

TARTU ÜLIKOOL
LOODUS- JA TÄPPISTEADUSTE VALDKOND
MATEMAATIKA JA STATISTIKA INSTITUUT

Triinu-Liis Paavel
**Efektiivne populatsioonimaht ja selle
hindamine Eesti piimaveisetõugudel**

matemaatiline statistika

Bakalaureusetöö (9 EAP)

Juhendaja: prof. Tanel Kaart

TARTU 2025

**EFEKTIIVNE POPULATSIOONIMAHT JA SELLE HINDAMINE
EESTI PIIMAVEISETÕUGUDEL**

Bakalaureusetöö

Triinu-Liis Paavel

Lühikokkuvõte

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on hinnata kolme Eestis kasvatatava piimaveisetõu efektiivset populatsioonimahtu kahel erineval meetodil. Analüüs põhineb Eesti Maaülikooli ja Eesti Põllumajandusloomade Jõudluskontrolli AS-i andmetel. Töö esimeses osas tutvustatakse kasutatavaid efektiivse populatsioonimahu valemeid, millele järgneb nende rakendamine piimaveiste andmetel.

CERCS teaduseriala: P160 Statistika, operatsioonianalüüs, programmeerimine, finants- ja kindlustusmatemaatika.

Märksõnad: efektiivne populatsioonimaht, inbriiding, piimaveised.

**EFFECTIVE POPULATION SIZE AND ITS ESTIMATION IN
ESTONIAN DAIRY CATTLE BREEDS**

Bachelor thesis

Triinu-Liis Paavel

Abstract

The aim of this bachelor thesis is to estimate the effective population size of three dairy cattle breeds raised in Estonia using two different methods. The analysis is based on data from the Estonian University of Life Sciences and the Estonian Livestock Performance Recording Ltd. The first part of the thesis introduces the formulas used to calculate effective population size, followed by their application to dairy cattle data.

CERCS research specialisation: P160 Statistics, operations research, programming, financial and actuarial mathematics.

Key Words: effective population size, inbreeding, dairy cattle.

Sisukord

Sissejuhatus	5
1 Efektiivse populatsioonimahu hindamine	6
1.1 Efektiivse populatsioonimahu arvutamine emas- ja isasloomade arvu alusel	6
1.2 Efektiivse populatsioonimahu arvutamine sugupuuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel	10
2 Eesti piimaveiste analüüs	13
2.1 Eesti piimaveisetõugude efektiivne populatsioonimaht emas- ja isasloomade arvu alusel	13
2.1.1 Andmete esmane kirjeldav analüüs	13
2.1.2 Pullide kasutusintensiivsus	15
2.1.3 Erinevate tõugude efektiivne populatsioonimaht ja selle muutumine ajas	18
2.2 Eesti piimaveisetõugude efektiivne populatsioonimaht sugupuuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel	22
2.2.1 Andmete kirjeldus	22
2.2.2 Inbriiding erinevates tõugudes	23
2.2.3 Inbriidingu alusel hinnatud efektiivne populatsioonimaht erinevates tõugudes	27
Kokkuvõte	30
Kasutatud allikad	31
Lisa 1. Esimese andmestiku tunnused	33
Lisa 2. Eesti holsteini tõugu pullide kasutusintensiivsuse muutumine ajas	34

Lisa 3. Eesti punast tõugu pullide kasutusintensiivsuse muutumine ajas	35
Lisa 4. Eesti maatõugu pullide kasutusintensiivsuse muutumine ajas	36
Lisa 5. Teise andmestiku tunnused	37

Sissejuhatus

Efektiivse populatsioonimahu defineerimiseks on mitmeid võimalusi. Käesolevas kontekstis olgu efektiivseks populatsioonimahuks „indiviidide hüpoteetiline arv idealistlikus populatsioonis, mille geneetiline struktuur on identne vaatlusaluse populatsiooniga“. (Kaart, 2024)

Efektiivse populatsioonimahu leidmine baseerub populatsioonisisese geneetilise varieeruvuse ja indiviididevahelise geneetilise sarnasuse hindamisel. Nii populatsioonisisest geneetilist varieeruvust kui ka indiviidide geneetilist sarnasust on võimalik hinnata mitmel eri viisil (Falconer & Mackay, 1996). See on viinud olukorrani, kus erineval viisil hinnatud efektiivne populatsioonimaht sama populatsiooni indiviidide andmetel võib teinekord erineda kümnekordselt või enamgi (Michel et al., 2006). Efektiivse populatsioonimahu võimalikult täpne hindamine on aga oluline, sest selle alusel määratakse piisav aretusloomade arv ohustatud tõugu põllumajandusloomade aretusprogrammi jaoks (Maaeluministri määrus, 2018).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärk on kirjeldada erinevaid võimalusi efektiivse populatsioonimahu hindamiseks ning rakendada neid Eestis kasvatatavate piimaveiste efektiivse populatsioonimahu arvutamiseks. Töö esimeses osas antakse ülevaade kahest peamisest efektiivse populatsioonimahu arvutamise meetodist. Töö teises pooles rakendatakse eeltoodud meetodeid eesti holsteini, eesti punast ja eesti maatõugu piimaveiste andmetel. Töö aluseks olevad andmed on pärit Eesti Maaülikoolist ja Eesti Põllumajandusloomade Jõudluskontrolli AS-ist.

Töö autor tänab bakalaureusetöö juhendajat Tanel Kaarti heade nõuannete ja selgituste eest.

1 Efektiivse populatsioonimahu hindamine

Efektiivset populatsioonimahtu on võimalik hinnata mitmel erineval moel. Käesolevas peatükis esitatakse lugejale kaks võimalust efektiivse populatsioonimahu arvutamiseks. Kummagi meetodi puhul kirjutatakse lahti arvutusvalemi taga olevad geneetilised ja matemaatilised eeldused. Lisaks näidatakse, kuidas tehtud eeldustel jõutakse kasutatava valemmini.

1.1 Efektiivse populatsioonimahu arvutamine emas- ja isasloomade arvu alusel

Üks võimalus efektiivse populatsioonimahu arvutamiseks on tuletada see emas- ja isasloomade arvu alusel. Sel juhul esitub efektiivse populatsioonimahu arvutamise valem järgmisel kujul:

$$N_e = 4 \cdot \frac{N_f \cdot N_m}{N_f + N_m}, \quad (1)$$

kus N_e tähistab efektiivset populatsioonimahtu, N_f paljunemisvõimeliste emasloomade arvu populatsioonis ja N_m paljunemisvõimeliste isasloomade arvu populatsioonis. (Maaeluministri määrus, 2018)

Antud arvutusvalemi rakendamiseks peab vaadeldav populatsioon rahuldama mõningaid geneetilisi ja matemaatilisi eelduseid. Esimeseks eelduseks on, et kõik indiviidid paarituvad juhuslikult. Teiseks, vaadeldav populatsioon ei suurene ega vähene ajas. Kolmandaks peab kõikidel indiviididel olema võrdne tõenäosus järglasi saada. Neljandaks eelduseks on, et põlvkonnad on diskreetsed. (Waples, 2025)

Võttes arvesse ülaltoodud eeldusi, saab tuletada efektiivse populatsioonimahu arvutusvalemi (1). Olgu vaadeldavas populatsioonis erinev arv emaseid ja isaseid indiviide. Vaatluse alla võetakse kaks järjestikkust põlvkonda, mis tähistatakse sümbolitega t ja $t + 1$. Geneetika seaduspärade kohaselt peavad pooled põlvkon-

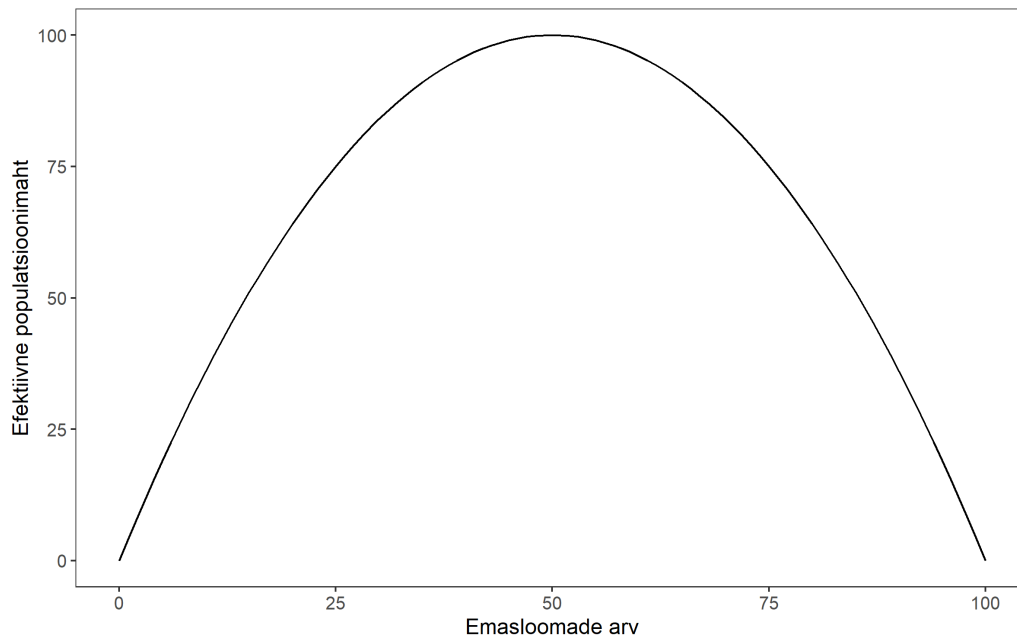
na $t + 1$ indiviididele aluse panevad sugurakud pärinema põlvkonda t kuuluvatelt emadelt ja pooled põlvkonda t kuuluvatelt isadelt.

Kallates – piltlikult öeldes – kõigi põlvkonda t kuuluvate indiviidide kõik alleelid ühte potti ja valides sealt juhuslikult üks alleel, siis on sellel alleelil 50%-line tõenäosus pärineda emaselt ja 50%-line tõenäosus pärineda isaselt indiviidilt. Alleeliks nimetatakse geeni esinemisvormi. Tõenäosus, et kaks alleeli põlvkonnas $t + 1$ pärinevad emaselt põlvkonnast t , on $(\frac{1}{2})^2 = \frac{1}{4}$. Tõenäosus, et kaks alleeli põlvkonnas $t + 1$ pärinevad isaselt põlvkonnast t , on samuti $\frac{1}{4}$. Tõenäosus, et kaks alleeli põlvkonnas $t + 1$ pärinevad samalt emaselt põlvkonnast t , on $\frac{1}{N_f}$. Sama tõenäosus isase indiviidi puhul on $\frac{1}{N_m}$. Nende tõenäosuste abil saab leida tõenäosuse, et kaks alleeli põlvkonnast $t + 1$ pärinevad samalt vanemalt. Nimelt $\frac{1}{4N_f} + \frac{1}{4N_m} = \frac{1}{N_e}$, kus N_e on efektiivne populatsioonimaht põlvkonnas t . Viies võrduse paremal poolel olevad liikmed ühisele nimetajale ning avaldades seejärel võrdusest N_e , saadakse valem (1). (Crow & Kimura, 2009; Kujala, n.d.)

Valemist (1) järeldub, et juhul kui paljunemisvõimeliste emas- ja isasloomade arv on võrdne, siis efektiivne populatsioonimaht N_e võrdub loomade koguarvuga N . See tuleneb sellest, et kuna $N_f + N_m = N$, siis $N_f = N_m$ korral nii $N_f = \frac{1}{2}N$ kui ka $N_m = \frac{1}{2}N$ ja seega

$$N_e = 4 \cdot \frac{\frac{1}{2}N \cdot \frac{1}{2}N}{\frac{1}{2}N + \frac{1}{2}N} = 4 \cdot \frac{\frac{1}{4}N^2}{N} = N.$$

Järelikult saavutatakse efektiivse populatsioonimahu maksimum olukorras, kus paljunemisvõimelised isas- ja emasloomad on populatsioonis võrdselt esindatud. Olukorras, kus isas- ja emasloomade arv ei ole võrdne, on efektiivne populatsioonimaht väiksem kui loomade koguarv ning sõltub eelkõige vähem esindatud sugupoole isendite arvust (Joonis 1). Sellest tulenevalt seab efektiivse populatsioonimahu alampiir ka alampiiri mõlema sugupoole esindatusele populatsioonis. Nimelt, kui efektiivse populatsioonimahu valem on



Joonis 1: Efektiivne populatsioonimaht fikseeritud suurusega ($N = 100$) populatsioonis sõltuvalt emasloomade arvust.

$$N_e = 4 \cdot \frac{N_f \cdot N_m}{N_f + N_m},$$

siis

$$\frac{N_e}{4} = \frac{N_f \cdot N_m}{N_f + N_m},$$

millest järedub, et

$$\frac{4}{N_e} = \frac{N_f + N_m}{N_f \cdot N_m} = \frac{N_f}{N_f \cdot N_m} + \frac{N_m}{N_f \cdot N_m} = \frac{1}{N_m} + \frac{1}{N_f}.$$

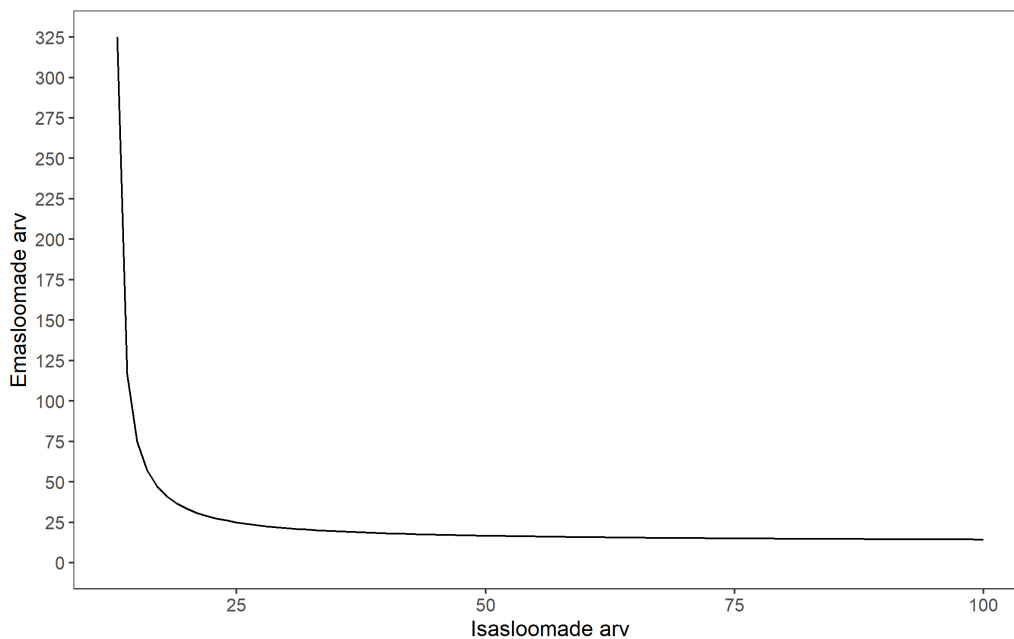
Eeldades, et $N_e \geq \min .N_e$, kus $\min .N_e$ on efektiivsele populatsioonimahule seatud alampiir, siis

$$\frac{N_e}{4} \geq \frac{\min .N_e}{4} \Rightarrow \frac{4}{N_e} \leq \frac{4}{\min .N_e}.$$

Võttes arvesse, et $\frac{4}{N_e} = \frac{1}{N_m} + \frac{1}{N_f}$, siis peab kehtima võrratus

$$\frac{1}{N_m} + \frac{1}{N_f} \leq \frac{4}{\min.N_e},$$

millest tulenevalt ei tohi $\frac{1}{N_m}$ ja $\frac{1}{N_f}$ olla suuremad kui $\frac{4}{\min.N_e}$. Sellest omakorda järgeldub, et ei isas- ega ka emasloomade arvud N_m ja N_f ei tohi olla väiksemad suuruselt $\frac{\min.N_e}{4}$. Maaeluministri määruse (2018) kohaselt määratakse ohustatud tõugu põllumajandusloomade aretusprogrammi jaoks piisav aretusloomade arv efektiivse populatsioonimahu arvutamise valemist (1) – see arv peab olema vähemalt 50. Seega ütleb määrus, et nii aretuses kasutatavaid isas- kui ka emasloomi peab olema vähemalt $\frac{50}{4} = 12,5 \approx 13$. Oluline on märkida, et ühe sugupoole väikest arvukust ei saa kompenseerida teise sugupoole suurema arvuga. Näiteks ei saa puuduolevate isasloomade arvu kompenseerida rohkemate emasloomadega (Joonis 2). (Eesti Tõuloomakasvatuse Liit, 2024)



Joonis 2: Isas- ja emasloomade arv, mis on vajalik efektiivse populatsioonimahu $N_e = 50$ jaoks.

1.2 Efektiivse populatsioonimahu arvutamine sugupuuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel

Efektiivset populatsioonimahtu on võimalik arvutada ka sugupuuandmetest hinnatud inbriidingu alusel. Inbriidinguks nimetatakse geneetilises suguluses olevate isendite omavaheliste järglaste saamist. Inbriidingu alusel hinnatud efektiivne populatsioonimaht arvutatakse kasutades valemit

$$N_e = \frac{1}{2\Delta F_t}, \quad (2)$$

kus ΔF_t tähistab inbriidingukoeffitsiendi nihet. Inbriidingukoeffitsiendi nihe on defineeritud järgmiselt:

$$\Delta F_t = \frac{F_{t+1} - F_t}{1 - F_t}. \quad (3)$$

Siin t ja $t+1$ tähistavad kaht järjestikkust põlvkonda, F_t ja F_{t+1} on keskmised inbriidingukoeffitsiendid t -ndas ja sellele järgnevas põlvkonnas $t+1$ (Falconer & Mackay, 1996). Inbriidingukoeffitsiendi abil on võimalik hinnata inbriidingumäära, ehk seda, mil määral on indiviidi vanemad omavahel geneetiliselt sugulased. Inbriidingukoeffitsiendiks nimetatakse tõenäosust, et indiviidi mistahes lookuses paiknevad kaks alleeli on päritolult identsed (Kaart, 2010). Lookuseks nimetatakse piirkonda kromosoomis, kus konkreetne geen asub (Kaart & Möls, 2010).

Eeltoodud efektiivse populatsioonimahu arvutamise valemi (2) rakendamiseks peab vaadeldav populatsioon rahuldama mõningaid geneetilisi ja matemaatilisi eelduseid. Esimeseks eelduseks on, et kõik indiviidid paarituvad juhuslikult. Teiseks peab kõikidel indiviididel olema võrdne tõenäosus järglasi saada. Kolmandaks eeldatakse, et põlvkonnad on diskreetsed. (Falconer & Mackay, 1996)

Piltlikult öeldes kujutatakse järgnevate valemite tuletamisel ette olukorda, kus N indiviidi poolt produtseeritud $2N$ sugurakku pannakse ühte potti ja järgmise põlv-

konna indiviidile panevad aluse kaks sellest potist juhuslikult valitud suguraku. Seejuures on see valik tagasipanekuga, ehk sama sugurakk võib ühineda ka iseendaga. Sellisel juhul on tõenäosus, et kahe omavahel ühinenud suguraku näol on tegu samade rakkudega, ehk järglane on homosügootne, $\frac{1}{2N}$. Olgu nüüd vaatluse all sama populatsiooni järgmine ehk teine põlvkond. Eesmärgiks on leida kõikvõimalikud võimalused homosügootide tekkimiseks. Üheks võimaluseks on sarnaselt esimesele põlvkonnale see, et juhuslikult valitud sugurakk ühineb iseendaga – sellise sündmuse tõenäosuseks on taas $\frac{1}{2N}$. Teiseks võimaluseks on aga see, et kokkusattunud sugurakud on esimese põlvkonna suhtes küll erinevad (tõenäosus selleks on $1 - \frac{1}{2N}$), aga tegelikult on tegu põlvkonnast null ehk baaspõlvkonnast pärit samade päritolult identsete rakkudega. Viimase sündmuse tõenäosust mõõdab esimese põlvkonna inbriidingukoeffitsient F_1 . Seega tõenäosus homosügooti tekkeks teises põlvkonnas on leitav valemiga

$$F_2 = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \cdot F_1.$$

Siin F_2 tähistab inbriidingukoeffitsienti teises põlvkonnas. Eeltoodud arutluskäik jääb kehtima ka järgmiste põlvkondade puhul. Seega esitub inbriidingukoeffitsiendi üldkuju järgmiselt:

$$F_{t+1} = \frac{1}{2N} + \left(1 - \frac{1}{2N}\right) \cdot F_t, \quad (4)$$

kus t -ga on tähistatud vaatluse all olevale põlvkonnale eelnev põlvkond. (Falconer & Mackay, 1996)

Inbriidingu nihet tähistatakse sümboliga ΔF_t ja see on leitav valemist $\Delta F_t = \frac{1}{2N}$. Seega saab valemi (4) avaldada järgmisel kujul:

$$F_{t+1} = \Delta F_t + (1 - \Delta F_t) \cdot F_t. \quad (5)$$

Avaldades võrrandist (5) muutuja ΔF_t , lihtsustub võrrand kujule (3). Nimelt

$$\Delta F_t = F_{t+1} - F_t + \Delta F_t \cdot F_t,$$

$$\Delta F_t \cdot (1 - F_t) = F_{t+1} - F_t,$$

$$\Delta F_t = \frac{F_{t+1} - F_t}{1 - F_t}.$$

Sellega on näidatud efektiivse populatsioonimahu arvutamine sugupuuandmete ja neist hinnatud inbrüüdingu alusel. (Falconer & Mackay, 1996)

2 Eesti piimaveiste analüüs

Aasta 2023 seisuga on Eestis kokku 83 300 piimaveist, kellest 96,9% andmed on registreeritud Eesti Põllumajandusloomade Jõudluskontrolli AS-i andmebaasis. Eestis kasvatatakse kolme piimaveisetõugu: eesti holstein (*EHF*), eesti punane (*EPK*) ja eesti maatõug (*EK*). Eesti holsteini tõugu veiseid kasvatatakse enim Järva ($n = 13\,019$), Lääne-Viru ($n = 10\,437$) ja Pärnu ($n = 9387$) maakonnas. Eesti punase tõu peamised kasvatuspiirkonnad on Saare ($n = 2141$), Viljandi ($n = 1722$) ja Valga ($n = 1262$) maakond. Eesti maatõugu veiseid leidub enim Saare ($n = 229$), Pärnu ($n = 144$) ja Harju ($n = 131$) maakonnas (Eesti jõudluskontrolli aastaraamat, 2024). Käesolevas peatükis leitakse Eestis kasvatatavate piimaveisetõugude efektiivne populatsioonimaht kahel erineval meetodil. Esmalt rakendatakse efektiivse populatsioonimahu arvutamiseks valemit, mis põhineb emas- ja isasloomade arvul. Teise meetodina leitakse efektiivne populatsioonimaht sugupuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel. Töö aluseks olevad andmed pärinevad Eesti Maaülikoolist ja Eesti Põllumajandusloomade Jõudluskontrolli AS-ist. Töö praktilise osa läbiviimiseks ning tulemuste analüüsimiseks kasutatakse rakendustarkvara R.

2.1 Eesti piimaveisetõugude efektiivne populatsioonimaht emas- ja isasloomade arvu alusel

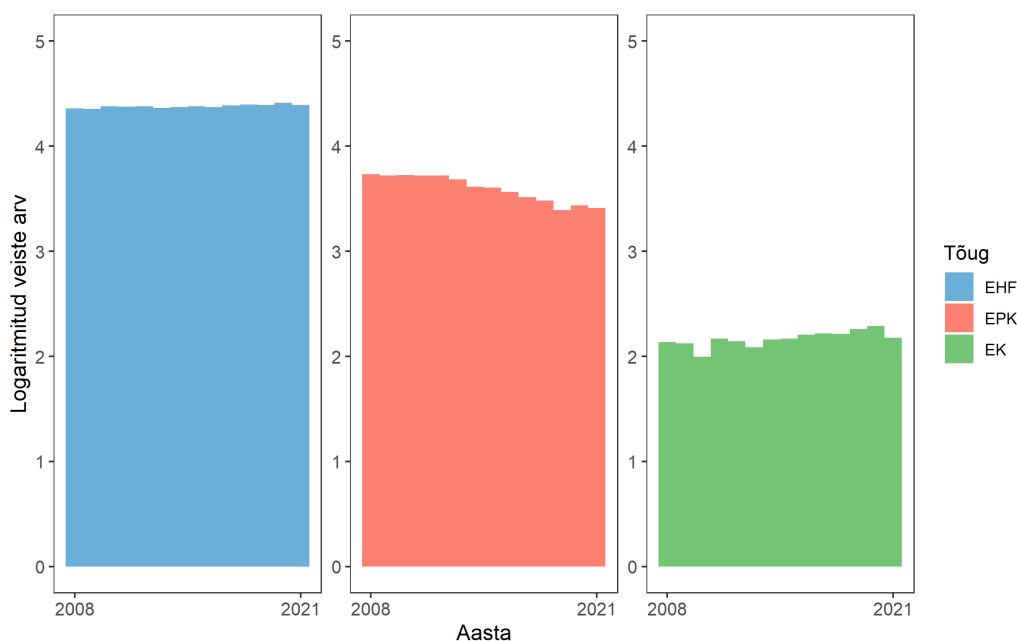
2.1.1 Andmete esmane kirjeldav analüüs

Kasutatav andmestik sisaldab aastatel 2008–2021 sündinud ja vähemalt esimese poegimiseni jõudnud Eesti piimaveiste andmeid. Kokku on andmestikus esindatud 401 764 piimaveist. Analüüsiks eemaldatakse andmestikust nende piimaveiste kirjed, kellel puudub teave ema või isa identifitseerimiskoodi kohta. Lõplik andmestik sisaldab 394 400 piimaveise kirjet, mida kasutatakse edasises analüüsis.

Andmestikus sisalduvad tunnused, mida antud töös kasutatakse, on välja toodud lisas 1. Iga looma kohta on teada järgmised viis tunnust: veise identifitseerimiskood

(*ID*), tõug (*TOUG*), sünniaasta (*S_aasta*) ning vanemate identifitseerimiskoodid – isa (*SIRE_ID*) ja ema (*DAM_ID*).

Andmestikus olevatest piimaveistest 85% ($n = 335\,170$) on eesti holsteini tõugu, 14,5% ($n = 57\,141$) eesti punast tõugu ja 0,5% ($n = 2089$) eesti maatõugu. Tõugude võrdlemiseks piimaveiste arv logaritmitakse, kuna veiste arv erineb mõnel juhul üle 100 korra. Logaritmine võimaldab andmeid ühisel skaalal võrrelda. Joonisel 3 on kujutatud piimaveiste sündivus kümnendlogaritmi skaalal aastate lõikes vastavalt tõule. Jooniselt selgub, et kõige stabiilsem on piimaveiste sündivus olnud eesti holsteini tõu puhul. Aastal 2008 oli eesti holsteini tõugu piimaveiste sündivus 22 891 ning aastal 2021 oli vastav näitaja 24 513. Eesti punase tõu puhul on märgata olulist langustrendi. Vaatluse all oleva 14 aasta jooksul on isendite arv vähenenud enam kui poole võrra. Aastal 2008 sündis eesti punast tõugu piimaveiseid 5385 ning aastal 2021 oli vastav näitaja 2589. Eesti maatõugu piimaveiste sündivus on aastate lõikes kõikunud, kuid jäänud üldjoontes stabiilseks. Aastal 2008 sündis 137 veist ning aastaks 2021 oli sündivus vähesel määral kasvanud, ulatudes 150-ni.

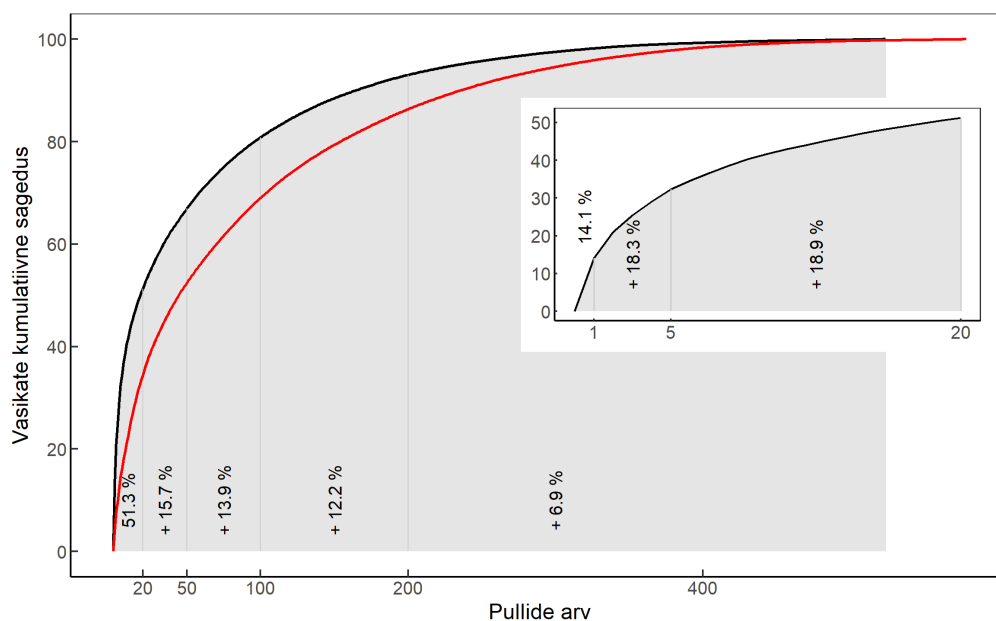


Joonis 3: Piimaveiste sündivus kümnendlogaritmi skaalal tõugude lõikes.

2.1.2 Pullide kasutusintensiivsus

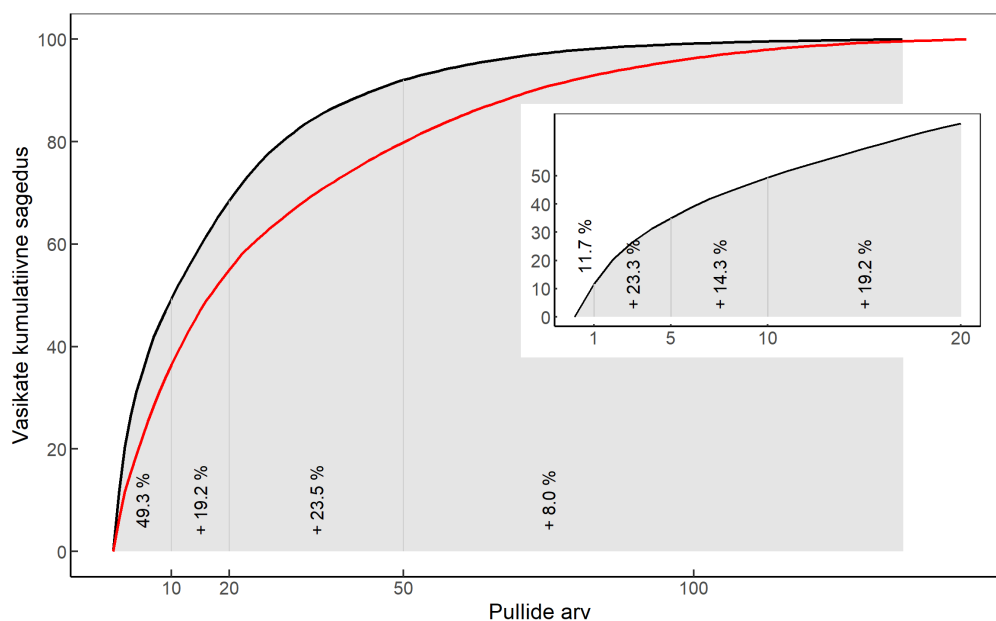
Efektiivse populatsioonimahu hindamise juures tuleb kasuks analüüsida ka pullide ehk isaste piimaveiste kasutusintensiivsust. Pullide kasutusintensiivsus näitab, kui suur osa järglastest pärineb konkreetselt arvult pullidelt. Järgnevalt analüüsitakse pullide kasutusintensiivsust tõugude kaupa, keskendudes võrdlevalt aastatele 2008 ja 2021. Pullid järjestatakse järglaste arvu alusel kahanevalt ning nende andmete põhjal koostatakse pullide kasutusintensiivsuse joonised. Joonistel 4–6 tähistab must kõver vasikate kumulatiivset sagedust aastal 2008 ning punane kõver aastal 2021. Joonise ülemises paremas nurgas on eraldi välja toodud 20 enam kasutatud pulli kasutusintensiivsus aastal 2008.

Eesti holsteini tõugu pullide kasutusintensiivsust illustreerib joonis 4. Graafikult selgub, et aastate võrdluses on pullide kasutusintensiivsus vähenenud. Kasutusintensiivsuse vähenemine viitab sellele, et järglaste saamisel kasutatakse suuremat arvu erinevaid isasloomi ning kõige populaarsemaid pulle kasutatakse mõõdukamalt. Aastal 2008 panustas järglaste sünni 524 pulli ning aastaks 2021 oli pullide arv kasvanud 579-ni. Aastal 2008 moodustasid enim järglasi saanud pulli vasikad 14,1% sel aastal sündinud vasikatest ning 20 enam kasutatud pulli andsid üle poole (51,3%) järgmise põlvkonna isenditest. Aastaks 2021 olid need näitajad langenud vastavalt 4,3%-ni ja 34,4%-ni. Jooniselt on näha, et mida suurem on kasutatud pullide arv, seda väiksem on üksikute pullide osakaal vasikate koguarvust. Lisas 2 on toodud ülevaade 20 enam kasutatud pulli kasutusintensiivsuse muutumisest aastatel 2008–2021. Üks punkt joonisel vastab võrreldavatel aastatel kasutusintensiivsuse järjekorras samal kohal olevale pullile. Punkti asukoht näitab konkreetsel kohal oleva pulli ja temast enam kasutatud pullide tütarde kumulatiivset osakaalu kõigi sama sünniaastaga piimalehmade seas. Joonistelt selgub, et esimestel aastatel populaarsemate pullide kasutus vähenes, samas kui vähem kasutatud pullide panus suurenes. Alates 2014. aastast on pullide kasutusintensiivsus olnud suhteliselt stabiilselt langustrendis.



Joonis 4: Eesti holsteini tõugu pullide kasutusintensiivsus. Must kõver ja arvulised väärtused näitavad sündinud vasikate kumulatiivset sagedust aastal 2008 ning punane kõver aastal 2021. Joonise ülemises paremas nurgas on eraldi välja toodud 20 enam kasutatud pulli kasutusintensiivsus aastal 2008.

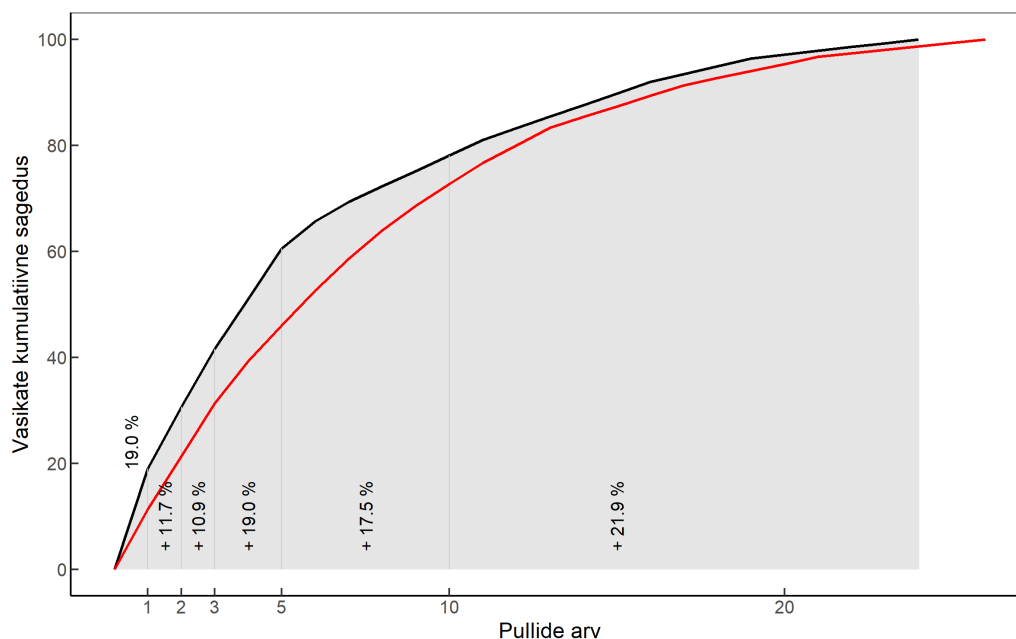
Eesti punast tõugu pullide kasutusintensiivsust illustreerib joonis 5. Jooniselt selgub, et aastate 2008 ja 2021 võrdluses on pullide kasutusintensiivsus vähenenud. Aastal 2008 panustas järglaste sündi 136 erinevat pulli ning aastaks 2021 oli pullide arv kasvanud 147-ni. Aastal 2008 andis enim kasutatud pull 11,7% kõigist sel aastal sündinud järglastest ning 10 enam kasutatud pulli andsid pea pool (49,3%) järgmise põlvkonna isenditest. Aastaks 2021 olid need näitajad langenud vastavalt 6,4%-ni ja 36,4%-ni, viidates paljunemisel kasutatavate pullide suuremale varieeruvusele. Selline areng viitab geneetilise mitmekesisuse suurenemisele ning loob eeldused tõu säilimiseks ja efektiivse populatsioonimahu suurenemiseks. Teisalt aga muudab küsitavaks tõugu kui homogeenset loomade gruppi praegusel hetkel iseloomustavate tunnuste püsimise – tõug hajub laiali. Lisas 3 on esitatud pullide kasutusintensiivsuse muutumine aastatel 2008–2021, kus on jälgitud 20 enam kasutatud pulli. Igal vaatluse all oleval aastal on pullide kasutusintensiivsus olnud madalam kui 2008.



Joonis 5: Eesti punast tõugu pullide kasutusintensiivsus. Must kõver ja arvulised väärtused näitavad sündinud vasikate kumulatiivset sagedust aastal 2008 ning punane kõver aastal 2021. Joonise ülemises paremas nurgas on eraldi välja toodud 20 enam kasutatud pulli kasutusintensiivsus aastal 2008.

aastal. Erandina võib välja tuua aasta 2012, mil alates 16-ndast pullist oli vasikate kumulatiivne sagedus siiski suurem kui aastal 2008.

Eesti maatõugu pullide kasutusintensiivsust kajastab joonis 6. Sarnaselt eesti hols-teini ja eesti punase tõuga on ka eesti maatõu puhul aastate 2008 ja 2021 võrd-luses näha kasutusintensiivsuse vähenemist. Aastal 2008 panustas järglaste sündi 24 erinevat pulli ning aastaks 2021 oli pullide arv kasvanud kahe võrra, ulatudes 26-ni. Aastal 2008 moodustasid enim järglasi saanud pulli vasikad 19% sel aastal sündinud vasikatest ning esimesed 5 pulli andsid kokku üle poole (60,6%) järg-mise põlvkonna isenditest. Võrdluseks, 2021. aastal langes nende näitajate väärtus vastavalt 11,3%-ni ja 46%-ni. Lisas 4 on esitatud 20 domineerivama pulli kasu-tusintensiivsuse muutus aastatel 2008–2021. Jooniselt ilmneb, et esimestel aastatel püsib kasutusintensiivsus samal või isegi kõrgemal tasemel kui aastal 2008. Alates 2015. aastast on märgata langustrendi, mis on jätkunud aastani 2021.



Joonis 6: Eesti maatõugu pullide kasutusintensiivsus. Must kõver ja arvulised väärtused näitavad sündinud vasikate kumulatiivset sagedust aastal 2008 ning punane kõver aastal 2021.

Kõigi kolme Eestis kasvatatava piimaveisetõu puhul on pullide kasutusintensiivsus viimastel aastatel märgatavalt vähenenud. Sellest võib järeldada, et tõugude säilimise tingimused on paranenud. Järglaste saamiseks kasutatakse üha suuremat hulka pulle ning pullide kasutamine on rohkem hajutatud. Pullide kasutusintensiivsuse vähenemine aitab kaasa geneetilise mitmekesisuse säilimisele ning efektiivse populatsioonimahu suurenemisele.

2.1.3 Erinevate tõugude efektiivne populatsioonimaht ja selle muutumine ajas

Järgnevalt hinnatakse Eesti piimaveiste efektiivset populatsioonimahtu peatükis 1.1 kirjeldatud meetodil. Selleks leitakse iga tõu jaoks emade ja isade arv aastate lõikes ning seejärel rakendatakse valemit (1).

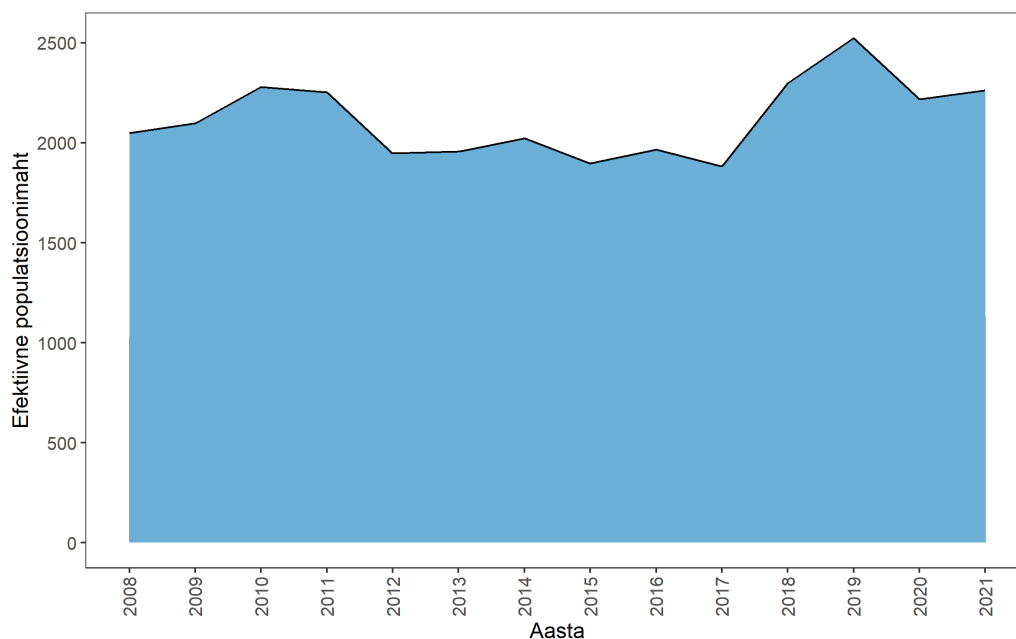
Efektiivse populatsioonimahu arvutamisel, mis põhineb sugupuuandmetel ja inbriidingumääral ning mida kasutatakse alternatiivina isade ja emade arvul põhinevale

meetodile, on kasutada andmed vaid kuni aastani 2018. Seetõttu on ka käesolevas peatükis võrreldavuse huvides keskendunud eelkõige efektiivsele populatsioonimahule aastal 2018. Tulemused näitavad, et kõigi kolme Eestis kasvatatava piimaveisetõu efektiivne populatsioonimaht ületab maaeluministri määrusega (2018) kehtestatud alampiiri, milleks on 50. Aastal 2018 oli eesti holsteini tõu efektiivne populatsioonimaht 2296,8, eesti punasel tõul 556,8 ning eesti maatõul 89,5. Efektiivse populatsioonimahu paremaks kirjeldamiseks arvutatakse ka suhtarv $\frac{N_e}{N}$. Suhe iseloomustab, kui suur osa populatsioonist panustab aktiivselt järglaste saamisse. Ideaalses populatsioonis oleks selle suhte väärtus ligikaudu üks. Tabelist 1 ilmneb, et mida suurem on efektiivne populatsioonimaht ja tegelik populatsioonisuurus, seda väiksem on nimeatud suhe. Näiteks eesti holsteini tõu puhul panustab järglaste saamisesse vaid 9% populatsiooni isenditest, kuigi nimetatud tõu puhul on tegemist kõige suuremaarvulisema ning efektiivseima populatsiooniga. Eesti punase tõu puhul saadakse suhte väärtuseks 18% ning eesti maatõu puhul ligikaudu 55% ehk üle poole populatsioonist osaleb aktiivselt paljunemises.

Tabel 1: Efektiivne populatsioonimaht aastal 2018.

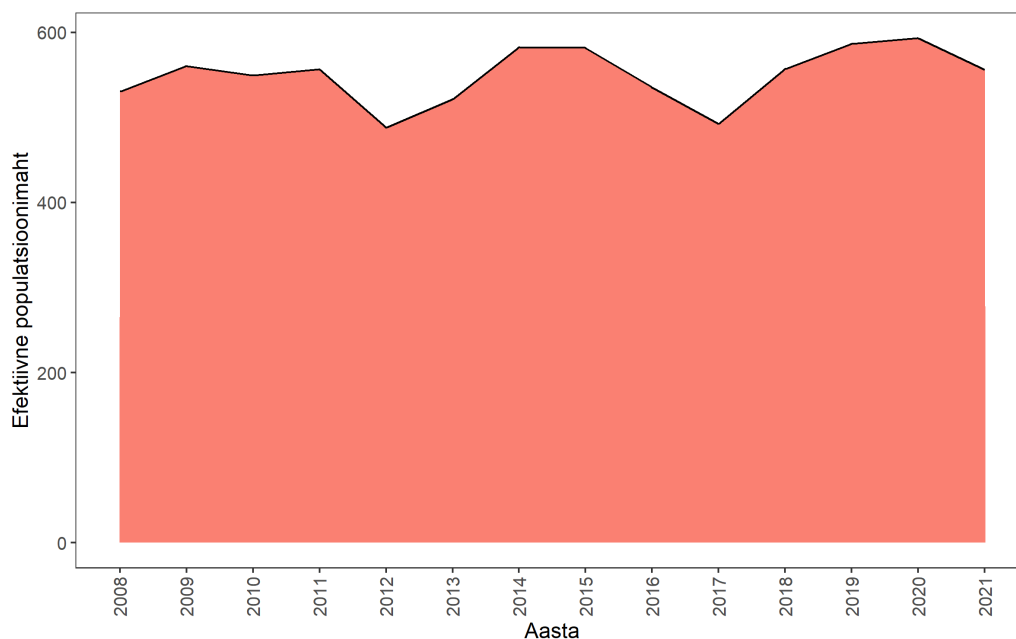
Tõug	Efektiivne populatsioonimaht (N_e)	Populatsiooni suurus (N)	Suhe (N_e/N)
Eesti holstein	2296,8	24 893	0,0923
Eesti punane	556,8	3038	0,1833
Eesti maatõug	89,5	164	0,5455

Eesti holsteini tõugu piimaveiste puhul on isade arv aastatel 2008–2021 varieerunud vahemikus 480–648. Samal perioodil on emade arv olnud vahemikus 22 236–25 373. Joonisel 7 on esitatud eesti holsteini tõu efektiivne populatsioonimaht ajavahemikul 2008–2021. Vaatluse all olnud 14 aasta jooksul on eesti holsteini tõu efektiivne populatsioonimaht püsinud vahemikus 1882–2525. Efektiivne populatsioonimaht on olnud madalaim aastatel 2012, 2015 ja 2017 ning kõrgeim aastatel 2010, 2018 ja 2019, mis vastab ka isade arvu muutustele nendel aastatel. Viimaste andmete alusel on eesti holsteini tõu efektiivne populatsioonimaht 2261,6 ning ligikaudu 9% populatsioonist panustab järglaste saamisse.



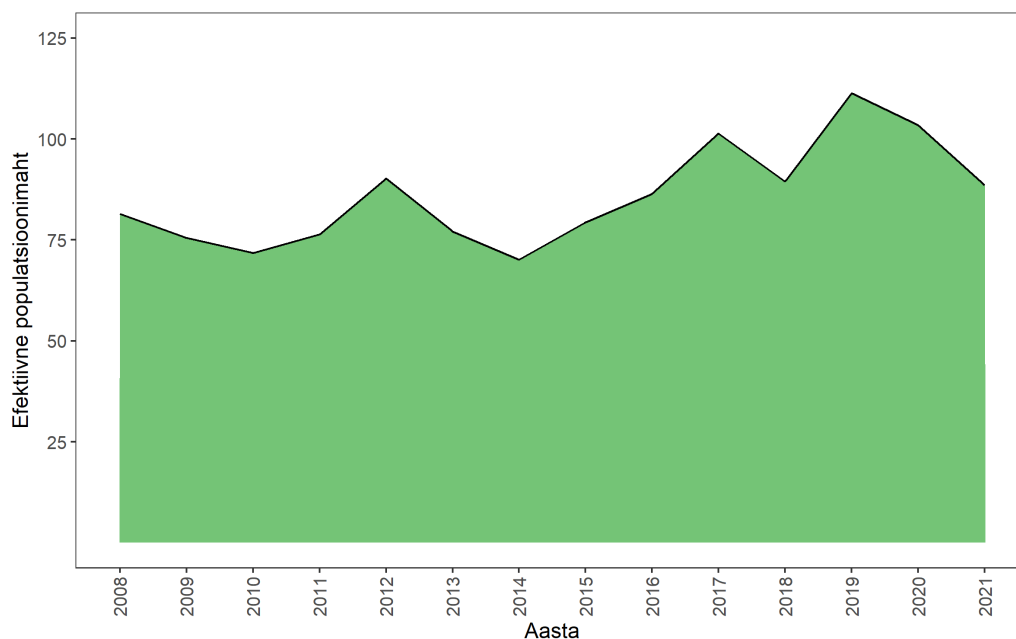
Joonis 7: Eesti holsteini tõu efektiivne populatsioonimaht.

Eesti punase tõu puhul on isade arv aastatel 2008–2021 kõikunud 125 ja 157 vahel, saavutades maksimumi aastal 2020. Aastaks 2021 oli isade arv vähenenud 147-ni. Erinevalt isadest on emade arv aastatel 2008–2021 näidanud pidevat langustrendi. Aastal 2008 oli emade arv 5304, aga aastaks 2021 kahanes see 2548-ni. Joonisel 8 on esitatud eesti punase tõu efektiivne populatsioonimaht aastatel 2008–2021. Vaatluse all olevate aastate jooksul on eesti punase tõu efektiivne populatsioonimaht püsinud vahemikus 488–594. Jooniselt nähtub, et kuigi emade arv on vähenenud üle poole võrra, siis efektiivne populatsioonimaht on püsinud samal tasemel tänu isade arvu stabiilsusele. Efektiivne populatsioonimaht on olnud madalaim aastatel 2012, 2013 ja 2017, mis on ootuspärane, sest nendel aastatel oli isade arv kõige väiksem. Aastatel 2014, 2019 ja 2020 on aga efektiivne populatsioonimaht olnud kõrgeim, mis on samuti ootuspärane, sest neid aastaid iseloomustab suurenenud isade arv. Viimaste andmete põhjal on eesti punase tõu efektiivne populatsioonimaht 555,9 ning ligikaudu 21,5% populatsioonist panustab järglaste saamisse.



Joonis 8: Eesti punase tõu efektiivne populatsioonimaht.

Eesti maatõu puhul on isade arv aastatel 2008–2021 kõikunud vahemikus 20–33. Piimaveiste emade arv on samal perioodil jäänud vahemikku 97–187, saavutades maksimumi aastal 2020. Joonisel 9 on esitatud eesti maatõu efektiivne populatsioonimaht aastatel 2008–2021. Eesti maatõu efektiivne populatsioonimaht on püsinud tagasihoidlikul tasemel, ent siiski normi piires (> 50). Vaatluse all olevate aastate jooksul on eesti maatõu efektiivne populatsioonimaht püsinud vahemikus 70–112. Efektiivne populatsioonimaht on olnud madalaim aastatel 2009, 2010 ja 2014 ning kõrgeim aastatel 2017, 2019 ja 2020. Viimaste andmete põhjal on eesti maatõu efektiivne populatsioonimaht 88,5 ning ligikaudu 59% populatsioonist panustab järglaste saamisse.



Joonis 9: Eesti maatõu efektiivne populatsioonimaht.

Leitud efektiivsete populatsioonimahtude puhul peab siiski arvestama asjaoluga, et erinevalt rakendatud ja Eestis seadusessegi sisse kirjutatud (Maaeluministri määrus, 2018) valemi teoreetilistest eeldustest, ei ole tegelikkuses pullide kasutusintensiivsus ühesugune. Näiteks eesti holsteini tõu puhul on just enam kasutatud pullid omavahel suhteliselt lähedalt sugulased (Kaart, 2020). Seetõttu kõigi kolme tõu puhul saadud efektiivsed populatsioonimahud ilmselt ülehindavad populatsioonide tegelikku geneetilist mitmekesisust.

2.2 Eesti piimaveisetõugude efektiivne populatsioonimaht sugupuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel

2.2.1 Andmete kirjeldus

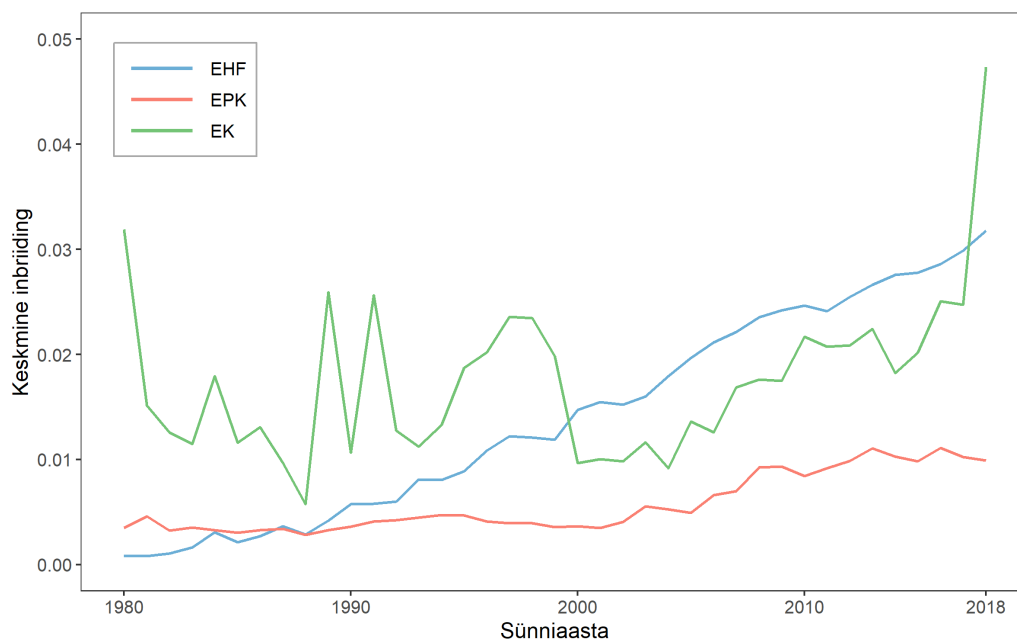
Käesolevas peatükis kasutatav andmestik sisaldab 1 795 958 Eesti piimaveise andmeid. Andmestikus sisalduvad tunnused, mida antud töös kasutatakse, on välja

toodud lisas 5. Andmete analüüsiks eemaldatakse andmestikust puuduvaid väärtusi sisaldavad kirjed, seega jäävad alles 1 294 764 piimaveise andmed, kelle sünniaasta jääb ajavahemikku 1947 kuni 2018. Iga looma kohta on teada järgmised kaheksa tunnust: veise identifitseerimiskood (*ID*), sugu (*Sugu*), tõug (*Toug*), sünniaasta (*SA*), veise vanemate identifitseerimiskoodid (*IsaID* ja *EmalID*) ning nende sünniaastad (*IsaSA* ja *EmalSA*). Andmestikus olevatest piimaveistest 65,2% ($n = 844\,044$) on eesti holsteini tõugu, 34,4% ($n = 445\,737$) eesti punast tõugu ja 0,4% ($n = 4983$) eesti maatõugu. Andmestikus domineerivad emasloomad, kes moodustavad 99,2% kõikidest vaadeldud piimaveistest.

2.2.2 Inbriiding erinevates tõugudes

Efektiivse populatsioonimahu arvutamisel kasutatav valem põhineb suures osas inbriidingu tasemel, mistõttu on oluline analüüsida ka piimaveiste inbriidingu muutusi ajas. Antud töös kasutatakse inbriidingu hindamiseks rakendustarkvara R paketti „pedigreem“. Esmalt rakendatakse funktsiooni *editPed*, mis järjestab piimaveised geneoloogilises järjekorras nii, et vanemad paiknevad andmetabelis oma järglastest alati eespool. Selle põhjal jagatakse veised kunstlikesse generatsioonidesse (andmestikus tunnus *gene*). Niimoodi toimides saadakse piimaveiste generatsioonide arvuks 21. Seejärel teisendatakse andmestik funktsiooni *pedigree* abil sugupuude formaati. Andmestikus vastab igale reale piimaveise identifitseerimiskood ning veergudes on piimaveisele vastava ema ja isa identifitseerimiskoodid. Järgmisena kasutatakse funktsiooni *inbreeding*, mille abil arvutatakse iga looma inbriidingu koefitsient (andmestikus tunnus *Inbreeding*).

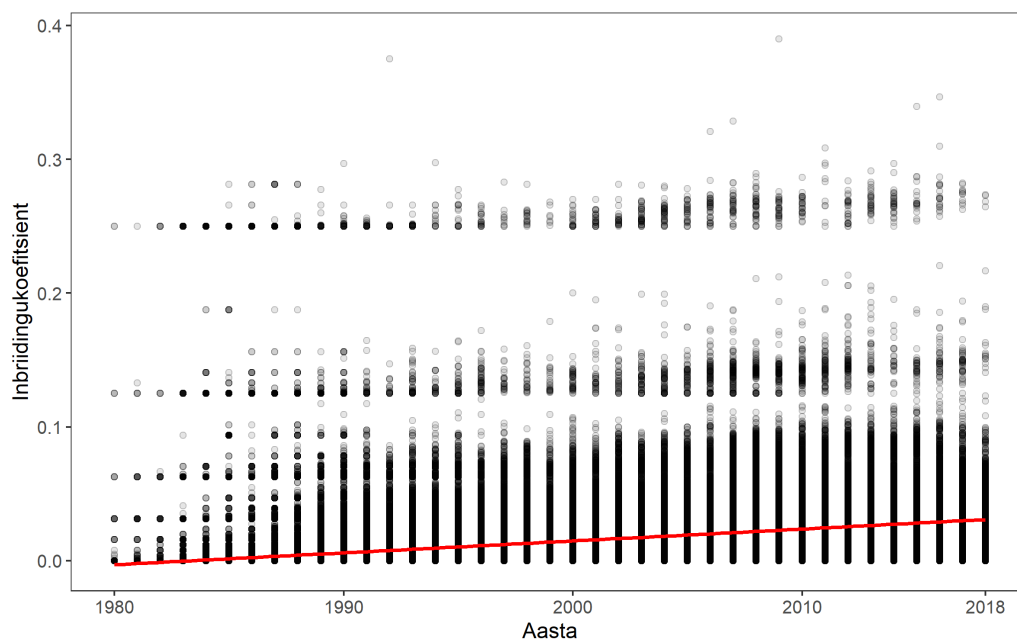
Analüüsiks kasutatud andmestiku põhjal ulatub piimaveiste populatsioonis inbriidingu koefitsiendi maksimaalne väärtus 0,4-ni, samas kui kogu populatsiooni keskmine inbriidingu koefitsient on oluliselt madalam – 0,0108. Jooniselt 10 selgub, et kõigi kolme tõu puhul on keskmine inbriiding võrreldes aastaga 1980 tõusnud. Suurimad aastased kõikumised esinevad eesti maatõu puhul, mille keskmine inbriidingu koefitsient ulatus aastal 2018 ligikaudu 0,05-ni. Eesti punase ja eesti holsteini tõu



Joonis 10: Eesti piimaveiste inbriidingu muutumine tõugude lõikes.

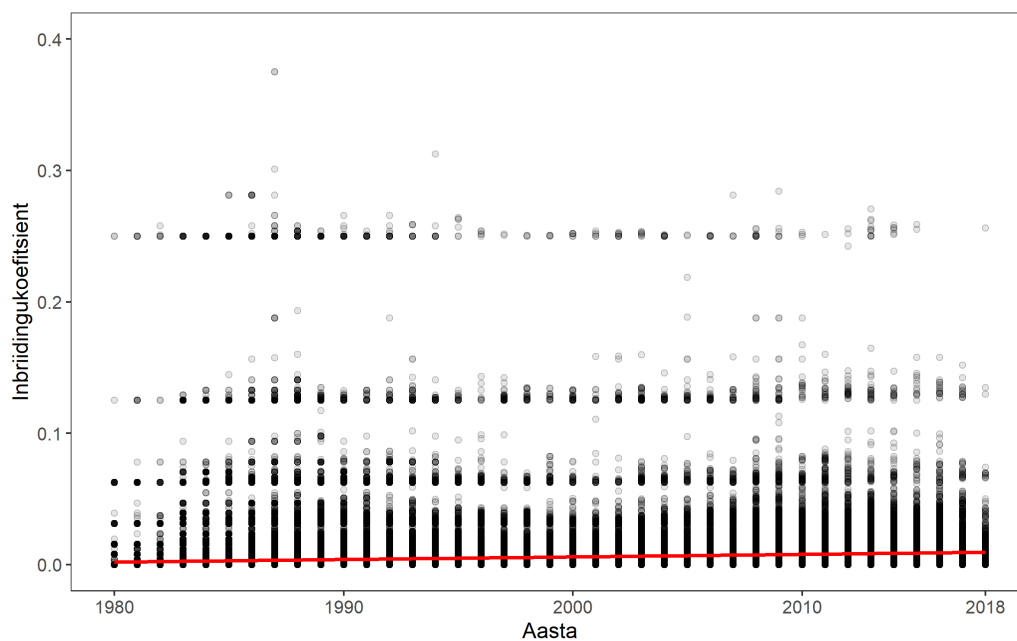
puhul on tõus olnud ühtlasem. Eesti punasel tõul on inbriiding püsinud valdavalt alla 0,01, kuid viimastel aastatel on täheldatav kerge kasv. Eesti holsteini tõul on inbriiding suurenenud järk-järgult, olles aastaks 2018 ligikaudu 0,03.

Joonis 11 kujutab eesti holsteini tõu inbriidingukoefitsientide muutust ajavahe-
mikus 1980–2018. Iga graafiku punkt esindab üksiku looma inbriidingukoefitsienti
vastaval aastal ning punane joon näitab inbriidingu taseme trendi. Joonisel viitab
punane joon inbriidingutaseme tõusule populatsioonis. Lisaks on märgata, et järjest
suurem osa veistest on madala inbriidingukoefitsiendiga ($< 0,1$).



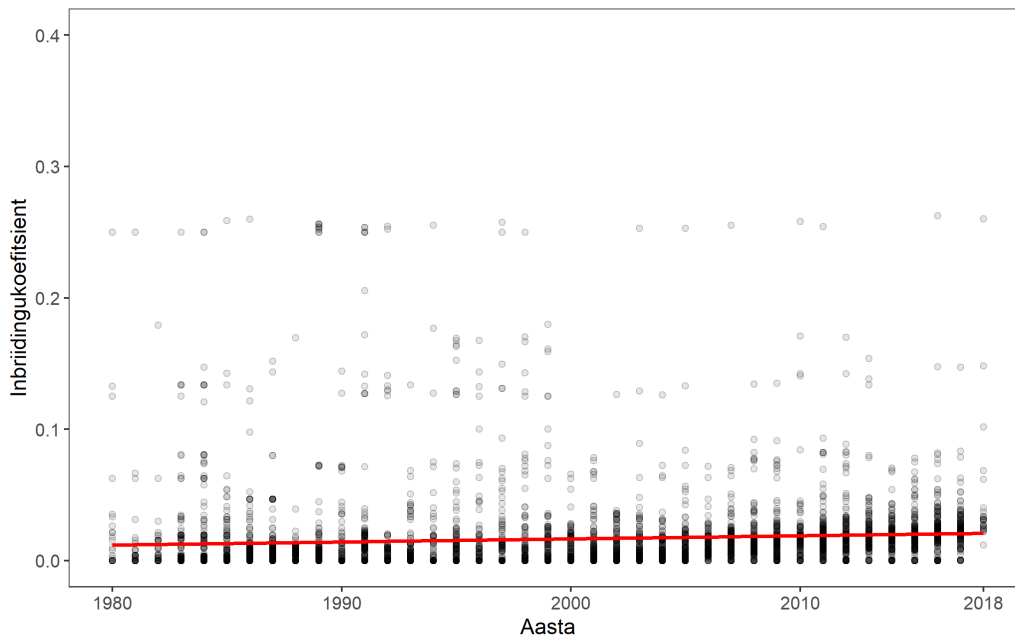
Joonis 11: Eesti holsteini tõu inbriidingukoeffitsiendid.

Joonisel 12 on kujutatud eesti punase tõu inbriidingukoeffitsientide muutust aja-
vahemikus 1980–2018. Jooniselt nähtub, et keskmine inbriidingutase on püsinud
madalamal kui eesti holsteini tõu puhul. Eesti punast tõugu piimaveiste seas esi-
neb nii mitteinbriidseid kui ka kõrge inbriidinguga isendeid.



Joonis 12: Eesti punase tõu inbriidingukoefitsiendid.

Joonis 13 kujutab eesti maatõugu piimaveiste inbriidingukoefitsientide muutust ajavahemikus 1980–2018. Jooniselt ilmneb, et keskmine inbriidingutase on püsinud madalamal kui eesti holsteini tõu puhul, kuid kõrgemal kui eesti punase tõu puhul. Aastal 2018 ei sündinud ühtegi mitteinbriidset looma.



Joonis 13: Eesti maatõu inbriidingukoeffitsiendid.

2.2.3 Inbriidingu alusel hinnatud efektiivne populatsioonimaht erinevates tõugudes

Järgnevalt hinnatakse Eesti piimaveiste efektiivset populatsioonimahtu peatükis 1.2 kirjeldatud meetodil, kasutades selleks rakendustarkvara R paketi „pedigree“ abil hinnatud inbriidingukoeffitsiente.

Efektiivse populatsioonimahu hindamiseks valemi (2) abil tuleb määrata, mitu aastat vastab ühele põlvkonnale ehk hinnata generatsiooniintervall. Generatsiooniintervalliks nimetatakse vanema keskmist vanust järglase sündimise ajal (Dechow, 2022). Esmalt hinnatakse generatsiooniintervall lineaarse regressioonimudeli abil kujul $SA \sim gene$, mille tulemusena saadakse generatsiooni pikkuseks 2,9 aastat. Mudel osutub statistiliselt oluliseks ning mudeli kirjeldavus on 89%. Siiski ei vasta mudel eeldustele, sest juhuslike vigade hajuvus ei ole konstantne. Tuleb arvesse võtta, et põlvnemisandmete puudulikkuse tõttu kuuluvad samasse generatsiooni väga erineva sünniaastaga loomad. Eeltoodud põhjustel ei sobi mudel usaldusväärseks

generatsiooniintervalli hindamiseks. Alternatiivina hinnatakse generatsiooniintervall arvutades iga vanema, nii ema kui isa, keskmine vanus järglase sündimise ajal. Saadud väärtuste keskmist kasutatakse hinnangulise generatsiooniintervallina. Nii isa kui ka ema keskmiseks vanuseks järglase sünnil saadakse 4,3 aastat. Seetõttu määratakse hinnanguliseks generatsiooniintervalliks 4,3 aastat. Saadud tulemus on kooskõlas ka kirjanduses avaldatuga, mille kohaselt võiks piimaveiste hinnanguline generatsiooniintervall jääda vahemikku 4–4,5 aastat (Lush, 1943).

Põllumajandusloomadele suhteliselt konstantse intensiivsusega rakendatud kunstliku valiku tõttu on loomulik, et inbriiding kasvab ajas lineaarselt (Ernits et al., 2018). Seega avaldades valemist (2) inbriidingukoefitsiendi nihke ΔF_t , saab leida inbriidingu kasvu ühe põlvkonna kohta valemiga

$$\Delta F_t = \frac{1}{2N_e},$$

kus ühele põlvkonnale vastab 4,3 aastat. Aastatepõhise inbriidingukasvu hindamiseks sobib lineaarne regressioonimudel kujul

$$F = a + b \cdot SA,$$

kus b tähistab inbriidingu kasvu aastas. Sellisel juhul avaldub efektiivne populatsioonimaht järgmise valemiga:

$$N_e = \frac{1}{2 \cdot 4,3 \cdot b}.$$

Järgnevalt leitakse efektiivne populatsioonimaht eesti holsteini tõugu piimaveiste puhul. Efektiivne populatsioonimaht hinnatakse kahel erineval ajaperioodil. Võttes analüüsi aluseks kõik andmestikus olevad andmed alates aastast 1947 kuni aastani 2018, saadakse efektiivseks populatsioonimahuks 131,6. Varasemate aastate andmete puudulikkus võib tulemusi kallutada. Selle vähendamiseks kaasatakse analüüsi andmed alates aastast 2008. Sel viisil saadakse efektiivse populatsioonimahu

hinnanguks 158,3. Leitud efektiivse ja tegeliku populatsioonimahu suhtarvud on vastavalt 0,0002 ja 0,0006. Seega mõlemal juhul panustab järglaste saamisel vähem kui 0,1% kogu populatsioonist. Esimesel meetodil saadi efektiivseks populatsioonimahuks 2296,8 ning suhtarvuks 0,0923. Seega vaadeldes perioodi alates aastast 2008, erineb kahel eri meetodil leitud efektiivne populatsioonimaht 14,5 korda.

Eesti punast tõugu piimaveiste andmete analüüs kogu perioodil 1955–2018 annab efektiivseks populatsioonimahuks 596,5. Jättes analüüsi ainult andmed alates aastast 2008, saadakse efektiivseks populatsioonimahuks 615,2. Vastavad efektiivse ja tegeliku populatsioonimahu suhtarvud on 0,0013 ja 0,0129. Seega osaleb esimesel juhul järglaste saamises ligikaudu 0,1% ning teisel juhul 1,3% kogu populatsioonist. Esimesel meetodil saadi efektiivseks populatsioonimahuks 556,8 ning suhtarvuks 0,1833. Seega vaadeldes perioodi alates aastast 2008, erineb eri meetoditel leitud efektiivne populatsioonimaht 1,1 korda. Esimese meetodi puhul leitud hinnangul panustab järglaste saamisse 17% rohkem isendeid.

Eesti maatõugu piimaveiste andmete analüüs kogu perioodil 1953–2018 annab efektiivseks populatsioonimahuks 468,6. Piirdudes analüüsis andmetega alates aastast 2008, saadakse hinnanguks 129,1. Leitud efektiivse ja tegeliku populatsioonimahu suhtarvud on vastavalt 0,0940 ja 0,0898. Seega mõlemal juhul osaleb järglaste saamisel ligikaudu 9% populatsioonist. Esimesel meetodil saadi efektiivseks populatsioonimahuks 89,5 ning suhtarvuks 0,5455. Seega vaadeldes perioodi alates aastast 2008, erineb kahel eri meetodil leitud efektiivne populatsioonimaht 1,4 korda. Esimese meetodi puhul leitud hinnangul panustab järglaste saamisse oluliselt rohkem isendeid, ligikaudu 45% rohkem, kui teise meetodi puhul.

Kokkuvõte

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgiks on kirjeldada erinevaid võimalusi, kuidas hinnata efektiivset populatsioonimahtu ning rakendada neid Eestis kasvatatavate piimaveiste efektiivse populatsioonimahu arvutamiseks. Töö esimeses osas antakse ülevaade kahest peamisest efektiivse populatsioonimahu arvutamise meetodist. Töö teises pooles rakendatakse eeltoodud meetodeid eesti holsteini, eesti punast ja eesti maatõugu piimaveiste andmetel.

Analüüsi tulemused näitavad, et kõigi kolme piimaveisetõu efektiivsed populatsioonimahud ületavad mõlema kasutatud meetodi puhul miinimummäära, milleks loetakse 50. Emas- ja isasloomade arvu alusel leitud efektiivse populatsioonimahu ja tegeliku populatsiooni suhted on märkimisväärselt suuremad kui sugupuuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel leitud hinnangud. Tulemustest selgub, et eesti punast tõugu ja eesti maatõugu piimaveiste efektiivsed populatsioonimahud ei sõltu kasutatud meetodist, andes mõlemal juhul sarnased väärtused. Seevastu eesti holsteini tõugu piimaveiste puhul erinevad kahe eri meetoditega leitud efektiivsed populatsioonimahud enam kui kümnekordselt. Nimelt emas- ja isasloomade arvu alusel saadakse efektiivse populatsioonimahu hinnanguks 2297 ning sugupuuandmete ja neist hinnatud inbriidingu alusel saadakse hinnanguks vaid 158. Esimese meetodi alusel järjestuvad tõud efektiivse populatsioonimahu põhjal järgmiselt: suurim hinnang saadakse eesti holsteinil, sellele järgneb eesti punane ning väikseim hinnang saadakse eesti maatõul. Teise meetodi puhul on järjestus järgmine: eesti punane, eesti holstein ja eesti maatõug. Tulevastes uuringutes võiks samadel andmetel rakendada veel teisigi efektiivse populatsioonimahu hindamise meetodeid, näiteks võtta arvesse emas- ja eelkõige isasloomade kasutamise intensiivsust. Samuti võiks püüda hinnata efektiivset populatsioonimahtu olemasolevate genotüübiandmete põhjal.

Kasutatud allikad

- Crow, J. F. & Kimura, M. (2009). *An introduction to population genetics theory*. New Jersey: The Blackburn Press. URL: <https://archive.org/details/an-introduction-to-population-genetics-theory-pdfdrive/mode/2up> (vaadatud 09.05.2025).
- Dechow, C. (2022). Generation intervals in the age of genomics. *Hoard's Dairyman*. URL: <https://hoards.com/article-31937-generation-intervals-in-the-age-of-genomics.html> (vaadatud 04.05.2025).
- Eesti jõudluskontrolli aastaraamat. (2024). Tartu: Ecoprint. URL: https://www.epj.ee/assets/tekstid/aastaraamatud/aastaraamat_2023.pdf (vaadatud 31.03.2025).
- Eesti Tõuloomakasvatuse Liit. (2024). Efektiivsest populatsioonimahust loomakasvatuses – mida see suurus näitab?. *Tõuloomakasvatus*, **2**, 15 - 19. URL: https://toulloom.et11.ee/?ARHIIV/2024/2024_2 (vaadatud 08.05.2025).
- Ernits, E., Hallap, T., Jaakma, Ü., Jalakas, M., Kask, K., Kavak, A., Kurõkin, J., Kõks, S., Kärt, O., Mark, E., Nahkur, E., Nõmm, M. & Padrik, P. (2018). *Veise sigimine: Kõrgkooliõpik*. Tartu: Eesti Maaülikool. URL: <http://hdl.handle.net/10492/4405> (vaadatud 09.05.2025).
- Falconer, D. S. & Mackay, T. F. C. (1996). *Introduction to quantitative genetics. 4th edition*. Harlow: Longman. URL: <https://archive.org/details/IntroductionToQuantitativeGenetics/mode/2up> (vaadatud 24.03.2025).
- Kaart, T. (2010). Indiviidide vaheline aditiivgeneetiline sugulus. URL: <http://ph.emu.ee/~ktanel/sugulus1/olemus4.php> (vaadatud 07.04.2025).
- Kaart, T. & Möls, T. (2010). Populatsioonigeneetika genotüüpide tasemel. URL: http://ph.emu.ee/~ktanel/MTMS_02_007/loeng_01_2010web.pdf (vaadatud 12.05.2025).
- Kaart, T. (2020). Eesti piimaveiste aretuses kasutatud pullide omavaheline sugulus.

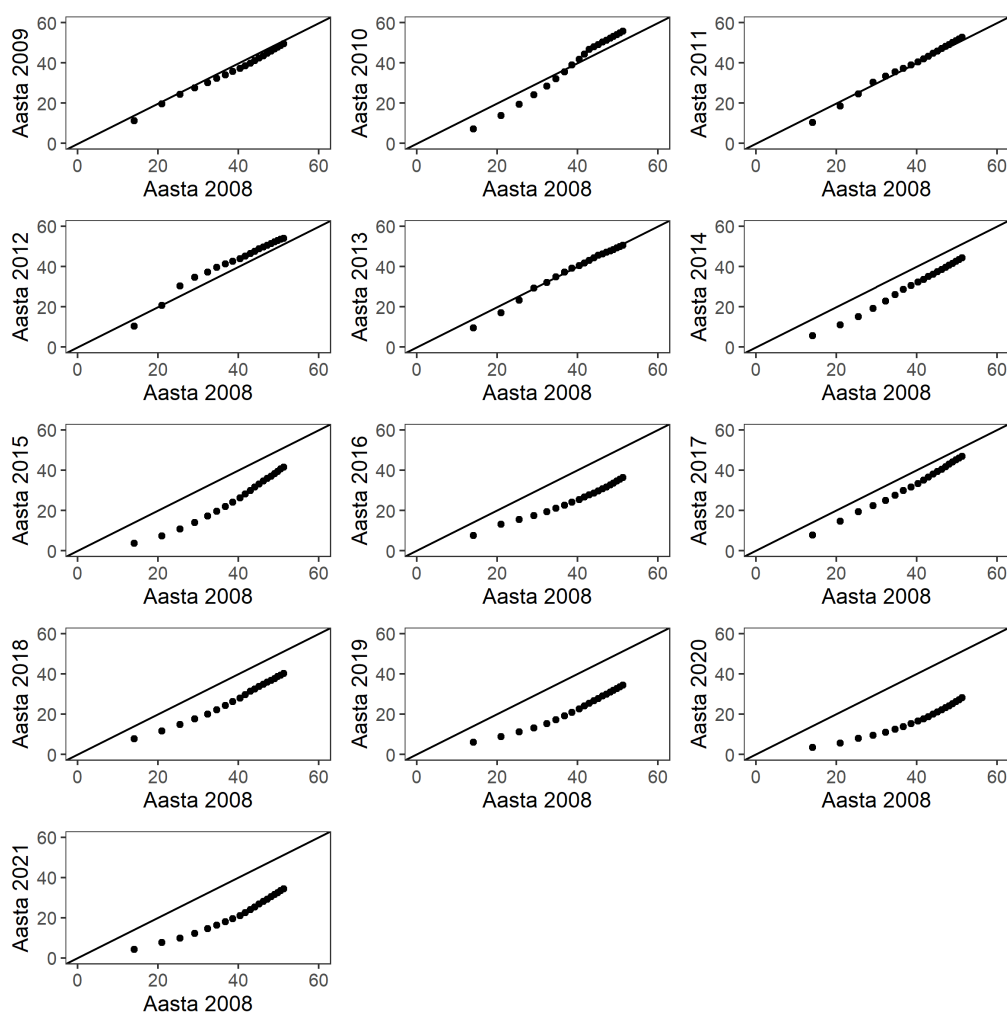
- Kogumikus O. Saveli (Toim), *Tõuaretuse tänapäev. Pühendatud tõuraamatu pidamise 135. aastapäevale Eestis ja aastalehmalt 10 114 kg piima saavutamisele 2019. a* (lk. 53-55). Tartu: Paar OÜ. URL: <https://www.etis.ee/Portal/Publications/Display/92ba6538-088c-4db5-8ce2-f22b6c18f5f7> (vaadatud 14.05.2025).
- Kaart, T. (2024). Eesti piimaveisetõugude geneetiline struktuur ja selle dünaamika viimastel aastakümnetel. Kogumikus E. Kinkar (Toim), *Teadusrikas Eesti 2023. Grandiprojektide tulemuste kogumik* (lk. 37). Tartu: Eesti Teadusagentuur. doi: 10.58009/aere-perennius0145.
- Kujala, S. (n.d.). Effective population size. URL: <https://slideplayer.com/slide/13318584/> (vaadatud 07.04.2025).
- Lush, J. L. (1943). *Animal breeding plans*. Ames: Iowa State College Press. URL: <https://archive.org/details/in.ernet.dli.2015.207427/mode/2up> (vaadatud 04.05.2025).
- Maaeluministri määrus. (2018). URL: <https://www.riigiteataja.ee/akt/129122018009> (vaadatud 25.02.2025).
- Michel, A.P., Grushko, O., Guelbeogo, W.M., Sagnon, N., Costantini, C. & Besansky, N.J. (2006). Effective population size of *Anopheles funestus* chromosomal forms in Burkina Faso. *Malaria Journal*, **5**:115, 1-6. doi: 10.1186/1475-2875-5-115.
- Waples, R. S. (2025). The idiot's guide to effective population size. *Molecular Ecology*, 1-25. doi: 10.1111/mec.17670.

Lisa 1. Esimese andmestiku tunnused

Tabel 2: Esimese andmestiku tunnused.

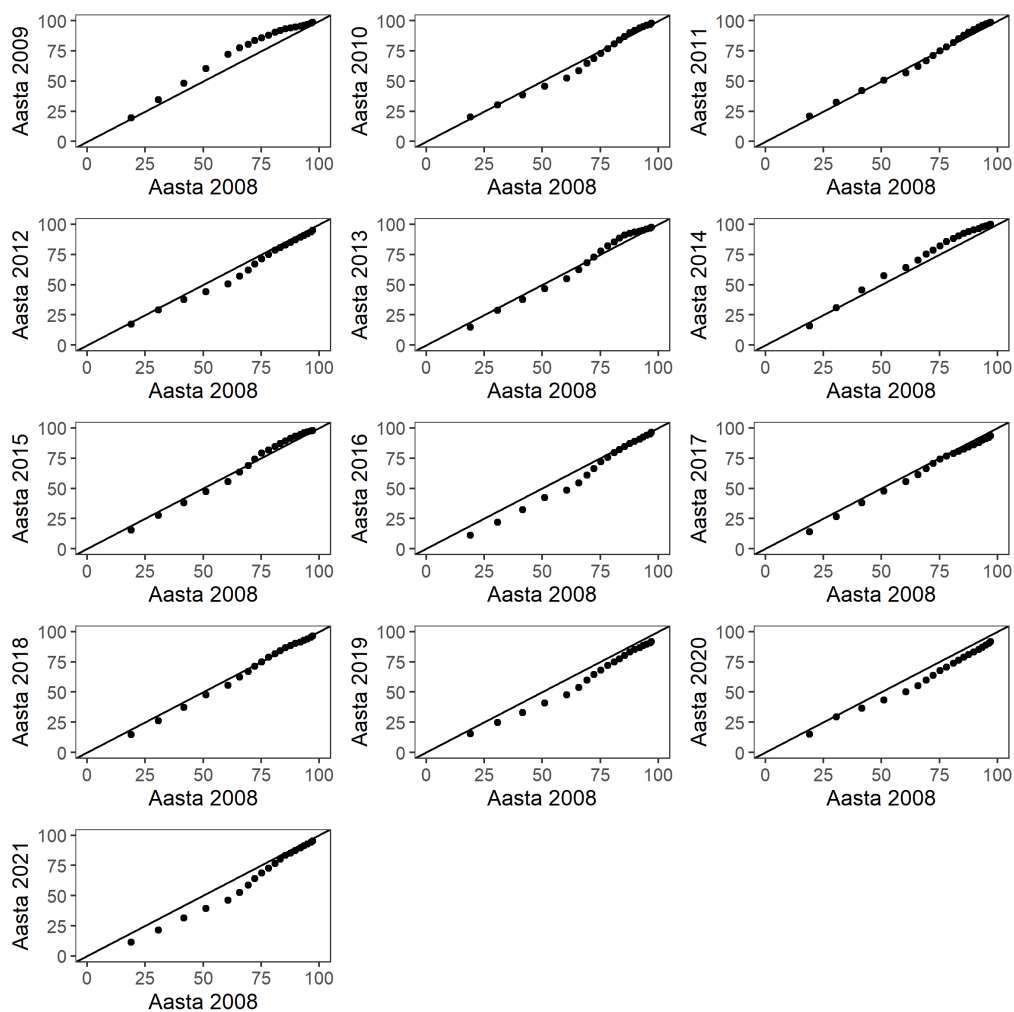
Tunnuse lühend	Kirjeldus	Puuduvaid väärtusi
<i>ID</i>	Piimaveise identifitseerimiskood, mis koosneb 8–9 numbrist.	0
<i>TOUG</i>	Piimaveise tõug. Väärtuseks eesti holstein (<i>EHF</i>), eesti punane (<i>EPK</i>) või eesti maatõug (<i>EK</i>).	0
<i>S_aasta</i>	Piimaveise sünniaasta. Väärtuseks aasta 2008 kuni 2021.	0
<i>SIRE_ID</i>	Piimaveise isa identifitseerimiskood, mis koosneb 5-9 numbrist.	7343
<i>DAM_ID</i>	Piimaveise ema identifitseerimiskood, mis koosneb 8–11 numbrist.	774

Lisa 2. Eesti holsteini tõugu pullide kasutusintensiivsuse muutus ajas



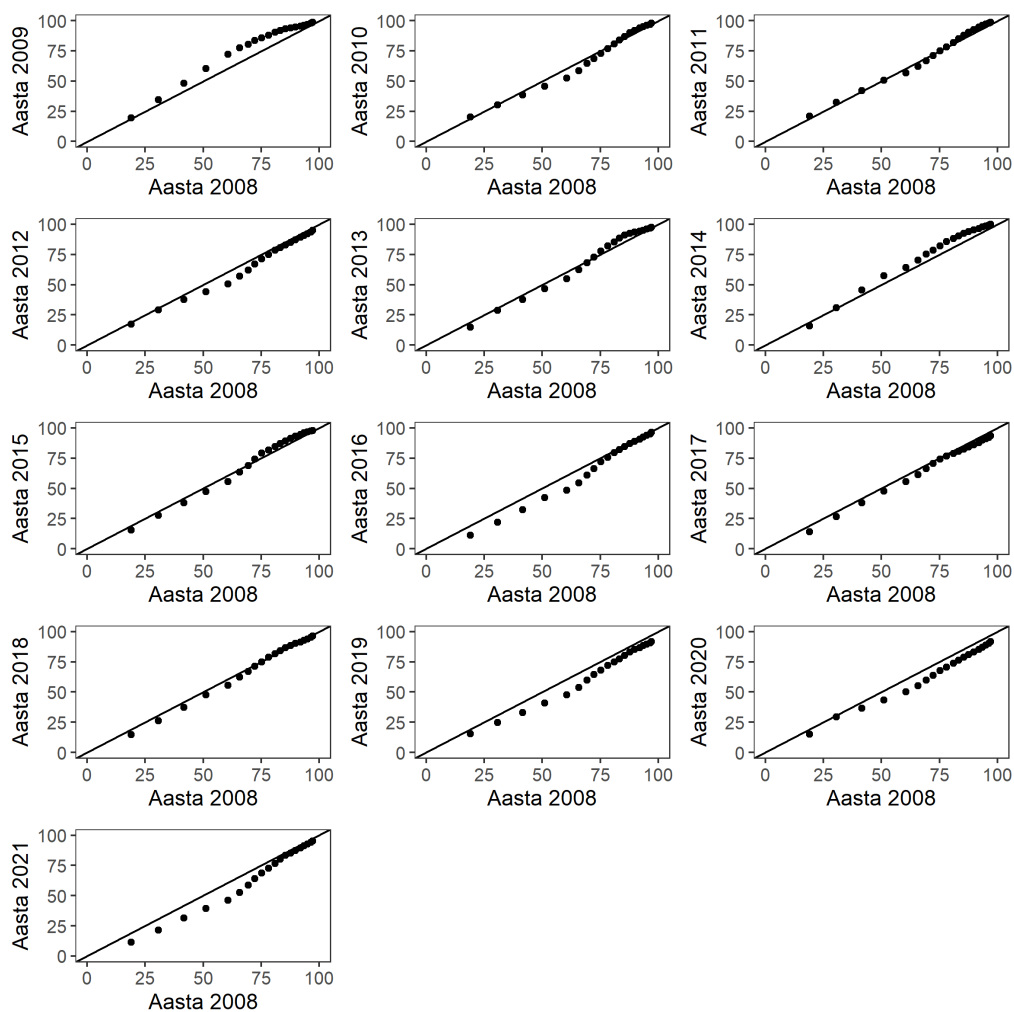
Joonis 14: Kahekümne konkreetsel aastal vahemikust 2009–2021 enam kasutatud eesti holsteini tõugu pulli veiste kumulatiivne osakaal võrreldes 20 enamkasutatud pulli veiste kumulatiivse osakaaluga aastal 2008.

Lisa 3. Eesti punast tõugu pullide kasutusintensiivsuse muutus ajas



Joonis 15: Kahekümne konkreetsel aastal vahemikust 2009–2021 enam kasutatud eesti punast tõugu pulli veiste kumulatiivne osakaal võrreldes 20 enamkasutatud pulli veiste kumulatiivse osakaaluga aastal 2008.

Lisa 4. Eesti maatõugu pullide kasutusintensiivsuse muutus ajas



Joonis 16: Kahekümne konkreetsel aastal vahemikust 2009–2021 enam kasutatud eesti maatõugu pulli veiste kumulatiivne osakaal võrreldes 20 enamkasutatud pulli veiste kumulatiivse osakaaluga aastal 2008.

Lisa 5. Teise andmestiku tunnused

Tabel 3: Teise andmestiku tunnused.

Tunnuse lühend	Kirjeldus	Puuduvaid väärtusi
<i>ID</i>	Piimaveise identifitseerimiskood, mis koosneb 5-12 numbrist.	0
<i>Sugu</i>	Piimaveise sugu. Väärtuseks isane (1) või emane (2).	0
<i>Toug</i>	Piimaveise tõug. Väärtuseks eesti punane (1), eesti holstein (2) või eesti maatõug (3).	18 319
<i>SA</i>	Piimaveise sünniaasta. Väärtuseks aasta 1937 kuni 2018.	23 689
<i>IsaID</i>	Piimaveise isa identifitseerimiskood, mis koosneb 5–11 numbrist.	84 908
<i>EmaID</i>	Piimaveise ema identifitseerimiskood, mis koosneb 8–12 numbrist.	453 185
<i>IsaSA</i>	Piimaveise isa sünniaasta. Väärtuseks aasta 1942 kuni 2016.	88 797
<i>EmaSA</i>	Piimaveise ema sünniaasta. Väärtuseks aasta 1937 kuni 2017.	477 690

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Triinu-Liis Paavel,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose „Efektiivne populatsioonimaht ja selle hindamine Eesti piimaveisetõugudel“, mille juhendaja on Tanel Kaart, reprodutseerimiseks eesmärgiga seda säilitada, sealhulgas lisada digitaalarhiivi DSpace kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
2. Annan Tartu Ülikoolile loa teha punktis 1 nimetatud teos üldsusele kättesaadavaks Tartu Ülikooli veebikeskkonna, sealhulgas digitaalarhiivi DSpace kaudu Creative Commons'i litsentsiga CC BY NC ND 3.0, mis lubab autorile viidates teost reprodutseerida, levitada ja üldsusele suunata ning keelab luua tuletatud teost ja kasutada teost ärieesmärgil, kuni autoriõiguse kehtivuse lõppemiseni.
3. Olen teadlik, et punktides 1 ja 2 nimetatud õigused jäävad alles ka autorile.
4. Kinnitan, et lihtlitsentsi andmisega ei riku ma teiste isikute intellektuaalomandi ega isikuandmete kaitse õigusaktidest tulenevaid õigusi.

Triinu-Liis Paavel

14.05.2025