijo nismo uspeli oceniti niti z večlastnostno analizo niti z reakcijskimi normami. Število opazovanj smo povečali z dodatkom druge in tretje laktacije in rezultati kažejo prisotnost okoljske občutljivosti lastnosti mlečnosti tudi v teh populacijah. Za črno-belo pasmo, kjer smo lahko proučevali okoljsko občutljivost za večino analiznih scenarijev, so rezultati za prvo laktacijo primerljivi z rezultati za tri laktacije pri obeh metodah. To omogoča, da za rjavo in lisasto pasmo rezultate za prve tri laktacije obravnavamo kot reprezentativne za okoljsko občutljivost pasme.

V raziskavi smo ugotovili prisotnost genetske variabilnosti za okoljsko občutljivost pri lastnostih mlečnosti v majhnih in razdrobljenih slovenskih populacijah, kar bi morali upoštevati pri selekciji, še posebno, ko se odločamo o živalih za slabša okolja. Kot metodo za vrednotenje okoljske občutljivosti predlagamo metodo reakcijske norme, ki dopušča kvantitativno vrednotenje okolja. Treba bi bilo tudi preveriti, kako bi na rezultate vplivalo vključevanje vseh zbranih zapisov kontrol, saj pri rutinskem vrednotenju plemenskih vrednosti živali ne bi smele izpasti iz obdelave. V majhnih populacijah so pogosto potrebne omilitve kriterijev za vključitev opazovanj, sicer analize ni mogoče izvesti. Zlasti pri rutinskih obračunih ne bi smeli izločiti tako velikega deleža opazovanj.

6.2 SUMMARY

An organism's ability to adapt to environmental changes is known as its environmental sensitivity or phenotypic plasticity. This characteristic has a genetic background, and its genetic variability is statistically modeled as an interaction between the genotype and the environment (GxE). GxE presents as proportional scaling, re-ranking of animals, or a combination of the two based on performance variation over environmental changes. Consequently, information about the presence of GxE is crucial whenever selecting replacement offspring of the best ranking sires for a specific environment. GxE is commonly evaluated using data from relatives reared across different environments. In large populations with larger herds, environmental sensitivity is usually studied by using the first lactation data in a multi-trait analysis among discrete classes of environments or reaction norm models quantifying environments by independent variables. Genetic correlations for production traits among classes are used as an indicator of GxE, while genetic variances for level and slope, as well as covariances between level and slope, are the decision criteria in the second model. Slovenia is a small country with relatively diverse environmental conditions for dairy production, and its cattle populations are small

and fragmented. The aim of this study was to evaluate the GxE interaction for dairy traits in Slovenian cattle populations.

Environmental sensitivity was studied in milk, protein and fat yield. The first lactation data of Holstein, Brown and Simmental breeds were used from milk recording carried out in the period 2000 to 2009. In order to increase the amount of data, the time interval was extended to 20 years (1990-2009) and the second and third lactations were added. Deviations of herd-year average from the year or from the overall average over herds were treated as environmental variables. Environmental sensitivity of dairy traits was analyzed by two methods. In the multi-trait analysis herds were classified according to the environmental variable, and observations below the first (low environment, LE) and above the third quartile (high environment, HE) were analyzed. The reaction norm for additive genetic effects was modelled using random regression for observations on the whole environmental scale.

Whenever the environmental sensitivity is investigated in small populations, such as those in Slovenia, it is a major challenge to ensure sufficient data structure. The lower limits for the number of observations per sire and environments therefore have to be limited in order to ensure the accuracy of breeding values, especially when GxE is present. The minimum in our study was set to ten observations per sire in both LE and HE for the two-trait model, whereas at least 50 daughter records scattered over the whole environmental scale were required for the reaction norm model. Consequently, reduction of initial datasets was substantial, particularly with first lactation data and within dual-purpose populations of both Brown and Simmental breeds. The reduction was so severe that the data for smaller populations were possible to analyze only for three lactations.

The results of two-trait models were similar regarding the comparison value's year or overall average, whereas reaction norm models were more sensitive to the choice of comparison value mainly in smaller populations and first lactation data. The environmental variable with comparison value year average could be used in reaction norm analysis only for the Holstein breed in the shorter period (2000-2009). In other analytic scenarios the number of measurements was insufficient for the calculation of yearly averages, especially in the first half of the longer period, which reduced the applicability of this comparison value. The overall average is therefore a more reliable choice as a comparison value when assessing environment in GxE studies. It would be reasonable to examine the possibility of a different definition for the environmental variable as well, such as creating groups of small herds with a similar environment. This would require the assessment of environment within herds, which is not currently being regularly recorded.

The effects of calving age and the effect of successive lactation for three lactations were fitted as fixed in both multi-trait and reaction norm analyses. In the multi-trait analysis, calving year was also fitted as a fixed effect and common herd environment, permanent environment and additive genetic effect were fitted as random effects. In the reaction norm model, fixed linear regression on the herd environment was added and the effect of the environmental variable within sires and the permanent environment of the first three lactations were fitted as random effects. Heterogeneous variances were allowed for the permanent environment and the residual.

Estimates of genetic correlations between production traits in LE and HE are fundamental to the identification of environmental sensitivity for dairy traits using two-trait analyses. In our study the correlations ranged from 0.91 to 1.0 in the first lactation and from 0.76 to 1.0 in the first three lactations. The genetic correlations of production traits among LE and HE were highest for Holstein (0.94-1.0) and were lower for dual purpose breeds (Brown: 0.76-0.91; Simmental: 0.86-1.00). Correlations between LE and HE are in most cases close to the threshold (0.80) for environmental sensitivity. Mainly, a scaling effect is expected in the environments explored. Re-ranking of animals in different environments can also occur at higher genetic correlations in small populations, meaning that more re-ranking is anticipated in Brown and Simmental populations.

Heritability estimates are lower in LE than in HE. Genetic variance in the LE explains 8-17% of the phenotypic variance in the first and 5-13% in the three lactations combined. Contribution of the genetic variance is higher in the HE (19-30% in the first lactation; 14 - 26% in the three lactations combined). Among traits, the highest heritability estimates were obtained for milk yield (LE: 0.07-0.14; HE: 0.19-0.30). Across breeds, heritability estimates are highest for Holstein (LE: 0.07-0.17; HE: 0.19-0.30), then range from 0.07 to 0.12 in LE and from 0.17 to 0.20 in HE for Brown and are similar for Simmental (LE: 0.06-0.09; HE: 0.14-0.20). Higher estimates of heritability in HE are the result of better conditions that allow animals to maximally utilize their genetic potential. As production is mainly limited by barren conditions, common herd environment accounts for 10-28% of the phenotypic variance in LE, but only 7-16% in HE. Permanent environment accounts for a remarkable part of the total phenotypic variance for three lactations, between 0.15 and 0.27 in both LE and HE. Lack of information due to inadequate data structure may be another factor contributing to low heritability estimates for dual-purpose breeds in LE. There are many small herds which have only a few observations in some years, causing additional uncertainty in the assessment of environmental variables. Furthermore, Holstein populations are reared in more favorable conditions for dairy production and larger herds than Brown and Simmental populations.

Estimates of the reaction norm slope variance are in all cases greater than zero, ranging from $7 \cdot 10^{-4}$ to $43 \cdot 10^{-4}$, with the highest values in Holstein populations. These estimates point to the presence of GxE and genetic variability of the environmental sensitivity for dairy traits in the Slovenian cattle populations. Genetic correlations between the level and slope of the reaction norm exceed the value of 0.8 in most cases. At high genetic correlation (close to one), animals with high genetic merit respond better to the magnification of differences among animals caused by improved environment. Moreover, breeding values also confirm genetic variability of phenotypic plasticity. Up to 3% of bulls are designated as extremely plastic, 15% to 20% of bulls are plastic, and all other bulls are proclaimed to be robust. All extremely plastic and more than 50% of plastic bulls have a positive slope, expecting a better phenotype of daughters whenever offered a better environment. A change in residual and permanent environment variances is expected and is modeled by heterogeneous variances in seven clusters, based on the standard deviation of the environmental variable. Grouping the observations and treating variances as heterogeneous is especially suitable for small populations with small herds. For routine evaluation it would be reasonable to check the results with other width classes.

In the reaction norm model, the genetic variances and heritabilities change with the environmental variable. Both genetic variance and heritability increase from the low to the high environment at a faster rate than do environmental variances. Estimates of heritability range from 0.04 to 0.40 in Holstein, from 0.04 to 0.20 in Brown, and from 0.03 to 0.19 in Simmental populations, with standardized the environmental variable being -2 and +2 standard deviation (s.d.). In the low environment (-2 s.d.), the estimates are low for all traits (0.03-0.08). The highest heritabilities are obtained for milk yield, which increases in the high (+2 s.d.) environments to 0.40 in Holstein, 0.17 in Brown and 0.19 in Simmental populations. The estimates for protein yield also increase in HE, up to 0.28 in Holstein, 0.18 in Brown and 0.15 in Simmental. Heritability estimates for fat yield are similar as well, ranging to 0.24 for Holstein, 0.20 for Brown and 0.14 for Simmental. Heritabilities obtained are lower or similar in the average environments and higher in the rich environments, when compared to the values for five lactations used in routine evaluation for Holstein breed. The estimates for dual-purpose breeds are below the values used in routine evaluation.

Rank correlations between predicted breeding values in average and deviating environments were low when compared to the low environment and close to one in other combinations. Crossings of the reaction norms seen on graphs indicate that a re-ranking of sires is most frequent in the low environment (below -1 s.d.), although some re-ranking occurs also in average and high environments. Low rank correlations and crossing of the reaction norms in the low environment indicate that the genetic abilities suitable for this environment differ from those suitable for average or high environments. The high-production animals cannot exploit their genetic potential in the low environment. In such conditions, an increase in production cannot be achieved by investing in animals with high breeding values without simultaneously improving the environment.

In regard to dual-purpose breeds, it was not possible to estimate GxE interactions in the first lactation with either the two-trait or the reaction norms analysis. The number of observations was increased by adding data from the second and third lactations, and succeeding results demonstrated the presence of environmental sensitivity for dairy traits in Slovenian populations. Environmental sensitivity was observed in most analytical scenarios for the Holstein breed and results for the first lactation are comparable with the results for the first three lactations combined in both methods. This allows us to use the results from the first three lactations as representative values of environmental sensitivity for Brown and Simmental population.

To conclude, this study provides evidence for the presence of genetic variability of environmental sensitivity for dairy traits in small and fragmented Slovenian cattle populations. Phenotypic plasticity should be taken into account in breeding schemes, especially when animals for poorer environments are selected. Reaction norms analyses are proposed as methods of choice for genetic evaluation, since they permit a quantitative evaluation of the environment. It would be crucial to integrate all recorded records and evaluate the results, since animals should not be dropped out in the routine genetic evaluation. Whenever research is performed, it is often necessary to lower the criteria for data inclusion in small populations, thereby eliminating the exclusion of a large proportion of observations.

7 VIRI

- Banos G., Shook G.E. 1990. Genotype by environment interaction and genetic correlations among parities for somatic cell count and milk yield. *Journal of Dairy Science*, 73, 9: 2563–2573
- Beerda B., Ouweltjes W., Sebek L.B.J., Windig J.J., Veerkamp R.F. 2007. Effects of genotype by environment interactions on milk yield, energy balance, and protein balance. *Journal of Dairy Science*, 90, 1: 219–228
- Bell G. 1997. *The Basics of Selection*. Boston, MA, Springer US: 378 str.
- Berry D.P., Buckley F., Dillon P., Evans R.D., Rath M., Veerkamp R.F. 2003. Estimation of genotype×environment interactions, in a grass-based system, for milk yield, body condition score, and body weight using random regression models. *Livestock Production Science*, 83, 2–3: 191–203
- Boettcher P.J., Fatehi J., Schutz M.M. 2003. Genotype x environment interactions in conventional versus pasture-based dairies in Canada. *Journal of Dairy Science*, 86, 1: 383–404
- Bohlouli M., Shodja J., Alijani S., Pirany N. 2014. Interaction between genotype and geographical region for milk production traits of Iranian Holstein dairy cattle. *Livestock Science*, 169: 1–9
- Bohmanova J., Misztal I., Tsuruta S., Norman H.D., Lawlor T.J. 2008. Short communication: Genotype by environment interaction due to heat stress. *Journal of Dairy Science*, 91, 2: 840–846
- Boldman K.G., Freeman A.E. 1990. Adjustment for heterogeneity of variances by herd production level in dairy cow and sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, 73, 2: 503–512
- Bowman J.C. 1972. Genotype x environment interactions. *Genetics Selection Evolution*, 4, 1: 117–123
- Božič A., Jenko J., Sadar M., Jeretina J., Logar B., Perpar T., Podgoršek P., Žabjek A., Glad J., Ivanović B. 2009. *Rezultati kontrole mleka in mesa Slovenija 2008*. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije: 75 str.
- Bradshaw A.D. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics*, 13: 115–155
- Brotherstone S., Hill W.G. 1986. Heterogeneity of variance amongst herds for milk production. *Animal Production*, 42, 3: 297–303
- Bryant J.R., López - Villalobos N., Pryce J.E., Holmes C.W., Johnson D.L. 2006. Reaction norms used to quantify the responses of New Zealand dairy cattle of mixed breeds to nutritional environment. *New Zealand Journal of Agricultural Research*, 49, 4: 371–381
- Bryant J.R., Lopez-Villalobos N., Pryce J.E., Holmes C.W., Johnson D.L., Garrick D.J. 2007. Environmental sensitivity in New Zealand dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 90, 3: 1538–1547

- Bytyqi H., Odegard J., Mehmeti H., Vegara M., Klemetsdal G. 2007. Environmental sensitivity of milk production in extensive environments: A comparison of Simmental, Brown Swiss, and Tyrol Grey using random regression models. *Journal of Dairy Science*, 90, 8: 3883–3888
- Calus M.P.L., Bijma P., Veerkamp R.F. 2004. Effects of data structure on the estimation of covariance functions to describe genotype by environment interactions in a reaction norm model. *Genetics Selection Evolution*, 36, 5: 489–507
- Calus M.P.L., Groen A.F., De Jong G. 2002. Genotype x environment interaction for protein yield in Dutch dairy cattle as quantified by different models. *Journal of Dairy Science*, 85, 11: 3115–3123
- Calus M.P.L., Janss L.L.G., Veerkamp R.F. 2006. Genotype by environment interaction for somatic cell score across bulk milk somatic cell count and days in milk. *Journal of Dairy Science*, 89, 12: 4846–4857
- Calus M.P.L., Veerkamp R.F. 2003. Estimation of environmental sensitivity of genetic merit for milk production traits using a random regression model. *Journal of Dairy Science*, 86, 11: 3756–3764
- Cameron N.D. 1993. Methodologies for estimation of genotype with environment interaction. *Livestock Production Science*, 35: 237–249
- Canavesi F., Schaeffer L.R., Burnside E.B., Jansen G.B., Rozzi P. 1995. Sire-by-herd interaction effect when variances across herds are heterogeneous. II. Within-herd variance-component estimates. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 112, 1–6: 107–116
- Carabaño M.J., Logar B., Bormann J., Minet J., Vanrobays M.-L., Díaz C., Tychon B., Gengler N., Hammami H. 2016. Modeling heat stress under different environmental conditions. *Journal of Dairy Science*, 99, 5: 3798–3814
- Carabaño M.J., Wade K.M., Van Vleck L.D. 1990. Genotype by environment interactions for milk and fat production across regions of the United States. *Journal of Dairy Science*, 73, 1: 173–180
- Cardoso F.F., Alencar M.M., Tempelman R.J. 2010. Genotype by environment interaction and prediction of genetic merit. V: Proceedings of the 9th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Leipzig, Germany, 1.-6. avg. 2010. CD-ROM communication št. 9
- Cardoso L.L., Braccini Neto J., Cardoso F.F., Cobuci J.A., Biassus I. de O., Barcellos J.O.J. 2011. Hierarchical Bayesian models for genotype $\times$ environment estimates in post-weaning gain of Hereford bovine via reaction norms. *Revista Brasileira de Zootecnia*, 40: 294–300
- Cardoso F.F., Rosa G.J.M., Tempelman R.J. 2005. Multiple-breed genetic inference using heavy-tailed structural models for heterogeneous residual variances. *Journal of Animal Science*, 83, 8: 1766–1779
- Cardoso F.F., Tempelman R.J. 2012. Linear reaction norm models for genetic merit prediction of Angus cattle under genotype by environment interaction. *Journal of Animal Science*, 90, 7: 2130–2141

- Carlén E., Jansson K., Strandberg E. 2005. Genotype by environment interaction for udder health traits in Swedish Holstein cattle. V: Book of abstracts of the 56th Annual Meeting of the European Association for Animal Production, Uppsala, Sweden, 5.-8. jun. 2005. Session 18. 47, Paper CG2.12
- Castillo-Juarez H., Oltenacu P.A., Blake R.W., McCulloch C.E., Cienfuegos-Rivas E.G. 2000. Effect of herd environment on the genetic and phenotypic relationships among milk yield, conception rate, and somatic cell score in Holstein cattle. *Journal of Dairy Science*, 83, 4: 807–814
- Castillo-Juarez H., Oltenacu P.A., Cienfuegos-Rivas E.G. 2002. Genetic and phenotypic relationships among milk production and composition traits in primiparous Holstein cows in two different herd environments. *Livestock Production Science*, 78: 223–231
- Ceron-Munoz M.F., Tonhati H., Costa C.N., Rojas-Sarmiento D., Echeverri Echeverri D.M. 2004. Factors that cause genotype by environment interaction and use of a multiple-trait herd-cluster model for milk yield of Holstein Cattle from Brazil and Colombia. *Journal of Dairy Science*, 87, 8: 2687–2692
- Charagu P., Peterson R. 1998. Estimation of GxE effects for economic efficiency among daughters of Canadian and New Zealand sires in Canadian and New Zealand dairy herds. *Interbull Bulletin*, 17: 105–109
- Cienfuegos-Rivas E.G., Oltenacu P.A., Blake R.W., Schwager S.J., Castillo-Juarez H., Ruiz F.J. 1999. Interaction between milk yield of Holstein cows in Mexico and the United States. *Journal of Dairy Science*, 82, 10: 2218–2223
- Collier R.J., Dahl G.E., VanBaale M.J. 2006. Major advances associated with environmental effects on dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 89, 4: 1244–1253
- Cooper M., DeLacy I.H. 1994. Relationships among analytical methods used to study genotypic variation and genotype-by-environment interaction in plant breeding multi-environment experiments. *Theoretical and Applied Genetics*, 88, 5: 561–572
- Costa C.N. 1999. An investigation into heterogeneity of variance for milk and fat yields of Holstein cows in Brazilian herd environments. *Genetics and Molecular Biology*, 22, 3: 375–381
- Cromie A.R. 1999. Genotype by environment interaction for milk production traits in Holstein Friesian dairy cattle in Ireland. Ph.D. Thesis, Belfast, Ireland, Queens University Belfast: 165 str.
- Cromie A.R., Kelleher D.L., Gordon F.J., Rath M. 1998. Genotype by environment interaction for milk production traits in Holstein Friesian dairy cattle in Ireland. *Interbull Bulletin*, 17: 100–104
- Danell B. 1982. Interaction between genotype and environment in sire evaluation for milk production. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 32, 1: 33–46
- De Jong G. 1995. Phenotypic plasticity as a product of selection in a variable environment. *The American Naturalist*, 145, 4: 493–512
- De Jong G., Bijma P. 2002. Selection and phenotypic plasticity in evolutionary biology and animal breeding. *Livestock Production Science*, 78, 3: 195–214

- De Jong G., Gavrillets S. 2000. Maintenance of genetic variation in phenotypic plasticity: the role of environmental variation. *Genetical Research*, 76, 3: 295–304
- Dekleva M.W., Dechow C.D., Daubert J.M., Liu W.S., Varga G.A., Bauck S., Woodward B.W. 2012. Short communication: Interactions of milk, fat, and protein yield genotypes with herd feeding characteristics. *Journal of Dairy Science*, 95, 3: 1559–1564
- Dickerson G.E. 1962. Implications of genetic-environmental interaction in animal breeding. *Animal Science*, 4, 1: 47–63
- Dimov G., Albuquerque L.G., Keown J.F., Van Vleck L.D., Norman H.D. 1995. Variance of interaction effects of sire and herd for yield traits of Holsteins in California, New York, and Pennsylvania with an animal model. *Journal of Dairy Science*, 78, 4: 939–946
- Fahey A.G., Schutz M.M., Lofgren D.L., Schinckel A.P., Stewart T.S. 2007. Genotype by environment interaction for production traits while accounting for heteroscedasticity. *Journal of Dairy Science*, 90, 8: 3889–3899
- Falconer D.S. 1952. The problem of environment and selection. *American Naturalist*, 86, 830: 293–289
- Falconer D.S. 1989. *Introduction to quantitative genetics*. Harlow, Longmann: 438 str.
- Falconer D.S. 1990. Selection in different environments: effects on environmental sensitivity (reaction norm) and on mean performance. *Genetics Research*, 56, 1: 57–70
- Falconer D.S., Mackay T.F. 1996. *Introduction to quantitative genetics*. London, Longmann & Co: 464 str.
- Fatehi J., Stella A., Shannon J.J., Boettcher P.J. 2003. Genetic parameters for feet and leg traits evaluated in different environments. *Journal of Dairy Science*, 86, 2: 661–666
- Fernando R.L., Knights S.A., Gianola D. 1984. On a method of estimating the genetic correlation between characters measured in different experimental units. *Theoretical and Applied Genetics*, 67, 2–3: 175–178
- Fikse F., Rekaya R., Weigel K. 2003a. Genotype x environment interaction for milk production in Guernsey cattle. *Journal of Dairy Science*, 86, 5: 1821–1827
- Fikse W.F., Rekaya R., Weigel K.A. 2003b. Assessment of environmental descriptors for studying genotype by environment interaction. *Livestock Production Science*, 82, 2–3: 223–231
- Fowler S.H., Ensminger M.E. 1960. Interactions between genotype and plane of nutrition in selection for rate of gain in swine. *Journal of Animal Science*, 19, 2: 434–449
- Friggens, N.C., van der Waaij, E. H. 2009. *Modelling of resource allocation patterns*. V: *Resource allocation theory applied to farm animal production*. Oxfordshire, UK, CABI International: 302–320
- Fulkerson W.J., Davison T.M., Garcia S.C., Hough G., Goddard M.E., Dobos R., Blockey M. 2008. Holstein-Friesian dairy cows under a predominantly grazing system: Interaction between genotype and environment. *Journal of Dairy Science*, 91, 2: 826–839

- Gengler N., Wiggans G.R., Gillon A. 2005. Adjustment for heterogeneous covariance due to herd milk yield by transformation of test-day random regressions. *Journal of Dairy Science*, 88, 8: 2981–2990
- Goddard M.E., Wiggans G.R. 1999. Genetic improvement of dairy cattle. V: The genetics of cattle. Wallingford, UK, CAB International: 511–537
- Gomulkiewicz R., Kirkpatrick M. 1992. Quantitative genetics and the evolution of reaction norms. *Evolution*, 46, 2: 390–411
- Griffiths A.J.F., Miller J.H., Suzuki D.T., Lewontin R.C., Gelbart W.M. 2000. An Introduction to Genetic Analysis. 7th edition. New York, Hardcover: 860 str.
- Groeneveld E., Kovač M., Mielenz N. 2008. VCE-6 User's Guide and Reference Manual Version 6.0. Mariensee/Neustadt, Germany, Department of Animal Science; Urbana, University of Illinois: 125 str.
- Haile-Mariam M., Carrick M.J., Goddard M.E. 2008. Genotype by environment interaction for fertility, survival, and milk production traits in Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 91, 12: 4840–4853
- Hammami H., Rekik B., Bastin C., Soyeurt H., Bormann J., Stoll J., Gengler N. 2009a. Environmental sensitivity for milk yield in Luxembourg and Tunisian Holsteins by herd management level. *Journal of Dairy Science*, 92, 9: 4604–4612
- Hammami H., Rekik B., Gengler N. 2009b. Genotype by environment interaction in dairy cattle. *Biotechnologie, Agronomie, Société et Environnement*, 13, 1: 155–164
- Hammami H., Rekik B., Soyeurt H., Bastin C., Stoll J., Gengler N. 2008. genotype $\times$ environment interaction for milk yield in holsteins using Luxembourg and Tunisian populations. *Journal of Dairy Science*, 91, 9: 3661–3671
- Haskell M.J., Brotherstone S., Lawrence A.B., White I.M.S. 2007. Characterization of the dairy farm environment in Great Britain and the effect of the farm environment on cow life span. *Journal of Dairy Science*, 90, 11: 5316–5323
- Hayes B.J., Bowman P.J., Chamberlain A.J., Savin K., van Tassell C.P., Sonstegard T.S., Goddard M.E. 2009. A validated genome wide association study to breed cattle adapted to an environment altered by climate change. *PLoS ONE*, 4, 8: e6676, doi: 10.1371/journal.pone.0006676: 8 str.
- Hayes B.J., Carrick M., Bowman P., Goddard M.E. 2003. Genotype $\times$ environment interaction for milk production of daughters of australian dairy sires from test-day records. *Journal of Dairy Science*, 86, 11: 3736–3744
- Hill W.G. 1984. On selection among groups with heterogeneous variance. *Animal Science*, 39, 3: 473–477
- Huquet B., Leclerc H., Ducrocq V. 2012a. Characterization of French dairy farm environments from herd-test-day profiles. *Journal of Dairy Science*, 95, 7: 4085–4098
- Huquet B., Leclerc H., Ducrocq V. 2012b. Modelling and estimation of genotype by environment interactions for production traits in French dairy cattle. *Genetics Selection Evolution*, 44, 1: doi: 10.1186/1297-9686-44-35: 14 str.

- ICAR. 2009. International agreement of recording practices. Approved by the General assembly held in Niagara Falls, USA, on 18 June 2008. Rome, Italy, International Committee for Animal Recording: 487 str.
- Interbull. 2007. Description of national genetic evaluation system. http://www-interbull.slu.se/service_documentation/General/Code_of_practice (1. feb. 2007)
- James J.W. 2009. Genotype by environment interaction in farm animals. V: Adaptation and Fitness in Animal Populations. Dordrecht, Springer Netherlands: 151–167
- Jinks J.L., Connolly V. 1973. Selection for specific and general response to environmental differences. *Heredity*, 30: 33–40
- Kearney J.F., Schutz M.M., Boettcher P.J., Weigel K.A. 2004. Genotype x environment interaction for grazing versus confinement. I. Production traits. *Journal of Dairy Science*, 87, 2: 501–509
- Kingsolver J.G., Gomulkiewicz R., Carter P.A. 2001. Variation, selection and evolution of function-valued traits. *Genetica*, 112–113: 87–104
- Kirkpatrick M., Heckman N. 1989. A quantitative genetic model for growth, shape, reaction norms, and other infinite-dimensional characters. *Journal of Mathematical Biology*, 27, 4: 429–450
- Kirkpatrick M., Lofsvold D., Bulmer M. 1990. Analysis of the inheritance, selection and evolution of growth trajectories. *Genetics*, 124, 4: 979–993
- Knap P.W. 2009. Robustness. V: Resource allocation theory applied to farm animal production. Oxfordshire, UK, CABI International: 288–301
- Knap P., Su G. 2008. Genotype by environment interaction for litter size in pigs as quantified by reaction norms analysis. *Animal*, 2, 12: 1742–1747
- Kolmodin R. 2003. Reaction norms for the study of genotype by environment interaction in animal breeding. Uppsala, SLU, Department of Animal Breeding and Genetics: 35 str.
- Kolmodin R., Bijma P. 2004. Response to mass selection when the genotype by environment interaction is modelled as a linear reaction norm. *Genetics Selection Evolution*, 36, 435–454
- Kolmodin R., Strandberg E., Danell B., Jorjani H. 2004. Reaction norms for protein yield and days open in Swedish red and white dairy cattle in relation to various environmental variables. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 54, 3: 139–151
- Kolmodin R., Strandberg E., Jorjani H., Danell B. 2003. Selection in the presence of a genotype by environment interaction: response in environmental sensitivity. *Animal Science*, 76: 375–385
- Kolmodin R., Strandberg E., Madsen P., Jensen J., Jorjani H. 2002. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied using reaction norms. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 52, 1: 11–24
- König S., Diet G., Raeder I., Swalve H.H. 2005. Genetic relationships for dairy performance between large-scale and small-scale farm conditions. *Journal of Dairy Science*, 88, 11: 4087–4096

- Koots K.R., Gibson J.P. 1996. Realized sampling variances of estimates of genetic parameters and the difference between genetic and phenotypic correlations. *Genetics*, 143, 3: 1409–1416
- Košmelj B., Arh F., Doberšek Urbanc A., Ferligoj A., Omladič M. 1993. Statistični terminološki slovar. Ljubljana, Statistično društvo Slovenije in Društvo matematikov, fizikov in astronomov Slovenije: 100 str.
- Kovač M., Groeneveld E., García-Cortés L.A. 2002. VCE-5, a package for the estimation of dispersion parameters. V: *Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, Montpellier, France, 19.-23. avg. 2002. Session 28. CD-ROM communication št. 28–6
- van der Laak M., van Pelt M.L., de Jong G., Mulder H.A. 2016. Genotype by environment interaction for production, somatic cell score, workability, and conformation traits in Dutch Holstein-Friesian cows between farms with or without grazing. *Journal of Dairy Science*, 99, 6: 4496–4503
- Lillehammer M., Hayes B.J., Meuwissen T.H.E., Goddard M.E. 2009a. Gene by environment interactions for production traits in Australian dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 92, 8: 4008–4017
- Lillehammer M., Ødegård J., Meuwissen T.H. 2009b. Reducing the bias of estimates of genotype by environment interactions in random regression sire models. *Genetics, Selection, Evolution*, 41, 1: 30–30
- Lin C.Y., Togashi K. 2002. Genetic improvement in the presence of genotype by environment interaction. *Animal Science Journal*, 73, 1: 3–11
- Logar B., Podgoršek P., Jeretina J., Ivanović B., Perpar T. 2005. Online-available milk-recording data for efficient support of farm management. V: *Knowledge transfer in cattle husbandry*. Publication - European Association for Animal Production. Wageningen, Wageningen Academic Publishers: 227–230
- Lynch M., Walsh B. 1998. *Genetics and analysis of quantitative traits*. Sunderland, MA, US, Sinauer Associates, Inc. Publishers: 980 str.
- Lytton V.H., Legates J.E. 1966. Sire by region interaction for production traits in dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 49, 7: 874–878
- Marti C.F., Funk D.A. 1994. Relationship between production and days open at different levels of herd production. *Journal of Dairy Science*, 77, 6: 1682–1690
- Mattar M., Silva L.O.C., Alencar M.M., Cardoso F.F. 2011. Genotype $\times$ environment interaction for long-yearling weight in Canchim cattle quantified by reaction norm analysis. *Journal of Animal Science*, 89, 8: 2349–2355
- Meuwissen T.H.E., De Jong G., Engel B. 1996. Joint estimation of breeding values and heterogeneous variances of large data files. *Journal of Dairy Science*, 79, 2: 310–316
- Montaldo H.H., Pelcastre-Cruz A. 2012. Factors affecting genetic correlation estimates from dairy sires' genetic evaluations to assess genotype-environment interaction. *Animal Science Papers and Reports*, 30, 4: 309–315

- Mrode R.A., Swanson G.J.T. 1994. Animal model estimates of sire-herd interaction for production traits for the major dairy breeds in the United Kingdom. V: Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, vol. 17, Guelph, Ontario, Canada, 7.-12. avg. 1994. Guelph, University of Guelph, Department of Animal & Poultry Science: 19–22
- Mulder H.A. 2007. Methods to optimize livestock breeding programs with genotype by environment interaction and genetic heterogeneity of environmental variance. Ph.D. Thesis. Wageningen, Wageningen University: 208 str.
- Mulder H.A., Bijma P. 2005. Effects of genotype x environment interaction on genetic gain in breeding programs. *Journal of Animal Science*, 83, 1: 49–61
- Mulder H.A., Bijma P. 2006. Benefits of cooperation between breeding programs in the presence of genotype by environment interaction. *Journal of Dairy Science*, 89, 5: 1727–1739
- Mulder H.A., Bijma P., Hill W.G. 2007. Prediction of breeding values and selection responses with genetic heterogeneity of environmental variance. *Genetics*, 175, 4: 1895–1910
- Mulder H.A., Groen A.F., De Jong G., Bijma P. 2004. Genotype x environment interaction for yield and somatic cell score with automatic and conventional milking systems. *Journal of Dairy Science*, 87, 5: 1487–1495
- Mulder H.A., Rönnegård L., Fikse W.F., Veerkamp R.F., Strandberg E. 2013. Estimation of genetic variance for macro- and micro-environmental sensitivity using double hierarchical generalized linear models. *Genetics Selection Evolution*, 45, 1: doi:10.1186/1297-9686-45-23: 14 str.
- Mulder H.A., Veerkamp R.F., Ducro B.J., Arendonk J.A.M., Bijma P. 2006. Optimization of dairy cattle breeding programs for different environments with genotype by environment interaction. *Journal of Dairy Science*, 89, 5: 1740–1752
- Mwansa P., Peterson R. 1998. Estimates of GxE effects for longevity among daughters of Canadian and New Zealand sires in Canadian and New Zealand dairy herds. *Interbull Bulletin*, 17: 110–114
- Nauta W.J., Veerkamp R.F., Brascamp E.W., Bovenhuis H. 2006. Genotype by environment interaction for milk production traits between organic and conventional dairy cattle production in The Netherlands. *Journal of Dairy Science*, 89, 7: 2729–2737
- Nicholas F.W. 2009. Discussion. V: Adaptation and fitness in animal populations: evolutionary and breeding perspectives on genetic resource management. London, Springer: 233–236
- Norberg E., Madsen P., Su G., Pryce J.E., Jensen J., Kargo M. 2014. Heterosis by environment and genotype by environment interactions for protein yield in Danish Jerseys. *Journal of Dairy Science*, 97, 7: 4557–4561
- Norman H.D., VanRaden P.M., Powell R.L., Wright J.R., VerBoort W.R. 2005. Effectiveness of national and regional sire evaluations in predicting future-daughter milk yield. *Journal of Dairy Science*, 88, 2: 812–826

- Ojango J.M.K., Pollott G.E. 2002. The relationship between Holstein bull breeding values for milk yield derived in both the UK and Kenya. *Livestock Production Science*, 74, 1: 1–12
- O'Neill C.J., Johnson D.L., Kadarmideen H.N. 2010. Evolutionary process of *Bos taurus* cattle in favourable versus unfavourable environments and its implications for genetic selection. *Evolutionary Applications*, 3, 5–6: 422–433
- Petersson K.J., Kolmodin R., Strandberg E. 2005. Genotype by environment interaction for length of productive life in Swedish Red and White dairy cattle. *Acta Agriculturae Scandinavica*, 55, 1: 9–15
- Pigliucci M. 2005. Evolution of phenotypic plasticity: where are we going now? *Trends in Ecology & Evolution*, 20, 9: 481–486
- Pollott G.E., Greeff J.C. 2004. Genotype x environment interactions and genetic parameters for fecal egg count and production traits of Merino sheep. *Journal of Animal Science*, 82, 10: 2840–2851
- Powell R.L., Norman H.D. 2000. Impact of genetic correlations on accuracy of predicting future evaluations. *Journal of Dairy Science*, 83, 7: 1553–1572
- Raffrenato E., Blake R.W., Oltenacu P.A., Carvalheira J. 2002. Heterogeneous genetic variances of dairy cow performance in Sicilian environments. V: Proceedings of the 7th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Montpellier, France, 19.-23. avg. 2002. Session 18. CD-ROM communication št. 18–3
- Raffrenato E., Blake R.W., Oltenacu P.A., Carvalheira J., Licitra G. 2003. Genotype by environment interaction for yield and somatic cell score with alternative environmental definitions. *Journal of Dairy Science*, 86, 7: 2470–2479
- Ribeiro S., Eler J.P., Pedrosa V.B., Rosa G.J.M., Ferraz J.B.S., Balieiro J.C.C. 2015. Genotype×environment interaction for weaning weight in Nellore cattle using reaction norm analysis. *Livestock Science*, 176: 40–46
- Robertson A. 1959. The sampling variance of the genetic correlation coefficient. *Biometrics*, 15: 469–485
- Ron M., Hillel J. 1983. Genotype x environment interaction in dairy cattle and its role in breeding programmes. *TAG Theoretical and Applied Genetics*, 66, 2: 93–99
- Ruiz-Sanchez R., Blake R.W., Castro-Gamez H.M.A., Sanchez F., Montaldo H.H., Castillo-Juarez H. 2007. Short communication: Changes in the association between milk yield and age at first calving in holstein cows with herd environment level for milk yield. *Journal of Dairy Science*, 90, 10: 4830–4834
- Sadar M., Jenko J., Jeretina J., Logar B., Perpar T., Podgoršek P. 2014. Rezultati kontrole mleka in mesa Slovenija 2013. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije: 89 str.
- Sadar M., Jeretina J., Logar B., Perpar T., Podgoršek P., Žabjek A., Ivanović B. 2008. Rezultati kontrole mleka in mesa Slovenija 2007. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije: 66 str.
- Sadar M., Podgoršek P., Perpar T., Logar B., Jeretina J., Jenko J., Opara A., Žabjek A. 2012. Rezultati kontrole mleka in mesa Slovenija 2011. Ljubljana, Kmetijski inštitut Slovenije: 80 str.

- Sae-Lim P., Kause A., Mulder H.A., Martin K.E., Barfoot A.J., Parsons J.E., Davidson J., Rexroad C.E., Arendonk J.A.M. van, Komen H. 2013. Genotype-by-environment interaction of growth traits in rainbow trout (*Oncorhynchus mykiss*): A continental scale study. *Journal of Animal Science*, 91, 12: 5572–5581
- Santana M.L., Eler J.P., Bignardi A.B., Ferraz J.B.S. 2014. Genotype by production environment interaction for birth and weaning weights in a population of composite beef cattle. *Animal: An International Journal of Animal Bioscience*, 8, 3: 379–387
- Santana M.L., Eler J.P., Cardoso F.F., Albuquerque L.G., Ferraz J.B.S. 2013. Phenotypic plasticity of composite beef cattle performance using reaction norms model with unknown covariate. *Animal*, 7, 2: 202–210
- SAS Institute Inc. 2011. The SAS System for Windows, Release 9.3. SAS Institute Inc., Cary, NC, USA.
- Savietto D., Friggens N.C., Pascual J.J. 2015. Reproductive robustness differs between generalist and specialist maternal rabbit lines: the role of acquisition and allocation of resources. *Genetics Selection Evolution*, 47, 2: doi: 10.1186/s12711-014-0073-5: 11 str.
- Schaeffer L.R. 1994. Multiple-country comparison of dairy sires. *Journal of Dairy Science*, 77, 9: 2671–2678
- Schaeffer L.R., Dekkers J.C.M. 1994. Random regressions in animal models for test-day production in dairy cattle. V: *Proceedings of the 5th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, vol. 18, Guelph, Ontario, Canada, 7.-12. avg. 1994. Guelph, University of Guelph, Department of Animal & Poultry Science: 443–446
- Schaeffer L.R., Reents R., Jamrozik J. 1996. Factors influencing international comparisons of dairy sires. *Journal of Dairy Science*, 79, 6: 1108–1116
- Scheiner S.M. 1993. Genetics and evolution of phenotypic plasticity. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 24, 1: 35–68
- Shariati M.M., Su G., Madsen P., Sorensen D. 2007. Analysis of milk production traits in early lactation using a reaction norm model with unknown covariates. *Journal of Dairy Science*, 90, 12: 5759–5766
- Smith E.N., Kruglyak L. 2008. Gene–environment interaction in yeast gene expression. *PLoS Biology*, 6, 4: 810–824
- Stanton T.L., Blake R.W., Quaas R.L., Van Vleck L.D., Carabaño M.J. 1991. Genotype by environment interaction for Holstein milk yield in Colombia, Mexico, and Puerto Rico. *Journal of Dairy Science*, 74, 5: 1700–1714
- Stearns S.C. 1989. The Evolutionary Significance of Phenotypic Plasticity. *BioScience*, 39, 7: 436–445
- Stojić P., Vidic-Djedović R., Bogdanović V., Nikolić R. 1998. Effects of herd's level of production on heritability of yield traits in crossbreed black and white first-calving cows. V: *Proceedings of the 6th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production*, vol. 23, Armidale, NSW, Australia, 11.-16. jan. 1998. Armidale, Australia, University of New England: 331–334

- Strandberg E. 2006. Analysis of genotype by environment interaction using random regression models. V: Proceedings of the 8th World Congress on Genetics Applied to Livestock Production, Belo Horizonte, MG, Brasil, 13.-18. avg. 2006. Santa Maria, Brasil, Brazilian Society of Animal Breeding: CD-ROM Communication št. 25–5
- Strandberg E., Brotherstone S., Wall E., Coffey M.P. 2009. Genotype by environment interaction for first-lactation female fertility traits in UK dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 92, 7: 3437–3446
- Strandberg E., Kolmodin R., Madsen P., Jensen J., Jorjani H. 2000. Genotype by environment interaction in Nordic dairy cattle studied by use of reaction norms. *Interbull Bulletin*, 25: 41–45
- Streit M., Reinhardt F., Thaller G., Bennewitz J. 2012. Reaction norms and genotype-by-environment interaction in the German Holstein dairy cattle. *Journal of Animal Breeding and Genetics*, 129, 5: 380–389
- Streit M., Wellmann R., Reinhardt F., Thaller G., Piepho H.-P., Bennewitz J. 2013. Using genome-wide association analysis to characterize environmental sensitivity of milk traits in dairy cattle. *G3: Genes|Genomes|Genetics*, 3, 7: 1085–1093
- Su G., Madsen P., Lund M.S. 2009. Reaction norm model with unknown environmental covariate to analyze heterosis by environment interaction. *Journal of Dairy Science*, 92, 5: 2204–2213
- Su G., Madsen P., Lund M.S., Sorensen D., Korsgaard I.R., Jensen J. 2006. Bayesian analysis of the linear reaction norm model with unknown covariates. *Journal of Animal Science*, 84, 7: 1651–1657
- Štepec M., Krsnik J., Potočnik K. 2001a. Objave. HOL. Podatkovno skladišče GOVEDO. Biotehniška fakulteta, Oddelek za zootehniko. <https://rodica.bf.uni-lj.si/app/f?p=111:1> (3. maj 2016)
- Štepec M., Krsnik J., Potočnik K. 2001b. Objave. BSW. Podatkovno skladišče GOVEDO. Biotehniška fakulteta, Oddelek za zootehniko. <https://rodica.bf.uni-lj.si/app/f?p=111:1> (3. maj 2016)
- Štepec M., Krsnik J., Potočnik K. 2001c. Objave. SIM. Podatkovno skladišče GOVEDO. Biotehniška fakulteta, Oddelek za zootehniko. <https://rodica.bf.uni-lj.si/app/f?p=111:1> (3. maj 2016)
- Togashi K., Lin C.Y., Moribe K. 2001. Construction of optimum index to maximize overall response across countries in the presence of genotype x environment interaction. *Journal of Dairy Science*, 84, 8: 1872–1883
- Togashi K., Lin C.Y., Yoshizawa T., Okamura Y., Moribe K., Nishiura A., Yamamoto N. 2002. Partition of sire effects for international sire evaluation in the presence of genotype×environment interaction. *Livestock Production Science*, 73, 2–3: 225–235
- Togashi K., Moribe K., Iwama S., Matsumoto S., Yamaguchi S., Adachi K., Takahashi T., Saito S., Nobukuni T., Yamazaki T., Ikeda T. 2016. Genotype-by-environment interaction on genetic relationships between lactation persistency and conception measures in Japanese Holstein cows. *Livestock Science*, 183, 40–47

- Togashi K., Yoshizawa T., Moribe K., Lin C.Y., Okamura Y., Sasaki O., Yamamoto Y. 1999. Correlation of international sire evaluations and transmitting abilities based on interaction effects between two countries. *Journal of Dairy Science*, 82, 9: 2030–2038
- Tsuruta S., Lourenco D.A.L., Misztal I., Lawlor T.J. 2015. Genotype by environment interactions on culling rates and 305-day milk yield of Holstein cows in 3 US regions. *Journal of Dairy Science*, 98, 8: 5796–5805
- Uredba o uvedbi kvot za mleko in mlečne proizvode za kvotno leto 2004/2005. 2004. Ur. l. RS, št. 22/04,
- Valen L.V. 1965. Morphological variation and width of ecological niche. *The American Naturalist*, 99, 908: 377–390
- 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. *Journal of Dairy Science*, 81, 12: 3300–3308
- Van Tassell C.P., Berger P.J. 1994. Consideration of sire relationships for estimation of variance components with interaction of herd and sire. *Journal of Dairy Science*, 77, 1: 313–324
- Van Tienderen P.H., Koelewijn H.P. 1994. Selection on reaction norms, genetic correlations and constraints. *Genetics Research*, 64, 2: 115–125
- Van Vleck L.D. 1963. Genotype and environment in sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, 46, 9: 983–987
- Veerkamp R.F., Goddard M.E. 1998. Covariance functions across herd production levels for test day records on milk, fat, and protein yields. *Journal of Dairy Science*, 81, 6: 1690–1701
- Veerkamp R.F., Simm G., Oldham J.D. 1994. Effects of interaction between genotype and feeding system on milk production, feed intake, efficiency and body tissue mobilization in dairy cows. *Livestock Production Science*, 39: 229–241
- Via S., Gomulkiewicz R., De Jong G., Scheiner M.S., Schlichting C.D., Van Tienderen P.H. 1995. Adaptive phenotypic plasticity: Consensus and controversy. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 5: 212–217
- Via S., Lande R. 1985. Genotype-environment interaction and the evolution of phenotypic plasticity. *Evolution*, 39, 3: 505–522
- van der Waaij E.H. 2004. A resource allocation model describing consequences of artificial selection under metabolic stress. *Journal of Animal Science*, 82, 4: 973–981
- Weigel K.A., Rekaya R. 1999. Clustering herds across country border for international genetic evaluation. *Interbull Bulletin*, 22: 31–37
- Weigel K.A., Rekaya R. 2000. A multiple-trait herd cluster model for international dairy sire evaluation. *Journal of Dairy Science*, 83, 4: 815–821
- West-Eberhard M.J. 2003. Developmental plasticity and evolution. USA, New York, Oxford University Press: 820 str.

- Windig J.J., Calus M.P.L., Beerda B., Veerkamp R.F. 2006. Genetic correlations between milk production and health and fertility depending on herd environment. *Journal of Dairy Science*, 89, 5: 1765–1775
- Windig J.J., Mulder H.A., Bohthe-Wilhelmus D.I., Veerkamp R.F. 2011. Simultaneous estimation of genotype by environment interaction accounting for discrete and continuous environmental descriptors in Irish dairy cattle. *Journal of Dairy Science*, 94, 6: 3137–3147
- Woltereck R. 1909. Weitere experimentelle Untersuchungen über Artveränderung, speziell über das Wesen quantitativer Artunterschiede bei Daphnien. *Verhandlungen der Deutschen Zoologischen Gesellschaft*, 19: 110–172
- Zwald N.R., Weigel K.A., Fikse W.F., Rekaya R. 2003a. Application of a multiple-trait herd cluster model for genetic evaluation of dairy sires from seventeen countries. *Journal of Dairy Science*, 86, 1: 376–382
- Zwald N.R., Weigel K.A., Fikse W.F., Rekaya R. 2003b. Identification of factors that cause genotype by environment interaction between herds of Holstein cattle in seventeen countries. *Journal of Dairy Science*, 86, 3: 1009–1018
- Zwald N.R., Weigel K.A., Lawlor T.J. 2005. Genetic parameters for conformation traits in herds that differ in mean final score and completeness of pedigree and performance data. *Journal of Dairy Science*, 88, 1: 386–391

ZAHVALA

Pot do cilja lažje premagaš, če na poti nisi sam.

Na poti do zaključka doktorskega študija so me še posebej spremljali:

mentorica prof. dr. Milena Kovač in somentorica doc. dr. Špela Malovrh,

člani komisije za oceno in zagovor prof. dr. Jurij Pohar, prof. dr. Miroslav Kapš
in prof. dr. Jože Verbič,

sodelavke in sodelavci na Kmetijskem inštitutu Slovenije,

prijatelji in kolegi Boris, Janez, Nataša, Andreja, Anja in Jana ter
družina.

Vsem izrekam iskreno zahvalo za trud, nasvete, predloge, pomoč, spodbude, razumevanje
in potrpežljivost.

Prisrčna hvala tudi mnogim drugim, ki so mi pomagali na tej poti.

Betka

PRILOGE

Priloga A: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri črno-beli pasmi
z razlikami med leti 2009 in 1990 ('09-'90) ter 2009 in 2000 ('09-'00)

Leto	Mleko (kg)			Beljakovine (kg)			Maščoba (kg)		
	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje
	1. laktacija								
1990	4690	5902	5361	143,4	187,8	166,0	181,1	222,8	202,9
1991	4854	5887	5337	143,8	175,8	161,2	178,9	222,7	201,1
1992	4942	6057	5491	150,6	188,2	169,5	186,7	236,9	213,8
1993	5026	6273	5677	156,5	198,2	177,5	202,8	250,4	226,8
1994	5113	6272	5735	161,4	200,0	180,9	207,6	260,6	234,0
1995	5374	6586	6001	169,4	208,4	188,4	221,5	272,0	247,5
1996	5163	6377	5834	164,4	208,6	186,6	213,8	264,8	240,5
1997	5462	6581	6051	173,3	213,3	194,7	223,2	268,8	248,3
1998	5649	6920	6323	182,1	227,6	204,4	228,6	283,7	255,6
1999	5699	6977	6331	184,1	233,1	208,2	230,3	286,4	259,8
2000	5805	7129	6488	187,7	239,9	213,9	234,6	291,5	265,3
2001	5863	7056	6489	188,1	235,5	213,2	241,7	293,2	268,7
2002	5903	7002	6478	188,6	230,0	210,9	238,8	290,2	265,7
2003	6034	7203	6671	196,4	236,8	217,8	247,1	298,6	274,7
2004	5816	7009	6432	184,0	227,1	206,1	233,5	283,7	259,2
2005	5941	7197	6572	186,6	233,4	210,4	235,9	285,6	261,0
2006	6213	7501	6863	197,1	244,0	219,9	242,1	297,2	270,8
2007	6111	7411	6780	196,1	240,9	218,4	244,3	298,2	272,7
2008	5974	7358	6692	193,5	240,8	217,9	235,6	290,7	264,3
2009	6038	7388	6694	192,8	242,8	218,3	232,4	290,7	262,9
'09-'90	1348	1486	1333	49,4	55,0	52,3	51,3	68,0	60,0
'09-'00	233	259	206	5,1	2,9	4,4	-2,2	-0,8	-2,4
	1., 2., 3. laktacija								
1990	4729	6127	5508	147,1	194,9	171,4	180,9	231,6	209,5
1991	4840	6210	5544	145,7	189,6	167,4	187,0	235,5	211,1
1992	4966	6318	5633	150,5	197,3	173,4	192,0	245,1	218,7
1993	5035	6449	5747	155,7	201,5	179,3	198,7	253,9	227,1
1994	5240	6680	5976	164,4	209,9	188,8	212,3	269,9	242,8
1995	5428	6841	6091	168,5	217,6	192,5	225,6	282,9	253,0
1996	5353	6701	6054	168,8	218,7	194,5	221,7	279,6	251,3
1997	5474	6844	6172	175,4	223,9	199,7	227,2	283,0	256,2
1998	5819	7180	6483	188,1	235,3	211,1	237,4	293,6	266,3
1999	5883	7315	6597	189,8	242,4	216,0	239,1	300,0	270,8
2000	5977	7494	6749	193,9	247,3	221,1	246,8	308,6	278,4
2001	6009	7388	6728	193,6	245,8	220,8	247,9	310,3	280,4
2002	6042	7395	6715	196,1	244,5	220,0	245,2	306,2	276,9
2003	6121	7529	6846	198,0	248,6	224,2	253,3	310,7	284,5
2004	5899	7271	6631	186,6	236,5	212,7	239,6	298,8	270,6
2005	6001	7441	6742	190,2	240,9	216,0	241,0	299,9	271,5
2006	6275	7739	7033	198,5	249,3	224,9	247,6	309,0	279,4
2007	6260	7790	7056	199,0	253,7	226,2	246,5	308,7	280,6
2008	6251	7777	7001	200,3	255,6	227,8	242,8	304,9	275,0
2009	6156	7808	6996	198,0	256,1	227,8	239,7	306,4	273,7
'09-'90	1426	1681	1487	50,9	61,2	56,4	58,8	74,8	64,2
'09-'00	179	314	247	4,1	8,8	6,7	-7,1	-2,2	-4,7

Priloga B: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri rjavi pasmi
z razlikami med leti 2009 in 1990 ('09-'90) ter 2009 in 2000 ('09-'00)

Leto	Mleko (kg)			Beljakovine (kg)			Maščoba (kg)		
	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje
1. laktacija									
1990	3996	5161	4634	119,6	158,5	146,6	154,9	199,0	179,3
1991	3659	4663	4158	114,1	144,8	128,8	139,7	177,8	158,1
1992	3454	4453	4112	103,8	141,0	128,7	137,8	177,5	159,6
1993	3690	4960	4234	116,0	159,1	135,7	143,2	193,6	167,9
1994	3816	4835	4409	123,3	159,8	143,2	159,7	205,5	183,2
1995	4008	5042	4548	127,6	165,6	148,0	162,7	215,3	187,7
1996	3927	5011	4498	125,3	170,8	148,6	159,9	216,9	187,6
1997	4008	5190	4564	128,5	175,1	151,8	162,5	219,7	192,3
1998	4393	5409	4891	143,5	183,9	165,1	181,1	229,7	206,0
1999	4440	5601	4993	144,1	196,9	170,5	177,9	237,7	209,6
2000	4528	5585	5060	153,0	197,1	174,2	187,5	238,6	214,3
2001	4339	5560	4973	147,3	195,2	170,7	181,8	241,2	212,6
2002	4527	5620	5078	151,5	195,8	173,6	187,0	240,7	215,3
2003	4653	5837	5248	154,6	204,7	179,7	194,9	245,1	220,0
2004	4571	5668	5143	150,1	195,1	173,2	190,9	236,5	213,6
2005	4748	5950	5315	158,8	204,8	180,2	196,2	243,2	219,0
2006	4850	5992	5470	160,7	207,2	184,7	199,1	250,1	225,2
2007	4862	6068	5440	158,3	208,6	183,2	198,6	244,3	223,1
2008	4749	5922	5335	159,9	205,8	182,3	193,1	243,0	217,1
2009	4783	5869	5366	159,4	203,7	182,8	192,5	243,2	218,1
'09-'90	787	708	732	39,9	45,2	36,3	37,6	44,1	38,8
'09-'00	255	284	306	6,4	6,6	8,6	5,0	4,6	3,8
1., 2., 3. laktacija									
1990	3772	4999	4377	118,8	155,5	137,9	142,1	192,7	168,2
1991	3690	4801	4286	111,4	151,6	131,9	138,9	185,4	165,0
1992	3666	4795	4270	113,3	151,3	134,2	142,5	193,7	168,1
1993	3835	4907	4372	119,9	159,6	139,8	148,8	197,1	174,2
1994	3941	5090	4534	125,5	169,0	146,5	159,1	206,9	183,8
1995	4064	5183	4650	129,1	169,0	150,2	163,4	216,5	191,6
1996	4015	5104	4624	128,3	171,6	151,9	162,8	215,2	190,8
1997	4035	5342	4720	129,6	179,9	156,0	167,4	226,3	198,6
1998	4357	5560	4996	142,0	188,1	167,8	178,0	236,1	209,7
1999	4470	5637	5063	146,4	194,8	171,1	180,7	238,9	212,2
2000	4604	5775	5234	152,2	199,5	177,8	189,7	243,5	220,7
2001	4609	5847	5226	152,5	200,8	177,6	191,4	249,9	222,3
2002	4628	5825	5261	153,4	203,4	179,1	189,8	246,6	220,8
2003	4710	5964	5344	156,5	207,7	182,1	195,8	253,0	225,3
2004	4596	5843	5245	150,1	198,6	176,0	188,7	244,4	218,3
2005	4748	5985	5408	156,1	202,2	181,0	196,5	249,7	224,1
2006	4950	6186	5593	160,5	209,4	187,1	204,7	255,6	230,5
2007	4951	6226	5579	161,8	212,7	187,1	203,4	256,9	230,3
2008	4847	6122	5498	161,4	212,1	187,0	194,7	251,6	225,2
2009	4931	6157	5583	162,4	213,5	189,3	196,2	254,7	226,8
'09-'90	1159	1158	1206	43,6	58,0	51,4	54,1	62,0	58,6
'09-'00	327	382	349	10,2	14,0	11,5	6,5	11,2	6,1

Priloga C: Točke razreza in povprečja za okoljsko spremenljivko po letih pri lisasti pasmi
z razlikami med leti 2009 in 1990 ('09-'90) ter 2009 in 2000 ('09-'00)

Leto	Mleko (kg)			Beljakovine (kg)			Maščoba (kg)		
	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje	Slabo	Dobro	Povprečje
1. laktacija									
1990	3277	4063	3706	104,2	132,7	119,6	122,2	165,3	143,5
1991	3209	4105	3679	99,9	127,1	115,9	121,8	160,1	143,8
1992	2975	3946	3474	96,2	132,7	113,5	111,9	155,7	135,1
1993	3048	4013	3579	99,2	131,9	116,8	119,8	164,2	143,6
1994	3317	4338	3891	107,1	141,7	126,9	131,3	172,9	156,5
1995	3313	4244	3817	105,0	141,5	123,4	135,3	180,5	157,5
1996	3348	4338	3878	110,6	144,7	128,0	138,2	182,2	161,0
1997	3599	4642	4155	118,0	156,4	139,4	147,7	196,0	174,7
1998	3844	4773	4326	129,3	164,1	146,9	165,1	202,7	184,4
1999	3636	4739	4272	120,6	163,0	145,9	156,0	205,0	182,6
2000	4005	4977	4506	137,5	172,8	155,0	169,6	213,5	194,8
2001	4222	5134	4667	140,5	178,6	160,2	179,5	223,1	201,9
2002	4070	5171	4660	137,6	178,2	159,0	172,8	223,2	200,5
2003	4172	5279	4746	141,1	182,8	162,8	178,0	225,5	202,7
2004	4076	5103	4600	132,3	174,2	154,9	173,5	217,5	195,8
2005	4109	5183	4705	136,0	175,4	156,3	173,7	219,3	197,5
2006	4450	5565	5024	143,5	189,2	166,6	178,5	234,1	207,9
2007	4416	5529	4982	144,6	186,1	165,9	181,3	227,8	206,3
2008	4252	5415	4879	141,4	188,0	166,4	173,8	227,2	201,3
2009	4351	5518	5030	144,5	188,3	169,7	177,2	224,5	202,3
'09-'90	1075	1454	1324	40,3	55,6	50,1	55,0	59,2	58,7
'09-'00	346	541	524	7,0	15,5	14,7	7,6	11,0	7,5
1., 2., 3. laktacija									
1990	3199	4212	3775	102,0	138,7	122,2	122,7	166,3	146,5
1991	3320	4243	3822	102,0	136,2	121,2	126,0	166,0	148,6
1992	3119	4162	3688	99,4	135,1	118,9	119,2	165,0	144,1
1993	3290	4365	3885	107,1	144,0	127,3	129,0	176,5	154,6
1994	3431	4525	4013	109,5	149,0	131,0	134,9	181,0	159,8
1995	3471	4577	4076	111,6	152,0	133,0	141,5	190,5	167,1
1996	3450	4613	4046	112,1	153,5	133,6	140,3	191,5	167,6
1997	3670	4744	4254	121,3	159,7	142,0	154,2	201,9	179,0
1998	3881	5003	4486	130,3	171,6	151,8	166,8	216,3	192,1
1999	3906	4991	4490	130,4	171,8	152,6	164,9	213,4	191,2
2000	4117	5219	4688	138,6	180,5	160,3	173,5	225,3	201,5
2001	4167	5277	4723	140,3	182,0	161,8	179,5	229,8	205,2
2002	4220	5402	4845	142,0	187,5	165,6	180,2	233,1	208,1
2003	4331	5466	4922	146,3	189,1	168,6	185,7	238,7	213,4
2004	4291	5402	4863	141,5	183,8	163,7	181,3	231,6	207,2
2005	4286	5446	4912	140,0	183,2	163,3	182,2	230,8	207,4
2006	4499	5725	5133	145,2	191,8	169,7	187,2	237,9	213,6
2007	4522	5705	5144	147,9	193,4	171,5	188,0	239,3	213,8
2008	4374	5642	5059	145,3	193,8	171,4	179,4	233,3	208,5
2009	4491	5757	5147	147,8	196,8	173,7	182,0	234,0	209,0
'09-'90	1292	1546	1372	45,8	58,1	51,5	59,3	67,7	62,5
'09-'00	374	538	459	9,2	16,3	13,4	8,5	8,7	7,5

Priloga D: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri črno-beli pasmi za prvo laktacijo
pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko				Beljakovine				Maščoba			
Okolje	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d
Leto	SP											
1990	155	5			101				221	3		
1991	142				126				229	5		
1992	206	7			236	3			292	11		
1993	393	17			362	11			403	31		
1994	490	39			469	54			571	82		
1995	469	121			461	78			484	138		
1996	728	99			703	106			727	124		
1997	633	145			529	134			648	145		
1998	458	354			449	359			605	368		
1999	434	396			376	461			501	395		
2000	385	746	535	547	341	903	424	743	428	772	513	641
2001	484	737	668	617	419	849	620	722	462	890	550	808
2002	526	802	798	704	500	774	724	748	585	913	745	804
2003	502	1085	624	909	455	1143	566	940	419	1256	635	1156
2004	737	1121	971	975	740	1118	965	933	752	1076	914	878
2005	574	1360	790	1141	681	1272	937	1053	708	1197	945	1082
2006	379	1795	617	1770	486	1787	692	1604	607	1726	802	1523
2007	465	1633	647	1563	465	1668	702	1435	489	1757	686	1531
2008	549	1652	911	1469	570	1748	800	1590	727	1476	1022	1284
2009	618	1558	739	1385	534	1619	773	1397	820	1227	1066	1112
Skupaj	9327	13672	7300	11080	9003	14087	7203	11165	10678	13592	7878	10819
Leto	LP											
1990	61	156			54	91			80	136		
1991	109	139			98	121			132	143		
1992	145	180			114	141			184	198		
1993	195	203			193	159			263	217		
1994	225	334			223	339			247	280		
1995	262	340			284	352			379	268		
1996	258	334			251	320			449	323		
1997	367	420			359	407			498	324		
1998	357	448			352	491			560	469		
1999	383	451			389	452			486	410		
2000	410	737	390	691	414	715	397	673	490	686	470	655
2001	555	796	549	773	544	806	535	787	643	775	638	756
2002	659	931	650	917	694	954	681	940	755	906	745	893
2003	720	996	705	974	713	1029	701	1013	825	979	813	962
2004	804	1296	786	1271	801	1318	784	1313	827	1256	807	1245
2005	762	1272	759	1266	760	1260	758	1255	843	1253	842	1249
2006	885	1372	885	1372	877	1347	877	1347	875	1314	875	1314
2007	816	1283	812	1282	826	1269	822	1268	844	1296	840	1295
2008	919	1311	919	1309	900	1387	900	1385	933	1365	933	1363
2009	879	1151	876	1150	888	1201	884	1200	855	1136	852	1135
Skupaj	9771	14150	7331	11005	9734	14159	7339	11181	11168	13734	7815	10867

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga E: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri črno-beli pasmi za tri laktacije pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko			Beljakovine				Maščoba				
Leto	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d
SP												
1990	496	34			500	30			913	36		
1991	985	75			1144	22			1324	38		
1992	1071	75			1081	73			1299	55		
1993	1241	153			1191	74			1571	129		
1994	1102	311			1095	264			1255	348		
1995	1049	282			1111	254			1043	549		
1996	1283	387			1280	419			1375	533		
1997	1273	590			1245	676			1027	795		
1998	945	1344			833	1492			978	1206		
1999	1018	2063			920	2182			987	1662		
2000	895	3087	1254	2083	817	3260	1132	2429	841	2978	1016	2207
2001	973	2759	1307	2267	811	3190	1217	2380	844	3125	1176	2653
2002	1035	2765	1504	2293	937	3193	1356	2626	1186	3093	1554	2601
2003	1078	3663	1480	2985	959	3825	1364	3175	862	3743	1202	3196
2004	1543	3409	2292	2936	1740	3416	2267	2920	1611	3543	2027	3182
2005	1385	4164	1858	3666	1499	4069	2073	3480	1592	3875	2210	3389
2006	1019	5716	1454	4874	1136	5116	1666	4349	1305	4871	1787	4334
2007	1008	5910	1471	5178	1142	5631	1549	4959	1253	5253	1724	4654
2008	1035	5724	1467	4939	998	5709	1450	5077	1553	4716	2037	3968
2009	1220	5510	1640	4706	1072	5383	1575	4942	1590	4448	2242	3948
Skupaj	21654	48021	15727	35927	21511	48278	15649	36337	24409	44996	16975	34132
LP												
1990	150	587			154	425			192	366		
1991	252	569			246	480			265	444		
1992	387	717			332	681			351	766		
1993	404	888			409	921			626	778		
1994	521	1054			518	1069			558	949		
1995	601	1339			610	1343			783	1143		
1996	662	1390			629	1354			668	1133		
1997	748	1720			714	1686			799	1437		
1998	873	1734			872	1849			994	1625		
1999	1024	2184			998	2148			1048	1729		
2000	1047	2651	1002	2468	1063	2595	1025	2408	1193	2251	1147	2066
2001	1178	2832	1163	2716	1168	2773	1154	2649	1373	2527	1358	2394
2002	1318	2835	1309	2791	1365	2972	1358	2911	1592	2686	1582	2607
2003	1535	3245	1528	3217	1522	3111	1516	3075	1756	3002	1747	2952
2004	1621	3896	1617	3881	1710	3873	1706	3858	1770	3666	1761	3652
2005	1704	4078	1699	4065	1719	4144	1717	4124	1889	3922	1885	3908
2006	1868	4366	1868	4358	1887	4257	1884	4245	1960	4151	1956	4141
2007	1823	4380	1823	4377	1761	4306	1759	4302	1801	4303	1798	4300
2008	1785	4096	1785	4094	1813	4225	1813	4223	1934	4108	1934	4106
2009	1783	3831	1783	3831	1746	3891	1746	3891	1979	3918	1979	3918
Skupaj	21284	48392	15577	35798	21236	48103	15678	35686	23531	44904	17147	34044

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga F: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri rjavi pasmi za prvo laktacijo
pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko					Beljakovine				Maščoba		
Leto	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d
SP												
1990	2	4			2	3			5	4		
1991	12	1			15				16			
1992	15	1			18				19			
1993	16				15				20	1		
1994	49	4			52	1			54	6		
1995	97	26			100	26			98	30		
1996	93	32			86	20			85	30		
1997	85	41			84	39			75	49		
1998	69	87			72	86			73	111		
1999	70	95			84	123			100	124		
2000	89	122	131	94	85	163	108	131	92	165	132	138
2001	132	154	196	126	117	182	189	135	133	196	200	163
2002	149	209	202	162	136	225	192	184	149	256	198	203
2003	93	179	131	135	113	201	143	161	90	183	106	145
2004	127	185	154	152	114	188	175	149	113	172	136	145
2005	51	123	74	123	47	124	77	116	66	130	112	136
2006	36	166	67	146	39	159	80	146	47	145	83	142
2007	34	148	65	141	42	143	82	145	42	132	80	115
2008	50	157	80	134	49	157	84	150	56	135	94	143
2009	50	140	131	99	46	154	70	122	47	121	90	110
Skupaj	1319	1874	1156	1312	1316	1994	1200	1439	1380	1990	1231	1440
LP												
1990	3	3			4	4			4	5		
1991	14	22			14	22			15	21		
1992	19	17			17	17			17	20		
1993	25	23			22	18			26	23		
1994	23	28			23	29			24	29		
1995	73	100			73	95			74	96		
1996	72	80			72	79			76	87		
1997	52	91			52	88			61	96		
1998	83	122			80	124			91	129		
1999	101	125			106	132			98	121		
2000	130	150	100	124	133	166	102	138	133	152	106	130
2001	133	176	113	124	142	181	132	167	142	180	125	156
2002	190	220	157	178	190	226	165	213	193	214	181	195
2003	166	138	149	130	168	172	151	152	152	163	142	147
2004	175	202	160	194	183	228	168	209	159	203	145	185
2005	133	135	131	128	135	163	133	153	145	142	143	130
2006	123	140	118	136	134	146	129	142	133	135	126	131
2007	99	125	99	125	103	133	103	133	100	113	100	113
2008	101	135	100	131	99	131	99	126	97	136	97	136
2009	88	107	85	102	103	122	99	118	91	108	91	108
Skupaj	1803	2139	1212	1372	1853	2276	1281	1551	1831	2173	1256	1431

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga G: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri rjavi pasmi za tri laktacije
pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko				Beljakovine				Maščoba			
Leto	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s *	O _d	O _s	O _d
SP												
1990	108	11			99	8			120	2		
1991	282	56			270	19			275	9		
1992	481	85			416	40			464	30		
1993	713	116			623	73			729	94		
1994	617	129			530	79			590	119		
1995	666	210			662	175			600	210		
1996	827	324			783	279			790	299		
1997	888	451			856	451			783	555		
1998	660	588			631	683			623	738		
1999	581	777			557	878			610	809		
2000	503	962	717	657	463	1102	708	693	439	1016	703	759
2001	556	1167	910	798	510	1234	841	838	453	1238	825	960
2002	473	1125	866	856	438	1251	782	970	553	1192	827	889
2003	479	1394	806	1034	395	1477	763	1160	453	1438	753	1081
2004	530	1178	959	859	514	1190	955	887	514	1165	905	850
2005	432	1322	745	1041	413	1303	725	967	421	1280	716	976
2006	279	1515	491	1262	302	1488	626	1169	318	1461	580	1171
2007	231	1240	442	1079	265	1225	490	1073	248	1180	450	997
2008	223	1018	506	931	227	1087	517	985	290	929	621	806
2009	181	972	380	858	159	973	393	930	228	846	489	772
Skupaj	9710	14640	6822	9375	9113	15015	6800	9672	9501	14610	6869	9261
LP												
1990	49	82			48	85			54	87		
1991	116	162			123	168			128	169		
1992	210	271			215	280			214	274		
1993	321	381			326	399			322	389		
1994	331	416			336	432			313	432		
1995	400	565			389	586			397	558		
1996	463	640			457	653			483	645		
1997	522	775			518	778			528	783		
1998	590	850			593	870			596	858		
1999	642	895			645	947			628	899		
2000	674	939	596	802	682	990	616	863	681	955	612	833
2001	745	1010	713	953	731	1039	698	961	741	1017	706	948
2002	718	1041	705	1033	719	1090	706	1061	726	1047	715	1024
2003	784	1067	773	1057	789	1120	777	1102	793	1057	782	1041
2004	769	1100	763	1092	763	1120	758	1109	757	1088	752	1079
2005	757	1049	755	1043	715	1086	713	1080	790	1008	787	1005
2006	760	1016	756	1015	747	1054	743	1053	781	970	780	968
2007	645	879	644	879	634	910	633	909	648	864	647	864
2008	618	819	617	818	613	819	612	818	620	804	620	803
2009	497	699	497	699	517	753	517	753	510	707	510	707
Skupaj	10611	14656	6819	9391	10560	15179	6773	9709	10710	14611	6911	9272

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga H: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri lisasti pasmi za prvo laktacijo
pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko				Beljakovine				Maščoba			
Leto	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d	O _s	O _d
SP												
1990	8				6				2			
1991	22				13				14			
1992	18	2			14	2			19			
1993	30	1			33	1			45			
1994	81	17			89	8			98	10		
1995	122	10			133	5			121	12		
1996	158	31			150	20			141	14		
1997	142	43			135	48			125	50		
1998	118	75			110	77			95	77		
1999	152	70			139	92			147	105		
2000	111	142	148	59	89	205	142	103	97	195	174	108
2001	94	207	122	123	80	250	141	165	83	237	121	161
2002	134	274	265	192	115	278	268	209	135	294	241	218
2003	93	274	155	181	86	301	144	197	80	246	152	194
2004	103	179	174	114	119	188	166	120	100	206	164	150
2005	110	223	170	175	116	229	184	182	120	231	195	197
2006	45	189	89	174	68	179	100	140	45	175	87	148
2007	35	210	90	203	36	169	113	174	39	176	106	163
2008	37	169	105	153	43	182	116	177	50	157	163	177
2009	36	205	83	195	41	181	93	203	55	160	144	186
Skupaj	1649	2321	1401	1569	1615	2415	1467	1670	1611	2345	1547	1702
LP												
1990	7	14			6	13			4	14		
1991	24	26			26	24			24	27		
1992	18	20			19	18			23	21		
1993	35	43			40	45			37	42		
1994	54	51			56	57			63	53		
1995	81	76			86	84			81	92		
1996	98	82			91	87			101	85		
1997	109	112			103	109			109	113		
1998	152	159			148	152			143	146		
1999	144	144			156	154			142	138		
2000	181	203	121	149	180	208	135	173	180	204	136	150
2001	180	212	146	172	182	209	153	183	202	204	145	164
2002	262	254	231	233	264	253	238	233	268	252	225	222
2003	199	217	151	190	203	224	168	205	197	200	165	182
2004	194	204	143	169	196	218	151	188	188	211	143	177
2005	195	221	164	206	194	228	167	213	204	233	163	212
2006	123	113	117	105	121	108	118	103	110	102	105	96
2007	156	140	152	139	142	148	141	148	146	135	145	135
2008	127	143	117	140	118	144	115	142	153	163	146	159
2009	123	122	120	119	123	147	122	146	163	188	155	176
Skupaj	2462	2556	1462	1622	2454	2630	1508	1734	2538	2623	1528	1673

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga I: Število opazovanj po okoljih in letih telitev pri lisasti pasmi za tri laktacije
pri primerjalnih vrednostih skupno povprečje (SP) in letno povprečje (LP)

Lastnost	Mleko				Beljakovine				Maščoba			
Leto	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s *	O _d	O _s	O _d	O _s *	O _d	O _s	O _d
SP												
1990	274	26			274	20			274	8		
1991	542	44			573	32			590	22		
1992	767	45			773	34			772	20		
1993	845	102			825	89			940	66		
1994	981	178			968	127			1033	106		
1995	1280	264			1270	226			1219	225		
1996	1624	314			1610	278			1523	275		
1997	1439	523			1369	549			1283	513		
1998	1088	845			957	863			859	985		
1999	1115	884			968	972			980	1015		
2000	816	1320	1283	709	741	1517	1154	841	729	1510	1314	878
2001	760	1445	1338	879	656	1616	1225	1061	585	1726	1229	1147
2002	637	1785	1412	1214	591	1956	1293	1438	555	1891	1335	1402
2003	556	1964	1138	1394	512	2160	1005	1534	443	2143	1009	1650
2004	635	1645	1275	1227	663	1711	1348	1207	550	1750	1281	1338
2005	591	1845	1365	1334	704	1752	1490	1206	563	1798	1279	1283
2006	369	2106	958	1809	514	2033	1136	1600	394	1999	1002	1578
2007	310	1909	814	1673	398	1949	924	1586	328	1771	961	1546
2008	337	1413	983	1397	364	1585	965	1447	426	1342	1157	1223
2009	263	1671	755	1714	301	1851	832	1638	403	1493	1030	1295
Skupaj	15229	20328	11321	13350	15031	21320	11372	13558	14449	20658	11597	13340
LP												
1990	206	188			209	188			213	210		
1991	382	358			380	356			386	380		
1992	443	471			454	480			448	470		
1993	543	589			549	602			539	583		
1994	593	686			606	703			586	705		
1995	717	795			719	811			717	831		
1996	833	869			815	867			820	908		
1997	1010	1096			1008	1103			990	1167		
1998	1022	1167			1019	1171			1026	1211		
1999	1076	1243			1062	1261			1075	1248		
2000	1100	1371	967	1135	1092	1389	948	1152	1130	1361	953	1097
2001	1124	1381	1065	1285	1116	1396	1060	1307	1161	1364	1092	1260
2002	1260	1449	1234	1409	1251	1490	1226	1452	1283	1451	1255	1403
2003	1186	1477	1178	1439	1183	1489	1174	1461	1221	1422	1213	1395
2004	1236	1426	1230	1408	1241	1433	1234	1415	1259	1445	1253	1428
2005	1284	1456	1279	1440	1288	1491	1285	1475	1319	1470	1315	1456
2006	1228	1389	1226	1384	1214	1420	1212	1414	1232	1390	1230	1383
2007	1161	1353	1153	1342	1168	1354	1163	1342	1169	1323	1161	1310
2008	1098	1184	1069	1177	1066	1205	1045	1195	1117	1235	1095	1226
2009	1006	1283	980	1261	1022	1279	1007	1270	1051	1287	1032	1282
Skupaj	18508	21231	11381	13280	18462	21488	11354	13483	18742	21461	11599	13240

*O – okolje; s – slabo, d – dobro

Priloga J: Struktura porekla za dvolastnostno analizo

Pasma**	Lastnost	Laktacije	Obdobje	P***	Število živali*					
					A	B	C	D	E	E (%)
ČB	Mleko	1.	1990–2009	SP	57876	48310	3911	1537	4118	7,1
			2000–2009	SP	52677	44223	3219	1345	3890	7,4
			1990–2009	LP	59068	49403	3920	1538	4207	7,1
			2000–2009	LP	52344	43891	3230	1353	3870	7,4
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	84661	72244	4955	2017	5445	6,4
			2000–2009	SP	74484	63593	4003	1805	5083	6,8
			1990–2009	LP	83432	70891	4983	2043	5515	6,6
			2000–2009	LP	73915	62999	4024	1806	5086	6,9
	Beljakovine	1.	1990–2009	SP	57993	48461	3871	1538	4123	7,1
			2000–2009	SP	52388	43931	3201	1356	3900	7,4
			1990–2009	LP	58716	49096	3884	1502	4234	7,2
			2000–2009	LP	52283	43828	3213	1330	3912	7,5
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	84018	71565	5026	2033	5394	6,4
			2000–2009	SP	74317	63460	4028	1814	5015	6,7
			1990–2009	LP	82003	69672	4919	2014	5398	6,6
			2000–2009	LP	72843	62053	3999	1789	5002	6,9
	Maščoba	1.	1990–2009	SP	59764	50015	4017	1551	4181	7,0
			2000–2009	SP	53616	45056	3268	1353	3939	7,3
			1990–2009	LP	60173	50386	3997	1556	4234	7,0
			2000–2009	LP	53075	44556	3252	1364	3903	7,4
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	83949	71346	5140	2059	5404	6,4
			2000–2009	SP	74182	63292	4037	1811	5042	6,8
			1990–2009	LP	83043	70623	4920	2026	5474	6,6
			2000–2009	LP	74100	63188	4032	1804	5076	6,9
RJ	Mleko	1.	1990–2009	SP	11500	9047	1004	245	1204	10,5
			2000–2009	SP	10012	7873	788	210	1141	11,4
			1990–2009	LP	13337	10565	1133	283	1356	10,2
			2000–2009	LP	10452	8262	810	220	1160	11,1
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	34836	28393	2938	693	2812	8,1
			2000–2009	SP	28522	23514	2025	546	2437	8,5
			1990–2009	LP	35997	29508	2916	693	2880	8,0
			2000–2009	LP	28415	23471	2005	532	2407	8,5
	Beljakovine	1.	1990–2009	SP	11669	9196	1016	249	1208	10,4
			2000–2009	SP	10467	8265	835	220	1147	11,0
			1990–2009	LP	13650	10857	1142	293	1358	9,9
			2000–2009	LP	10990	8724	849	239	1178	10,7
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	33813	27579	2835	665	2734	8,1
			2000–2009	SP	28015	23131	1970	522	2392	8,5
			1990–2009	LP	35715	29270	2881	691	2873	8,0
			2000–2009	LP	28129	23244	1977	520	2388	8,5
	Maščoba	1.	1990–2009	SP	11803	9279	1024	263	1237	10,5
			2000–2009	SP	10692	8426	849	242	1175	11,0
			1990–2009	LP	13435	10631	1145	302	1357	10,1
			2000–2009	LP	10744	8482	841	235	1186	11,0
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	34493	28135	2913	676	2769	8,0
			2000–2009	SP	28501	23523	2030	527	2421	8,5
			1990–2009	LP	35974	29484	2917	699	2874	8,0
			2000–2009	LP	28467	23498	2016	534	2419	8,5

nadaljevanje

se nadaljuje

Pasma**	Lastnost	Laktacije	Obdobje	P***	Število živali*					
					A	B	C	D	E	E (%)
LS	Mleko	1.	1990–2009	SP	14983	11138	1421	300	2124	14,2
			2000–2009	SP	12712	9479	1024	261	1948	15,3
			1990–2009	LP	17568	13138	1669	354	2407	13,7
			2000–2009	LP	13005	9716	1067	264	1958	15,1
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	56871	44589	5266	1003	6013	10,6
			2000–2009	SP	48044	38191	3498	893	5462	11,4
			1990–2009	LP	61877	48727	5484	1080	6586	10,6
			2000–2009	LP	47647	37834	3524	869	5420	11,4
	Beljakovine	1.	1990–2009	SP	15034	11206	1420	287	2121	14,1
			2000–2009	SP	13464	10131	1084	255	1994	14,8
			1990–2009	LP	17926	13445	1687	348	2446	13,6
			2000–2009	LP	13272	9981	1081	253	1957	14,7
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	56628	44363	5236	1019	6010	10,6
			2000–2009	SP	48293	38389	3511	909	5484	11,4
			1990–2009	LP	62379	49151	5504	1119	6605	10,6
			2000–2009	LP	47863	38029	3486	901	5447	11,4
	Maščoba	1.	1990–2009	SP	14797	11009	1434	275	2079	14,1
			2000–2009	SP	13178	9874	1073	270	1961	14,9
			1990–2009	LP	17667	13215	1686	349	2417	13,7
			2000–2009	LP	13356	9994	1105	270	1987	14,9
		1., 2., 3.	1990–2009	SP	57344	45058	5236	993	6057	10,6
			2000–2009	SP	47531	37760	3448	887	5436	11,4
			1990–2009	LP	61362	48247	5457	1103	6555	10,7
			2000–2009	LP	47002	37315	3458	875	5354	11,4

*A – v poreklu; B – z znanima staršema; C – znan le oče; D – znana le mati; E – neznani starši

**ČB – črno-bela, RJ – rjava, LS – lisasta

***P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Priloga K: Struktura porekla za analizo po metodi reakcijske norme

Pasma	Laktacije	Obdobje	P**	Število živali*				
				A	B	C	D	E
Črno-bela	1.	1990–2009	SP	1245	751	72	7	415
		2000–2009	LP	1188	717	68	6	397
	1., 2., 3.	1990–2009	SP	1566	960	98	9	499
		2000–2009	LP	1493	916	90	8	479
Rjava	1., 2., 3.	1990–2009	SP	614	349	23	3	239
		2000–2009	LP	468	263	19	3	183
Lisasta	1., 2., 3.	1990–2009	SP	1404	893	77	8	426
		2000–2009	LP	1303	824	73	7	399

*A – v poreklu; B – z znanima staršema; C – znan le oče; D – znana le mati; E – neznani starši

**P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

Priloga L: Ocene varianc v dobrem in slabem okolju za prve laktacije

			Vir variabilnosti					
	Obdobje	P*	$\sigma_{a_s}^2$ **	$\sigma_{a_D}^2$	$\sigma_{h_s}^2$	$\sigma_{h_D}^2$	$\sigma_{e_s}^2$	$\sigma_{e_D}^2$
Pasma/Lastnost			Mleko					
Črno-bela	1990–2009	SP	79046	328749	88486	111205	509234	816842
	2000–2009	SP	102192	382390	103867	127345	536465	802194
	1990–2009	LP	102070	365425	88650	92335	522757	767906
	2000–2009	LP	95656	358450	109349	115128	548087	811717
Rjava	1990–2009	SP	15732	121416	47673	84287	290864	518990
	2000–2009	SP	14811	140491	77486	82433	293409	488657
	1990–2009	LP	22220	120115	73193	61341	283472	519248
	2000–2009	LP	17506	144416	78314	69009	300929	481375
Lisasta	1990–2009	SP	20791	141910	11689	58787	266632	497435
	2000–2009	SP	10363	127410	8202	71626	325832	540128
	1990–2009	LP	15466	135224	8330	54202	280734	500218
	2000–2009	LP	15478	136249	9776	60427	308577	530919
			Beljakovine					
Črno-bela	1990–2009	SP	56,1	231,9	139,7	158,5	465,5	821,9
	2000–2009	SP	62,3	255,3	178,7	150,7	485,7	831,1
	1990–2009	LP	69,0	262,9	145,3	124,7	487,0	795,7
	2000–2009	LP	66,6	250,0	168,0	147,9	505,3	830,4
Rjava	1990–2009	SP	12,8	200,6	87,5	119,8	288,4	598,8
	2000–2009	SP	7,4	216,4	145,8	112,0	281,3	543,3
	1990–2009	LP	13,0	187,7	117,7	93,1	289,7	599,4
	2000–2009	LP	6,1	211,7	139,3	109,8	300,7	560,8
Lisasta	1990–2009	SP	17,8	91,6	34,6	104,3	255,1	559,2
	2000–2009	SP	16,3	69,0	46,4	111,0	307,3	663,8
	1990–2009	LP	17,1	82,0	38,7	87,9	265,5	588,0
	2000–2009	LP	19,8	102,3	53,6	102,1	282,3	618,5
			Maščoba					
Črno-bela	1990–2009	SP	204,0	490,5	207,3	263,6	780,4	1431,4
	2000–2009	SP	174,5	445,3	249,7	266,0	844,9	1509,6
	1990–2009	LP	205,7	490,0	200,9	215,3	799,9	1452,1
	2000–2009	LP	175,6	454,5	237,1	255,7	848,5	1501,9
Rjava	1990–2009	SP	76,1	401,1	149,2	153,7	477,8	978,7
	2000–2009	SP	68,5	375,3	166,9	148,4	577,0	969,0
	1990–2009	LP	81,2	376,7	152,9	134,4	511,7	1012,8
	2000–2009	LP	60,8	463,4	177,5	146,9	575,0	872,9
Lisasta	1990–2009	SP	43,3	170,2	42,5	121,0	527,2	1098,5
	2000–2009	SP	38,5	204,7	44,7	108,7	587,7	1124,6
	1990–2009	LP	40,2	181,8	36,2	102,5	555,8	1073,6
	2000–2009	LP	35,1	171,5	46,1	121,3	589,0	1136,3

* P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**ocene varianc v kg²za; σ_a^2 – aditivni genetski vpliv; σ_h^2 – vpliv črede; σ_e^2 – ostanek;

S – slabo okolje, D – dobro okolje

Priloga M: Ocene varianc v dobrem in slabem okolju za tri laktacije

			Vir variabilnosti							
Obdobje	P*	$\sigma_{a_s}^2$ **	$\sigma_{a_D}^2$	$\sigma_{h_s}^2$	$\sigma_{h_D}^2$	$\sigma_{p_s}^2$	$\sigma_{p_D}^2$	$\sigma_{e_s}^2$	$\sigma_{e_D}^2$	
Pasma/Lastnost			Mleko							
Črno-bela	1990–2009	SP	111684	421187	146224	167038	144009	267092	439026	812892
	2000–2009	SP	110984	436136	143475	162810	136401	262912	473459	839054
	1990–2009	LP	100880	394613	130442	130022	155046	277229	449985	777780
	2000–2009	LP	99832	414055	144773	156532	154453	284180	471578	831470
Rjava	1990–2009	SP	45156	190285	65423	111807	80500	198200	192298	443037
	2000–2009	SP	51635	159137	77458	115501	69366	223450	236315	451436
	1990–2009	LP	42518	164350	57590	88899	71671	213025	219861	427866
	2000–2009	LP	44347	158580	75530	108678	66942	222767	244949	444210
Lisasta	1990–2009	SP	25554	164132	47154	77924	75853	236150	173433	403669
	2000–2009	SP	37348	181446	49946	74065	93388	235375	217272	438582
	1990–2009	LP	26761	167376	32565	62400	84163	222900	193096	394625
	2000–2009	LP	33604	171870	48934	70584	90060	244178	221663	426064
			Beljakovine							
Črno-bela	1990–2009	SP	82,4	315,1	219,0	217,9	140,2	296,6	380,6	775,5
	2000–2009	SP	59,9	318,6	225,2	211,0	149,3	300,4	385,4	794,9
	1990–2009	LP	63,1	305,3	196,5	173,1	163,0	297,6	373,9	741,5
	2000–2009	LP	62,3	319,6	219,9	202,2	157,4	300,6	385,5	784,5
Rjava	1990–2009	SP	29,4	207,3	107,4	184,8	75,0	242,7	192,8	505,9
	2000–2009	SP	49,5	199,1	129,7	174,2	72,4	241,8	215,2	524,2
	1990–2009	LP	29,9	180,3	93,5	134,9	84,9	246,2	207,5	500,1
	2000–2009	LP	38,3	191,1	126,9	172,3	79,8	245,1	223,7	517,4
Lisasta	1990–2009	SP	18,7	134,8	77,9	137,2	73,1	247,7	174,5	466,4
	2000–2009	SP	24,0	147,4	90,4	116,0	89,3	253,3	203,2	493,9
	1990–2009	LP	19,7	151,5	60,0	95,6	85,0	237,0	183,3	449,2
	2000–2009	LP	26,6	141,0	85,8	113,3	89,3	266,2	205,5	480,7
			Maščoba							
Črno-bela	1990–2009	SP	175,7	603,8	320,8	370,1	228,2	510,7	775,2	1608,9
	2000–2009	SP	180,3	604,9	314,4	396,5	234,2	504,8	785,5	1666,3
	1990–2009	LP	194,6	655,4	282,5	334,7	229,2	451,7	767,3	1612,5
	2000–2009	LP	175,5	608,2	314,1	391,7	234,9	493,6	792,1	1668,2
Rjava	1990–2009	SP	67,0	356,8	136,5	210,5	117,3	365,5	393,5	1067,1
	2000–2009	SP	90,6	335,0	150,2	247,2	108,6	365,8	452,3	1075,7
	1990–2009	LP	65,9	336,7	123,6	179,2	129,2	377,6	415,9	1064,4
	2000–2009	LP	76,8	342,9	159,9	238,4	119,0	383,0	458,0	1058,4
Lisasta	1990–2009	SP	45,3	248,7	108,8	143,9	133,4	421,6	363,3	925,6
	2000–2009	SP	54,1	295,9	108,8	133,7	167,1	427,6	463,7	938,0
	1990–2009	LP	45,2	268,9	72,0	111,9	158,7	392,0	404,6	913,3
	2000–2009	LP	62,4	283,0	104,3	139,7	167,4	426,0	462,4	931,6

*P – primerjalna vrednost; SP – skupno povprečje, LP – letno povprečje

**ocene varianc v kg² za; σ_a^2 – aditivni genetski vpliv; σ_p^2 – permanentno okolje; σ_h^2 – vpliv črede; σ_e^2 – ostanek; S – slabo okolje, D – dobro okolje

Priloga N: Število opazovanj, čred in očetov po letih telitev pri prvi laktaciji

Pasma				Črno-bela			Rjava						Lisasta					
Obdobje	1990–2009			2000–2009			1990–2009			2000–2009			1990–2009			2000–2009		
Leto	n*	č**	o***	n	č	o	n	č	o	n	č	o	n	č	o	n	č	o
1990	389	29	10				6	5	3				3	3	2			
1991	506	47	19				12	9	3				1	1	1			
1992	558	46	20				4	4	3				0	0	0			
1993	681	66	21				11	9	4				4	3	2			
1994	840	78	28				27	18	9				24	14	9			
1995	982	88	28				90	36	15				43	24	10			
1996	1087	108	31				76	41	13				59	42	11			
1997	1275	132	34				104	53	15				72	46	16			
1998	1593	187	39				203	81	17				125	65	14			
1999	1564	183	42				195	85	19				156	72	19			
2000	1679	204	44	1585	204	34	292	93	19	202	88	13	299	120	21	201	100	14
2001	2055	244	45	2025	244	37	305	104	22	242	95	15	269	116	21	181	101	14
2002	2394	280	64	2359	280	56	443	130	30	290	119	20	375	140	23	320	136	16
2003	2872	323	66	2821	323	59	345	131	28	226	111	18	268	112	24	192	99	15
2004	3230	371	78	3183	371	70	286	113	24	201	95	15	257	120	24	187	103	19
2005	3099	353	80	3092	353	78	233	100	18	222	99	12	376	135	21	370	135	16
2006	3432	392	82	3432	392	82	224	83	14	223	83	13	181	76	19	180	76	18
2007	3421	411	87	3410	411	86	245	89	14	243	89	13	282	119	18	250	113	17
2008	3669	411	92	3667	411	90	249	86	19	236	86	17	225	98	17	216	97	16
2009	3039	372	80	3035	372	79	218	79	15	207	78	14	163	81	11	163	81	11

*število opazovanj

**število različnih čred

***število bikov očetov

Priloga O: Število opazovanj, čred in očetov po letih telitev pri treh laktacijah

Pasma	Črno-bela			Rjava									Lisasta					
Obdobje	1990–2009			2000–2009			1990–2009			2000–2009			1990–2009			2000–2009		
Leto	n*	č**	o***	n	č	o	n	č	o	n	č	o	n	č	o	n	č	o
1990	1174	67	22				133	32	22				261	94	40			
1991	1649	117	29				283	75	32				581	178	49			
1992	1889	149	35				474	111	36				819	240	62			
1993	2324	187	44				785	178	47				1103	285	78			
1994	2926	237	50				930	198	57				1303	320	98			
1995	3430	268	53				1217	248	69				1727	398	108			
1996	3940	315	63				1457	289	81				2132	460	114			
1997	4440	347	77				1764	342	83				2750	583	136			
1998	5393	418	90				2064	378	90				3052	622	141			
1999	5875	476	111				2243	392	95				3181	630	152			
2000	6601	541	113	6297	541	82	2485	425	101	2108	425	68	3741	704	159	3090	703	95
2001	6992	581	114	6908	581	93	2858	485	107	2659	485	78	3767	706	155	3529	706	110
2002	7895	663	124	7841	663	111	3028	496	116	2946	496	95	4318	785	161	4210	785	125
2003	9128	749	127	9083	749	118	3211	518	120	3151	518	104	4288	777	159	4243	777	137
2004	10270	811	139	10245	811	132	3268	527	125	3229	527	113	4210	767	159	4185	767	144
2005	10542	816	144	10526	816	138	3082	495	121	3053	495	114	4346	781	153	4319	781	142
2006	11164	854	156	11157	854	152	3131	503	119	3109	503	115	4095	758	169	4085	758	162
2007	11323	879	153	11318	879	150	2611	430	112	2597	430	110	3872	735	171	3857	735	163
2008	11592	883	155	11590	883	154	2350	407	98	2347	407	95	3552	712	161	3505	712	151
2009	10958	877	143	10954	877	140	1953	371	82	1953	371	82	3390	705	138	3308	704	128

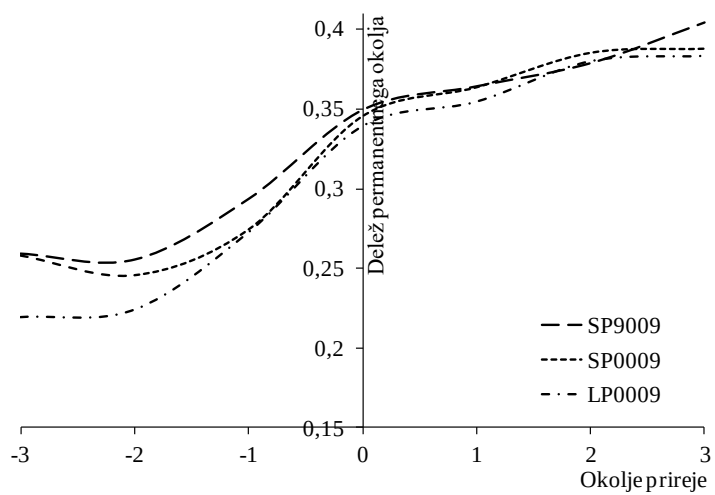
*število opazovanj

**število različnih čred

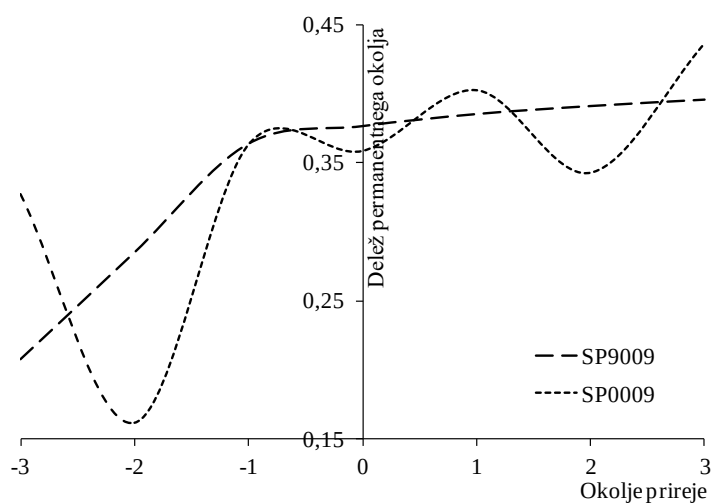
***število bikov očetov

Priloga P: Delež permanentnega okolja za količino mleka

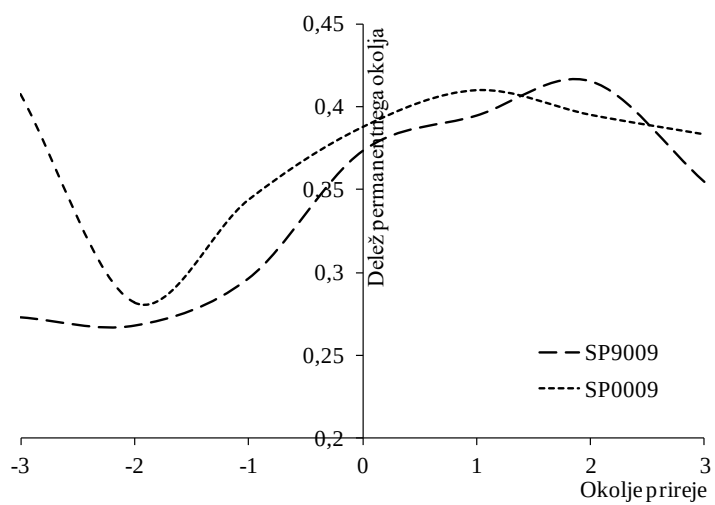
črno-bela)



rjava)

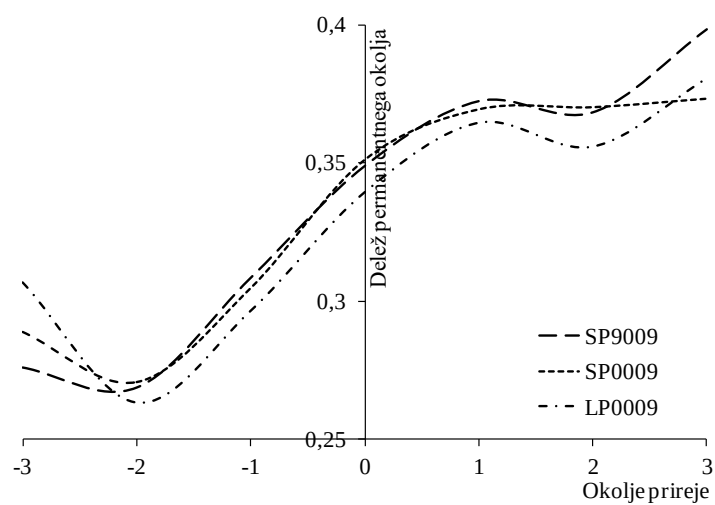


lisasta)

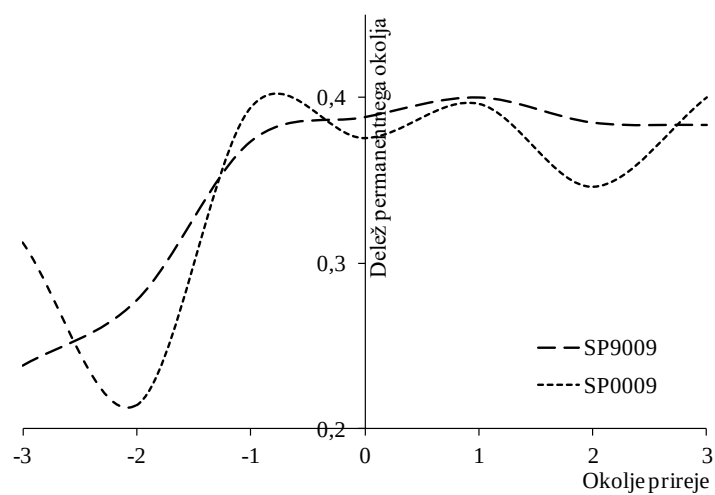


Priloga Q: Delež permanentnega okolja za količino beljakovin

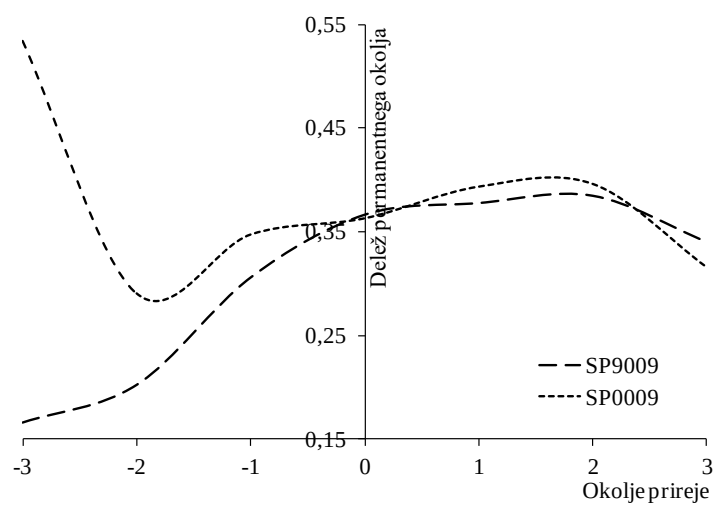
črno-bela)



rjava)

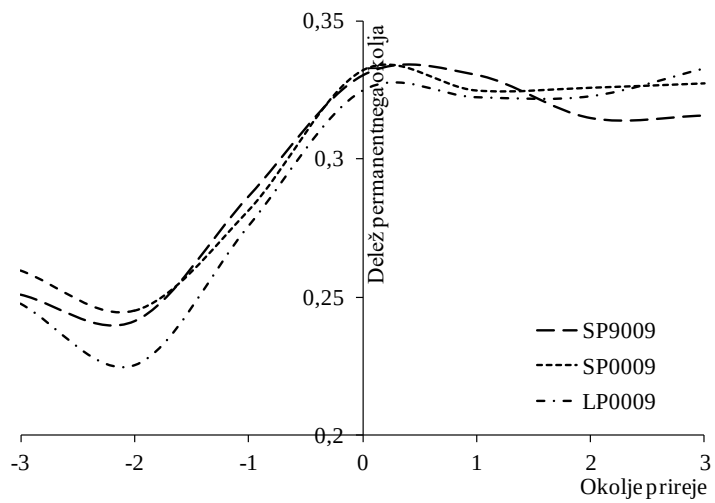


lisasta)

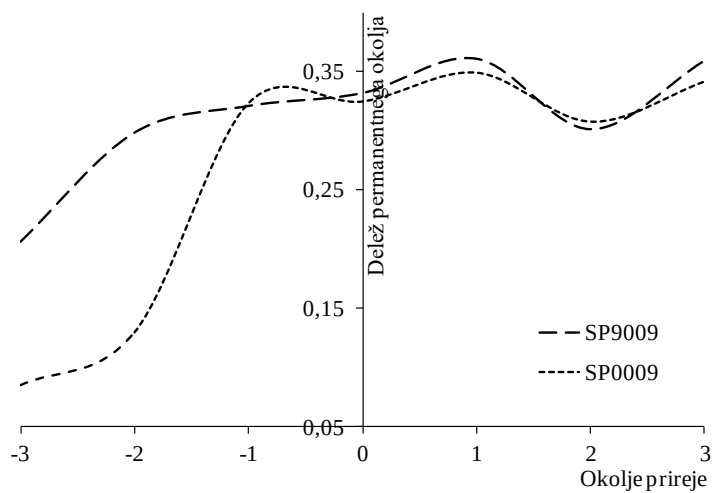


Priloga R: Delež permanentnega okolja za količino maščobe

črno-bela)



rjava)



lisasta)

