

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Nele-Rita Põldma

**INIMESTE SILMA VIKERKESTA VÄRVUSE
VARIEERUVUSE PÕHJUSED JA TAGAJÄRJED**

Bakalaureusetöö
12 EAP

Juhendaja: Peeter Hõrak, PhD

TARTU 2024

Infoleht

Inimeste silma vikerkesta värvuse varieeruvuse põhjused ja tagajärjed

Inimeste silma vikerkesta pigmentatsioon on väga varieeruv – seda määravad nii silmas sisalduva melaniini kontsentratsioon kui ka vikerkesta kihiline struktuur, mida mõjutavad mitmed pärilikud tegurid. Vikerkesta pigmentatsiooni geneetiline varieeruvus on suurim Euroopa populatsioonide hulgas. Ehkki vikerkesta värvuse varieeruvuse pärilikke tegureid on varasemalt uuritud, ei ole siiani teada, mis tingib ulatusliku varieeruvuse ning kas seda saaks selgitada adaptiivsete tegurite abil. Bakalaureusetöö eesmärk on koondada seni teadaolev informatsioon inimese vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvuse kohta, keskendudes päritavusele ning adaptiivsetele selgitustele. Töös käsitletakse spetsiifilisi geene, mis vikerkesta värvuse kujunemises osalevad; kirjeldatakse seost juuste ja naha pigmentatsiooniga; antakse ülevaade ajaloolistest ja antropoloogilistest andmetest ning adaptiivsetest teooriatest. Leitud seosed vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvuse ning isiksuseomaduste vahel on tõenäoliselt tingitud pleiotroopiast, ent teooria kinnitamiseks tasuks läbi viia täiendavaid geneetilisi võrdlusi.

Märksõnad: *iiris, iirise pigmentatsioon, värvus, varieeruvus, silma morfoloogia, päritavus, geenid, kohastumus, kohastumuslikud tagajärjed, käitumuslikud selgitused.*

CERC: B280 Loomaökoloogia

Abstract

The causes and consequences of variation in human iris pigmentation

Human iris pigmentation is a highly variable feature – it is determined by both the concentration of melanin in the eye, as well as the layered structure of the iris, and influenced by several hereditary factors. The genetic variability of iris pigmentation is highest among European populations. Although the hereditary factors of human iris variability have been explained in multiple studies, it is still unclear whether it can be explained by adaptivity. The aim of this bachelor's thesis is to compile the available scientific information about the variability of human iris pigmentation, focusing on heritability and adaptive explanations. The thesis discusses specific genes involved in the development of iris pigmentation; describes the connections between iris, skin and hair pigmentation; provides an overview of historical and anthropological data and adaptive theories. The connections found between variability of iris pigmentation and personality traits are likely due to pleiotropy, although additional genetic comparisons should be conducted to confirm this theory.

Keywords: *iris, iris pigmentation, colour, variation, eye morphology, heritability, genes, adaptation, adaptive causes, behavioural explanations.*

CERC: B280 Animal ecology

Sisukord

Sissejuhatus	5
1 Metoodika	7
2 Vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus	8
2.1 Vikerkesta ehitus	8
2.2 Pigmentatsiooni varieeruvus.....	10
3 Vikerkesta värvuse geneetiline taust	14
3.1 Vikerkesta päritavus	14
3.2 Vikerkesta värvuse tõenäosuse ennustamine.....	20
3.3 Seos juuste ja naha pigmentatsiooniga	21
3.4 Soolised erinevused	22
4 Adaptiivsed seletused iirise värvuse varieeruvusele	24
4.1 Ajalooline ja antropoloogiline taust	24
4.2 Silmavärvi eelistus paarilise valikul	26
4.3 Alternatiivsed adaptiivsed selgitused	29
4.3.1 Worthy teooria.....	29
4.3.2 Seos alkoholismiga	31
4.3.3 Seos isiksuseomadustega.....	33
4.4 Võrdlus teiste liikidega.....	35
4.4.1 Võrdlus lindude ja kahepaiksetega	35

4.4.2 Võrdlus teiste imetajatega	36
4.4.3 Primaadiuuringud	37
5 Arutelu	39
Kokkuvõte	43
Summary	44
Tänuavaldused	45
Kasutatud allikad	46
Internetiallikad	54
Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks	55

Sissejuhatus

Inimeste silmavärv, teisisõnu vikerkesta (iirise) pigmentatsioon on kompleksne tunnus, mis sõltub silma struktuurist ja füsioloogiast (Edwards *et al.*, 2015). Kõige enam varieerub vikerkesta pigmentatsioon teadaolevalt Euroopa populatsioonide hulgas; vähemal määral ka Põhja-Aafrikas, Lähis-Idas ja Kesk-Aasias, kusjuures värvus võib varieeruda helesinisest tumepruunini (Donnelly *et al.*, 2011; Edwards *et al.*, 2015). Ülejäänud maailma rahvaste seas on iirise pigmentatsioon homogeensem tunnus – esinevad erinevad pruuni värvuse varjundid (Edwards *et al.*, 2015). Seni on iirise pigmentatsiooni geneetikat uuritud eelkõige Euroopa populatsioonide näitel, vähem aga mitte-eurooplaste seas (Edwards *et al.*, 2015).

Geneetilised uuringud on näidanud, et silmavärvi varieeruvuse väljakujunemises mängivad suurt rolli geenid OCA2 ning HERC2 (Eiberg *et al.*, 2008). Aina enam on aga uuritud ka teisi kandidaatgeene, mille puhul on leitud seoseid naha-, juukse- ja silmavärvi avaldumisega, nt geenid TYR, TYRP1, SLC45-A2 ning MITF (Frudakis *et al.*, 2003; Sturm & Frudakis, 2004). Silmavärvi määramise muudab keerulisemaks tõsiasi, et iirises võib esineda ka osaline heterokroomia (*heterocromia iridis*), kus pupilli ümbritseb ülejäänud iirise pigmendist erineva värvusega pupillirõngas (Edwards *et al.*, 2015). Lisaks on vikerkestas võimalik määrata muid struktuure, sh Fuchs'i krüptid, Nevi pigmenditäpid, Wolffini sõlmed ning kontraktsioonivaod (Sturm & Larsson, 2009; Edwards *et al.*, 2016).

Vikerkesta geneetikast oluliselt vähem on uuritud iirise pigmentatsiooni seost adaptiivsusega ning iirise pigmentatsiooni varieeruvuse käitumuslike tagajärgi, mistõttu käesolev uurimistöö just sellele teemale keskendub. Seni on leitud, et varieeruvus võib olla seotud populatsiooni ajalooga, näiteks migratsioon D-vitamiinivaesematesse piirkondadesse, põllumajanduse areng jms tegurid, mis võisid viia kindlat genotüüpi soodustava positiivse valikuni (Richards *et al.*, 2003; Wilde *et al.* 2014). Uuritud on ka vikerkesta pigmentatsiooni seost käitumuslike eripäradega, nt silmavärvi eelistust partneri valikul ehk sugulise valiku esinemist (Laeng *et al.*, 2006; Negro *et al.*, 2017; Gračanin *et al.*, 2021). Seni ei ole aga jõutud ühesele järeldusele, kas silma vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust saab selgitada adaptiivsusega ning milliste käitumuslike mustrite seos vikerkesta pigmentatsiooniga on teaduslikult tõestatav, kui üldse.

Silmavärvi pärandumise ja varieeruvuse mõistmine on oluline nii neuronaalse arengu ja tervise hindamise seisukohast kui ka kriminalistikas. Nagu mainitud, ühtivad osaliselt geneetilised markerid, mis mõjutavad vikerkesta värvuse kujunemist ning juuste ja naha pigmentatsiooni arengut (Frudakis *et al.*, 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Jablonski & Chaplin, 2017). Naha pigmentatsioon ehk nahas sisalduva melaniini pigmendi koguse hulk kaitseb nahka UV-kiirguse eest, mis võimaldab vältida melanoomi (nahavähi) teket (Sajid *et al.*, 2021). Lisaks on leitud, et vikerkesta pigmentatsioon ja struktuur võib erineda Downi sündroomi puhul (esinevad Brushfield'i laigud) ning skisofreenia korral (erinevused krüptide ning pigmendilaikude esinemises), seega saab vikerkesta pigmentatsiooni ja struktuuri varieerumist käsitleda biomarkerina (Sturm & Larsson, 2009; Tian *et al.*, 2022). Samuti on vikerkesta varieeruvuse määramine oluline kohtuekspertiisis, kus kahtluslaste tuvastamiseks kasutatakse DNA fenotüüpimiseks süsteemi IrisPlex (Schneider *et al.*, 2019).

Käesoleva bakalaureusetöö eesmärgid:

1. Anda ülevaade olemasolevast silma vikerkesta pigmentatsiooni päritavust puudutavast informatsioonist, käsitledes nii Euroopa kui ka mitte-eurooplaste populatsioonidel põhinevaid uuringuid.
2. Selgitada välja inimeste vikerkesta pigmentatsiooni kujunemise ja populatsioonisisese ning populatsioonide vahelise varieeruvuse võimalikud adaptiivseid tagamaad.
3. Anda ülevaade, kas ja millised käitumuslikud muutused ning kohastumuslikud eripärad silmaiirise värvuse varieerumisega kaasnevad ning kuidas need vikerkesta värvusega korreleeruvad.

Uurimisküsimused:

1. Kas inimeste vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust saab selgitada adaptiivsusega?
2. Kas ja millised seosed esinevad inimeste vikerkesta värvuse varieeruvuse ning käitumuslike mustrite vahel?

1 Metoodika

Lõputöö kujutab endast varasema teaduskirjanduse põhjal koostatud teoreetilist uurimust. Kirjutamisel võtsin aluseks kaasaegsed tõenduspõhised teadusallikad – teadusartiklid ning raamatud. Kirjanduse leidmiseks kasutasin Tartu Ülikooli raamatukogu ning elektroonilisi andmebaase: *EBSCOhost*, *ScienceDirect*, *SageJournals* jt, samuti otsingumootorit *Google Scholar*. Kokku kasutasin 68 teadusallikat. Asjakohase kirjanduse otsingutel lähtusin järgmistest märksõnadest ja nende kombinatsioonidest: vikerkest (*iris*), silm (*eye*), värvus (*color*), varieeruvus (*variation*), inimesed (*humans*), geneetika (*genetics*), geenid (*genes*), päritavus (*heritability*), primaadid (*primates*), pigmentatsioon (*pigmentation*), kohastumuslikud selgitused (*adaptive explanations*), käitumuslikud mustrid (*behavioral patterns*), põhjused (*causes*).

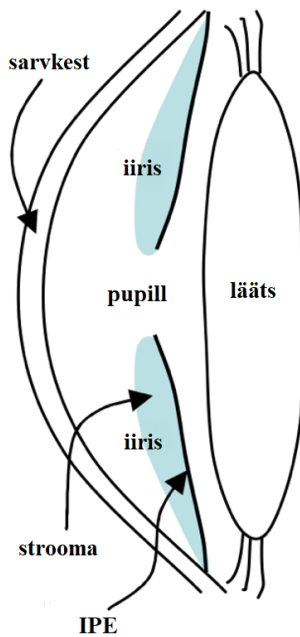
Töö teoreetiline osa koosneb kolmest suuremahulisest peatükist, mis omakorda jagunevad alapeatükkideks. Esimeses teoreetilises peatükis kirjeldasin varasematele teadusuuringutele põhinedes vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust; teises peatükis selgitasin iirise värvuse varieeruvuse geneetilist tausta ja tegureid, mis silmavärvi pärandumises olulist rolli mängivad. Kolmandas teemapeatükis esitasin ülevaate varasematest hüpoteesidest ning teooriatest inimese vikerkesta pigmentatsiooni ning võimalike käitumuslike seoste kohta, otsides adaptiivseid selgitusi iirise värvuse varieeruvusele inimestel. Viimasena järgneb arutelu peatükk, kus analüüsisin töö eesmärkidest lähtuvalt kogutud teoreetilist informatsiooni, vastasin püstitatud uurimisküsimustele, tegin kokkuvõtlikud järeldused adaptiivsete selgituste kohta ning pakkusin välja edasised uurimissuunad.

2 Vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus

2.1 Vikerkesta ehitus

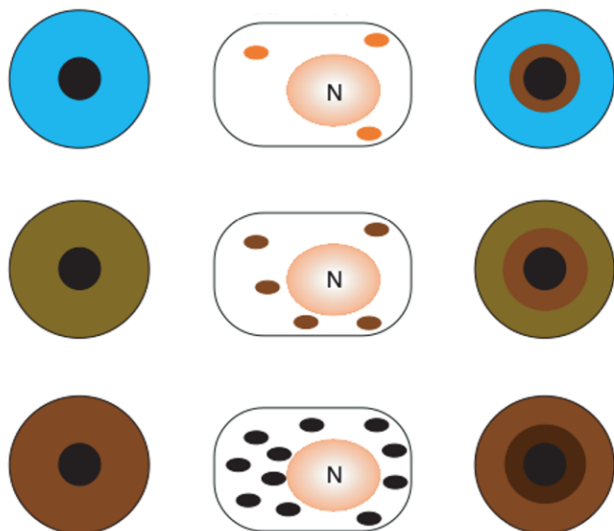
Inimese silmavärvuse varieeruvuse kirjeldamisel tuleb alustada silma anatoomiast. Käesolevas alapeatükis selgitan silma struktuuri ja ehituslikke iseärasusi ning kirjeldan vikerkesta morfoloogiat, mis omakorda mõjutab iirise pigmentatsiooni. Silm kuulub organismi optilisse süsteemi, mille peamine funktsioon on nägemine, st keskkonnast tulenevate valgusstiimulite vastuvõtmine ning saadud signaali edasi kandmine ajju, kus signaalid informatsiooniks tõlgendatakse (Wang *et al.*, 2005). Valgus läbib silma sisenedes kõigepealt läbipaistva kaitsekihi – sarvkesta ehk kornea – mille kaudu liigub stiimul edasi pupilli ning sealt edasi silmaläätse ja vikerkesta (vt Joonis 1). Iris ehk silma vikerkest, mille diameeter on *ca* 12 mm, täidab siinkohal olulist funktsiooni, reguleerides vikerkestale ehk reetinale jõudva valguse hulka (Wang *et al.*, 2005; Sturm & Larsson, 2009). Ereda valguse korral tõmbub iris kokku, et silma pääseva valguse hulk oleks väiksem, pimedas aga vikerkest lõtvub, võimaldades pupillil laieneda ning rohkem valgust vastu võtta. Kokkutõmbumist ning lõtvumist võimaldab iirise lihastest ning sidekoelistest rakkudest ja kollageenikiududest koosnev struktuur (Sturm & Larsson, 2009).

Vikerkest moodustab koos ripskeha ja pärissoonkestaga silma soonkesta (Saari, 2019). Vikerkesta pigmentatsiooni puhul on oluline rääkida iirise kahest kihist. Seesmine kiht – iirise pigmendiepiteel (IPE) – koosneb n-ö kuubikukujulistest, embrüonaalse arengu mõistes vanematest, tumeda pigmentatsiooniga rakkudest, mis on omavahel tihedalt kokku pressitud (Eagle, 1988; Wang *et al.*, 2005). IPE on kahekihiline – esimese kihi rakud moodustavad silmaava laiendaja-lihase; tagumiste rakkude ülesanne on aga silmasisese valguse peegeldumise takistamine (Saari, 2019). Vikerkesta pealmises osas asub strooma ehk tugikiht, mille melanotsüüdid ehk spetsialiseerunud pigmendirakud on välja arenenud dermaalsete (naha) melanotsüütidega samas embrüonaalse arengu staadiumis närviharja rakkudest (Sturm & Larsson, 2009). Strooma tagaosas paikneb silmaava sulgurlihas, mis vastavalt valguse intensiivsusele pupilliava suurust reguleerib (Saari, 2019).



Joonis 1. Silma ehitus (Daugman, 2006).

On leitud, et IPE täidab silmas eelkõige võrkkesta kaitsvat rolli (Sturm & Larsson, 2009). Nimelt neelab see endasse läbi pupilli pääsenud liigse valguse, mida ei ole enam kuhugi tagasi peegeldada. Sturm ja Larssoni (2009) uuringus on välja toodud, et tumeda pigmentatsiooniga (v.a albinismi puhul) IPE mõju vikerkesta värvuse avaldumisele on küllaltki väike. Väga õhukese strooma kihi puhul võib IPE aga siiski pigmentatsiooni mõjutada, neelates endasse valgust ning andes strooma sügavamates kihtides asuvatele heledatele kollageenikiududele hallika värvuse. Pruuni vikerkesta strooma rakuline (melanotsüütide) tihedus ning selles sisalduva melaniini kogus on suuremad kui sinise iirise korral (vt Joonis 2), mistõttu kui valgus läbib sinist silmaiirist, hajutavad iirise koostisesse kuuluvad kollageenikiud lühikese lainepikkusega värvuse laiali ning vaatlejale peegeldub vikerkest sinisena (Sturm & Larsson, 2009). Seega võib järeldada, et silma pigmentatsiooni tooni ja varjundi määramisel mängivad rolli nii strooma paksus, stroomas sisalduvate melanotsüütide tihedus kui ka IPE tume pigment.



Joonis 2. Melanosoomide jaotus silma vikerkesta eri pigmentatsioonide korral. Heleda ehk sinise pigmentatsiooni puhul (joonisel üleval) on melanosoomid stroomas hõredalt jaotunud; rohelise pigmentatsiooni korral keskmise tihedusega; tumeda pigmentatsiooni puhul (joonisel all) on melanosoomide paigutus kõige tihedam. N tähistab raku ehk melanotsüüdi tuuma (Sturm & Frudakis, 2004). Paremas tulbas on kujutatud pupillirõnga esinemist (vt alapeatükk 2.2); vasakul aga siniseid, rohelisi ja pruune silmi ilma pupillirõngata.

2.2 Pigmentatsiooni varieeruvus

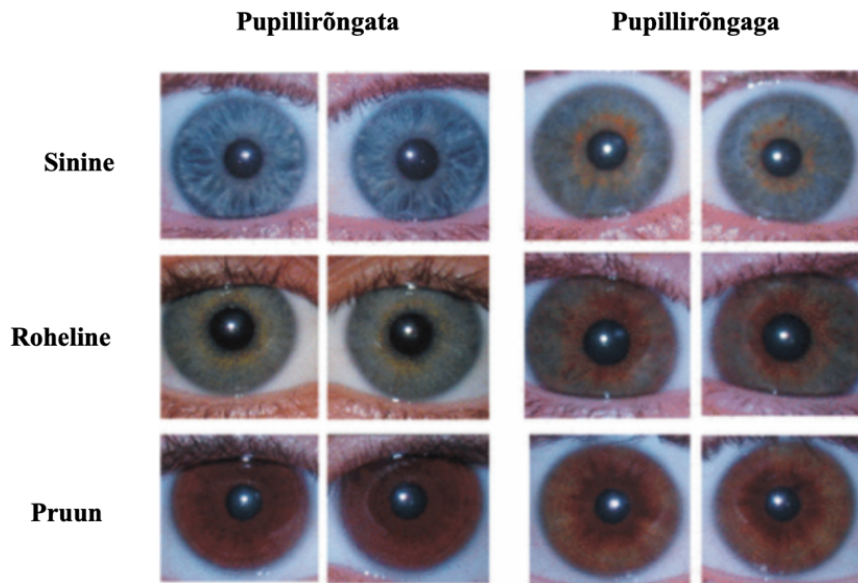
Inimese silma vikerkesta peamiseks tunnuseks on iirise värvus, mida tavaliselt kirjeldatakse sinise, rohelise ning pruuni variatsioonidena (Sturm & Larsson, 2009). Siinkohal tasub ära märkida, et eelmainitud kolm värvust kirjeldavad lihtsustatud versiooni, sest tegelikke variatsioone (nt eri pruuni varjundeid) on hulgaliselt rohkem (Sturm & Frudakis, 2004). Lisaks värvusele saab vikerkestas määrata ka muid kompleksseid visuaalseid tunnuseid (Sturm & Larsson, 2009). Silma ehituse keerukust aitab paremini mõista tõsiasi, et silma vikerkest ning selle kudede individuaalsed mustrid on saanud maailmas üheks usaldusväärseimaks isikutuvastamisviisiks – muuhulgas kasutatakse silma fenotüüpi kui

biomarkerit näiteks pankades identifitseerimisvahendina (Daugman, 2006). Biomarker on organismi normaalset bioloogilist protsessi või haigust iseloomustav tunnus, mida on võimalik objektiivselt mõõta (Strimbu & Tavel, 2010).

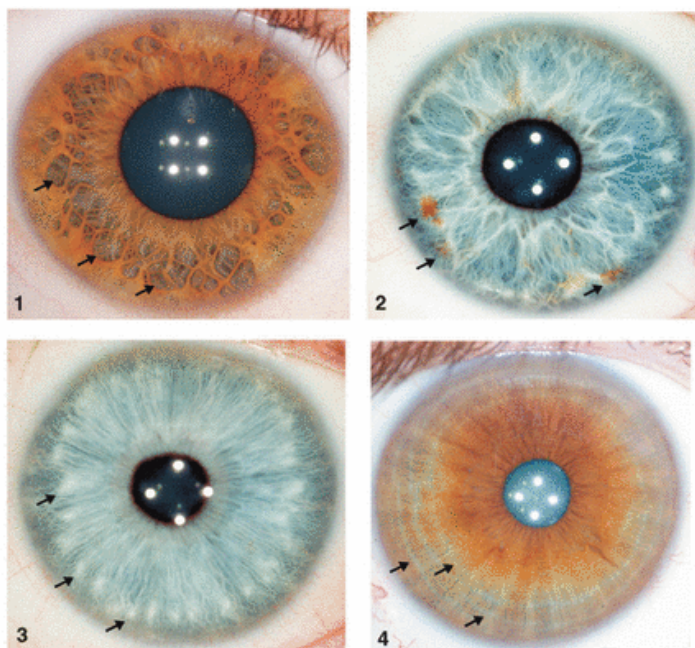
Nagu eelnevalt mainitud, siis melaniini kõrge tase iirises võimaldab vikerkestal rohkem valgust absorbeerida, mis toob kaasa pruuni silmavärvuse (Sturm & Larsson, 2009). Madalama melaniini taseme korral aga peegeldub suurem osa valgusest, sest kollageenifibrid sinist ja halli valgust ei püüa, mistõttu silm paistab vaatlejale heledamat tooni (Sturm & Larsson, 2009). See, kas silmad paistavad sinise või hallina sõltub aga vikerkestas sisalduva kollageeni paigutusest. Kui kollageen paikneb vikerkestas peenete fiibritena, siis paistavad silmad sinised, kui kollageenifibrid on jämedad, siis näib vikerkest vaatlejale hall (Larsson *et al.*, 2011).

Samuti on visuaalse vaatluse teel võimalik kindlaks teha, kas sinist, rohelist või pruuni pupilli ümbritseb pupillirõngas või mitte (vt Joonis 3). Pupillirõnga laius sõltub pupilli ümbritseva melaniini hulgast – kui pigmendirõngas on lai, võib sinine silm näida vaatlejale hoopise rohelise või pähklipruunina (Larsson *et al.*, 2011). Lisaks osalisele heterokroomiale (*heterocromia iridis*) võib mõnel juhul esineda ka silmade täielik ehk binokulaarne heterokroomia (*heterocromia iridum*), mille korral on sama isiku kaks silma eri värvusega (Gladstone, 1969).

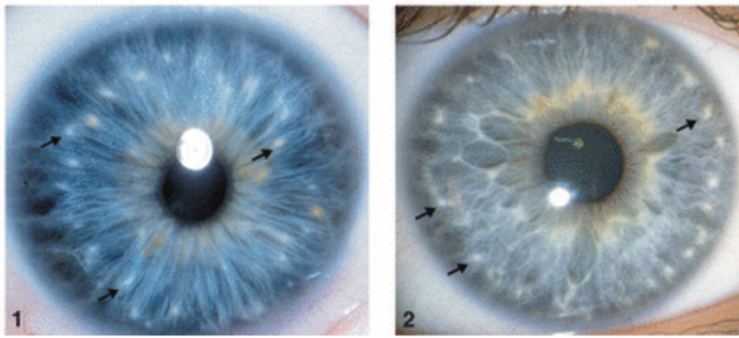
Lisaks on vikerkestas võimalik määrata järgmisi struktuure: 1) rombikujulised Fuchs'i krüptid, mis tekivad pupillirõnga resorptsiooni ehk imendumise käigus; 2) Nevi pigmenditäpid, mis kujutavad endast melaniini kogumikke; 3) Wolffini sõlmed ehk kollageeni kogumikud, mis tekivad strooma atroofia ehk taandarengu tagajärjel; 4) kontraktsioonivaod, mis meenutavad kortse ja tekivad pupilli kokkutõmbumise ja laienemise tagajärjel (vt Joonis 4) (Sturm & Larsson, 2009; Edwards *et al.*, 2016). Downi sündroomiga inimese vikerkestas on võimalik eristada ka Brushfieldi laiike, mida terve inimese vikerkestas ei esine (vt Joonis 5) (Sturm & Larsson, 2009).



Joonis 3. Sinise, roheline ja pruuni pigmentatsiooniga silmad pupillirõngata (vasakul) ja pupillirõngaga (paremal) (Sturm & Larsson, 2009).



Joonis 4. Kujutatud on 1) Fuchs'i krüptid, 2) Nevi täpid, 3) Wolffini sõlmed, 4) kokkutõmbe- ehk kontraktsioonivaod (Sturm & Larsson, 2009).



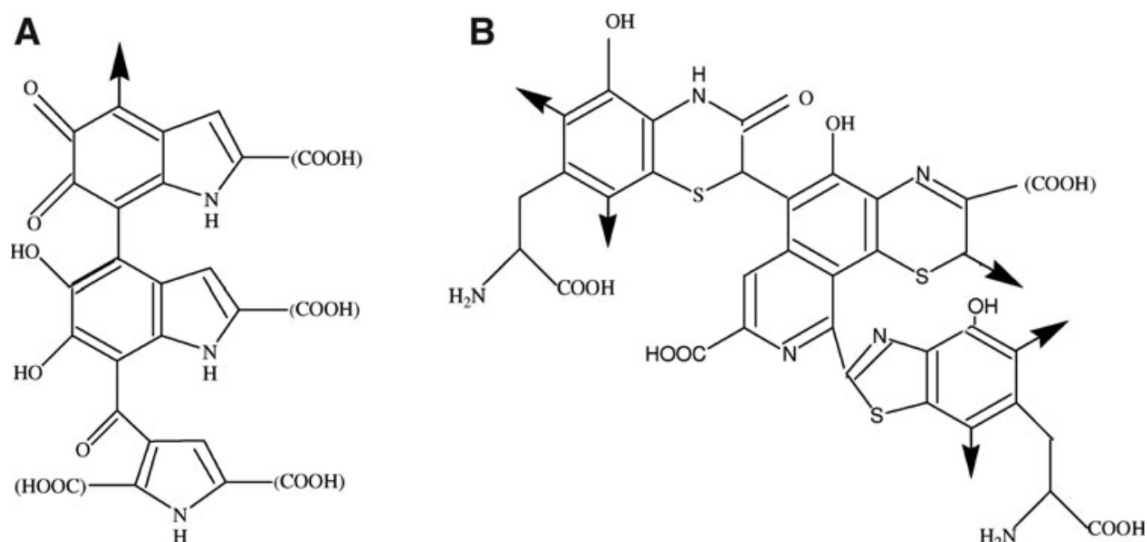
Joonis 5. 1) Brushfieldi laigud Downi sündroomiga isiku vikerkestas. 2) Wolffini sõlmed terve inimese vikerkestas (Sturm & Larsson, 2009).

3 Vikerkesta värvuse geneetiline taust

3.1 Vikerkesta päritavus

Nagu varasemalt mainitud, mängib inimese silma vikerkesta fenotüübis olulisima geneetilise markerina rolli iirises sisalduva melaniini kogus (Jablonski & Chaplin, 2017). Melaniin on üks aminohappe türosiini derivaate, mida sünteesitakse spetsiaalsetes rakkudes ehk melanotsüütides asuvates melanosoomides. Melanotsüüte leidub muuhulgas näiteks naha epidermise basaalses kihis ning juuksefolliikulites, aga ka silma vikerkestas (Sturm *et al.*, 2001). Oluline on ära märkida, et naha ning juuste melanotsüütides leiab aset pidev melaniini süntees, silma vikerkesta stroomas aga mitte (Prota *et al.*, 1998; Wielgus & Sarna, 2005).

Melaniini tootmise protsess ehk melanogenees algab türosiini oksüdatsiooniga, millele järgneb kaheks hargnev biosünteesiline rada (Sturm & Frudakis, 2004). Selle tulemusena tekivad kaks melaniini vormi: eumelaniin ja feomelaniin (vt Joonis 6), kusjuures üks melanotsüüt on võimeline mõlemat vormi tootma (Sturm & Frudakis, 2004). Inimese vikerkesta pigmentatsiooni avaldumises mängib rolli kahe melaniini vormi suhe ehk kontsentratsioon iirises, kusjuures tumedasilmsete inimeste silma vikerkestas on eumelaniini kontsentratsioon kõrgem kui heleda silmavärviga inimeste vikerkestas, kus domineerib feomelaniini esinemine (Jablonski & Chaplin, 2017). Eumelaniini ja feomelaniini tootmise suhet määrab tsüsteiini sisaldus melanosoomis – tsüsteiini olemasolul algab feomelaniini süntees, selle puudumisel käivitub aga eumelaniini tootmise rada. Melanogeneesi käivitamisel on väga oluline roll ensüüm türosinaasi (TYR) aktiivsusel (Sturm & Frudakis, 2004).



Joonis 6. Melanogeneesis tekivad biosünteesi tulemusena kaks melaniini vormi. Vasakul on toodud eumelaniini keemiline struktuur (A); paremal on näha feomelaniini struktuuri (B) (Revskaia *et al.*, 2012).

Silma vikerkesta värvus on geneetiliselt kompleksne ehk polügeenne tunnus (st tunnust määrab mitu geeni), mistõttu ei saa silmavärvi esinemise tõenäosuse ennustamisel lähtuda pelgalt Mendeli seadustest, vaid tuleb süüvida sügavamale geneetikasse (Simcoe *et al.*, 2021). Simcoe ja teiste (2021) uuringu kohaselt saab 53,2% iirise värvuse varieeruvustest seletada üksiknukleotiidsete polümorfismide (SNP-de) abil. Ühenukleotiidne polümorfism tähendab seda, et kaks DNA molekuli erinevad teineteisest vaid ühe lookuse ehk ühe aluspaari poolest – tegu on kõige sagedasemate variatsioonidega inimese genoomis, mistõttu on SNP-d ka enimkasutatavad bioloogilised markerid genoomianalüüsides (Wright, 2005). Polümorfism omakorda eeldab, et järjestuse esinemissagedus populatsioonis on vähemalt 1% (Wright, 2005).

Teadaolevalt mängivad silmavärvuse kujunemisel enim rolli geenid OCA2 ning HERC2, mis asuvad mõlemad 15. kromosoomis (vt Joonis 7), kusjuures OCA2 abil on võimalik seletada ligikaudu 74% silmavärvi geneetikast (Eiberg *et al.*, 2008; Sturm & Larsson, 2009). HERC2 geeni 86. intronis ehk mittekodeerivas alas asuv konserveerunud element on teadaolevalt seotud sinise ning pruuni silmavärvuse esinemisega fenotüübis, inhibeerides OCA2 geenijärjestuse promootori aktiivsust (Eiberg *et al.*, 2008). Geen OCA2 omakorda

vastutab P-proteiini sünteesimise eest, mille funktsioon on otseselt seotud melaniini tootmise ja talletamisega (Internet 1, 2023).

Lisaks OCA2 geenile on aina enam uuritud ka mitmeid teisi kandidaatgeene ja nende SNP-sid, mille puhul on leitud seoseid naha-, juukse- ja silmavärvi avaldumisega, nt geenid TYR, TYRP1, SLC45-A2, mis vastutavad melanosoomsete valkude tootmise eest; ASIP ja MITF, mis kontrollivad signaalvalkude tootmist, aga ka PAX6, mis mängib rolli üldises silma arengus (Frudakis *et al.*, 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Cunha *et al.*, 2019). Toon siinkohal välja olulisemad vikerkesta pigmentatsiooni avaldumist mõjutavad lookused; nende asukohad kromosoomides; valgud, mille tootmise eest nad vastutavad; vastavad mutatsioonid (kui on teada) ning lookuste tähtsamad funktsioonid.

Tabel 1. Geneetilised markerid, mis mängivad rolli vikerkesta pigmentatsioonis.

Lookus	Kromosoom	Valk	Mutatsioon	Funktsioon	Allikas
MELANOSOOMSED VALGUD					
TYR	11q14-q21	Türosinaas	OCA1	Türosiini oksüdatsioon melanogeneesis	Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
TYRP1	9p23	TYRP1/ Gp75	OCA3	Türosinaasi stabiliseerimine; DHICA-oksüdaas	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
HERC2	15q11	P-valk	OCA2	OCA2 promootori aktiivsuse regulatsioon	Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020

SLC45-A2	5p13.3	MATP	OCA4	Türosinaasi jt pigmentatsiooni katalüüsivate ensüümide jaotus	Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
SLC24-A5	15q21.1	OCA6	–	Melanosoomide maturatsioon ja süntees	Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
DCT	13q32	TRYP2	–	Dopakroomi tautomeraas (lagundamine)	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
SILV/PMEL	12q13–q14	Gp100/Silver	–	Melanogenees; DHICA-polümerisatsioon	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
OCA2	15q11	P-valk	OCA2	Melanosoomi pH regulatsioon; melanosoomi maturatsioon	Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
AIM	5p13.35	AIM-1	OCA4	Membraaniseoteline transportvalk	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020

SIGNAALVALGUD

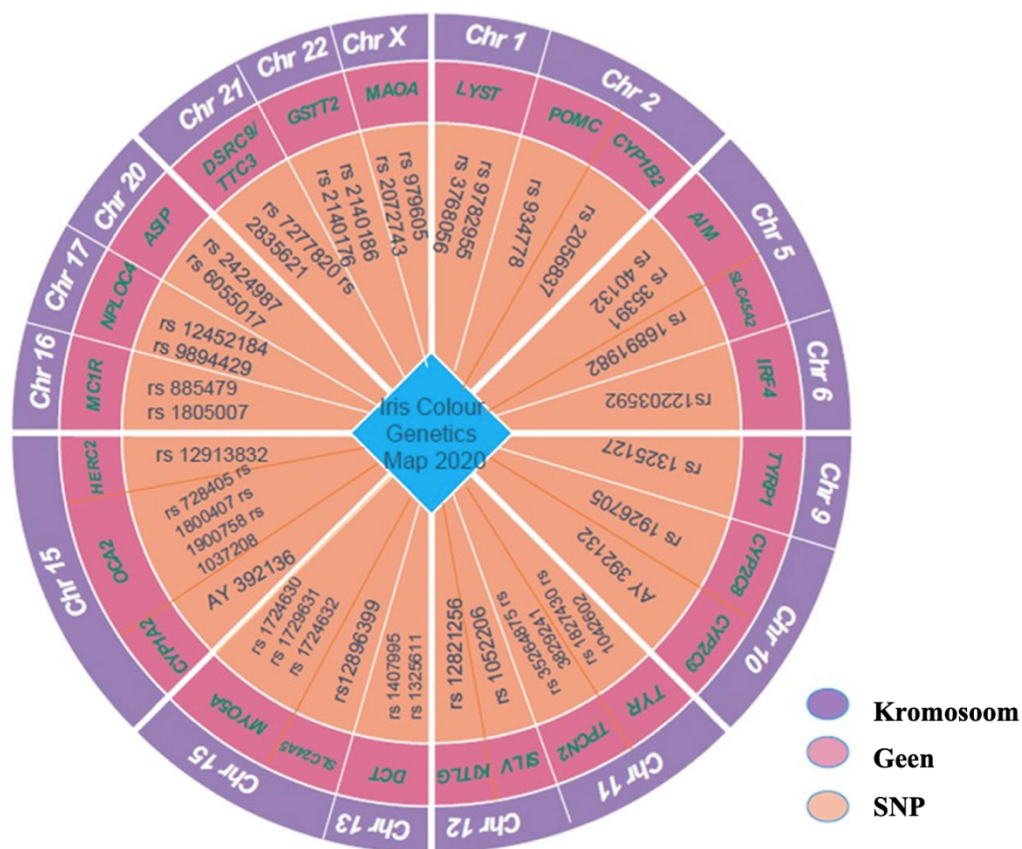
ASIP	20q11.2-q12	Aguuti signaalvalk	–	MC1R antagonist; soodustab feomelaniini sünteesi	Frudakis <i>et al.</i> , 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
-------------	-------------	--------------------	---	--	--

MC1R	16q24.3	Melano-kortiini retseptor	Punased juuksed	G-proteiiniga paardunud retseptor	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003
POMC	2p23.3	Propio-melano-kortiin	Punased juuksed	MC1R antagonist	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003
OA1	Xp22.3	OA1 valk	OA1	G-proteiiniga paardunud retseptor	Sturm <i>et al.</i> , 2001
MITF	3p12-3–3p14.1	MITF	Waarden-bugi tüüp II sündroom	Transkriptsiooni-faktor	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Sturm & Frudakis, 2004
IRF4	6p25.3	–	–	Interferooni reguleeriv faktor; aktiveerib TYR ekspressiooni	Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
TPCN2	11q13.3	TPCN2	–	PH-regulatsioon; türosiini aktiivsuse regulatsioon	Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
SH3BP4	2q37.2	TTP	–	Reguleerib TYR ja DCT geenide ekspressiooni	Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020

MUUDE FUNKTSIOONIDEGA LOOKUSED

PAX 6	11p13	PAX6	500+ teadaolevat mutatsiooni	Transkriptsiooni-faktor; vajalik silma normaalseks arenguks	Cunha <i>et al.</i> , 2019
--------------	-------	------	------------------------------	---	----------------------------

KITLG	12q21.32	KITLG	–	Melanotsüütide migratsioon, proliferatsioon, ellujäämine	Dorgaleleh <i>et al.</i> , 2020
MYO5A	15q21	MyosinVa	Griscelli sündroom	Mootorvalk; melanosoomi transport	Sturm <i>et al.</i> , 2001; Frudakis <i>et al.</i> , 2003
RAB27A	15q21	Rab27a	Griscelli sündroom	RAS-valgu aktiivsus melanosoomi transpordis	Sturm <i>et al.</i> , 2001



Joonis 7. Skeemil on kujutatud silmavärvuse kujunemises rolli mängivate geenide (roosal taustal) asukohad kromosoomistikus (lillal taustal) ning pigmentatsiooniga seotud SNP-d lookustes (oranžil taustal) (Dorgaleleh *et al.*, 2020).

3.2 Vikerkesta värvuse tõenäosuse ennustamine

Allwood ja Harbinson (2013) kirjeldavad oma uurimuses SNP-mudelit, mille abil on võimalik ennustada silmavärvi esinemise tõenäosust. Tegu oli esimese uuringuga Uus-Meremaal, kus silmavärvuse varieeruvuse ennustamiseks SNP-sid kasutati, kusjuures mudel, mille töö autorid konstrueerisid, aitas sinist silmavärvi ennustada 89%-lise tõenäosusega, pruuni vikerkesta värvust aga 94%-lise tõenäosusega (Allwood & Harbinson, 2013). Autorite sõnul oli tegu uudse ja efektiivse statistilise lahendusega, kus tulemused on esitatud fülogeneesipuu laadsel kujul, mis muudab mudeli universaalselt loetavaks (Allwood & Harbinson, 2013).

Vikerkesta värvuse ennustamisega on tegelenud ka Walsh ja teised (2012), kes kirjeldavad oma artiklis eurooplaste silmavärvi esinemise tõenäosuse prognoosimist IrisPlex süsteemi abil. IrisPlex kujutab endast kompleksset ennustusmudelit, mille abil saab DNA põhjal kindlaks määrata/ennustada sinise ning pruuni silmavärvi esinemise tõenäosust (Walsh *et al.*, 2011). Mudel kasutab kuue silmavärvust mõjutava geeni polümorfisme – geeni HERC2 SNP-d rs12913832; OCA2 SNP-d rs180040; SLC24A4 SNP-d rs129896399; SLC45A2 SNP-d rs16891982; TYR SNP-d rs1393350 ning IRF4 SNP-d rs12203592 (Walsh *et al.*, 2011, 2013). Seesugune teadmata päritoluga DNA fenotüüpimine mängib olulist rolli nt kohtuekspertiisis – olukordades, kus lühikeste tandemkorduste (STR) analüüs informatiivseid tulemusi ei anna, saab silmavärvi abil isiku tuvastamiseks kasutada hoopis IrisPlex süsteemi (Schneider *et al.*, 2019). Seega on ka muude eluvaldkondade seisukohast väga oluline silma vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust ning geneetikat mõista ja osata seda rakendada.

On leitud, et kõige enam silma-, juuste ning nahatoonide variatsioone esineb just Euroopa populatsioonide hulgas, mistõttu IrisPlexi ka kõigepealt eurooplaste peal katsetati (Walsh *et al.*, 2012). Simcoe ja teised (2021) proovisid oma teadustöös IrisPlex süsteemi abil ka asiaatide populatsioonide silma vikerkesta värvuse varieeruvust ennustada. Uuringus analüüsiti kokku 1636 katseisiku DNA-d, kes olid pärit kahest eri populatsioonist. Tulemuste osas toodi välja, et iirise pigmentatsiooni varieeruvus sarnanes üldjoontes

eurooplastega läbiviidud uuringu tulemustele, ent efekti suurus oli väiksem kui Walshi ja teiste varasemas uuringus (Simcoe *et al.*, 2021; Walsh *et al.*, 2012).

3.3 Seos juuste ja naha pigmentatsiooniga

Uuringute käigus on täheldatud, et inimorganismi silma vikerkesta värvuse kujunemisel ning juuste ja naha pigmentatsiooni arengus mängivad rolli ühised geneetilised markerid (SNP-d) (Jablonski & Chaplin, 2017). See informatsioon on andnud alust hüpoteesile, et tegelikult on inimeste silma pigmentatsiooni varieeruvus välja arenenud sekundaarselt, pleiotroopilise efekti tagajärjel, käies kaasas kindlat tüüpi nahavärvi ning juuste pigmentatsiooniga (Jablonski & Chaplin, 2017). Seetõttu on silmavärvi päritavuse puhul oluline peatuda ka eri nahapigmentatsioonide ning juustevärvuse esinemisel ja pärandumisel.

Inimeste eri tüüpi nahavärvused on välja arenenud peamiselt selleks, et kohaneda elukohale vastava UV-kiirguse tasemega. Ekvatoriaalsetes, kõrge UV-kiirgusega piirkondades arenenud inimpopulatsioonide nahapigmentatsioon on tumedam, st eumelaniiniga rikastunud (Jablonski & Chaplin, 2010). Kuna laiematel laiuskraadidel elavad inimesed vajavad aga D-vitamiini sidumiseks vastavaid UV-prootoneid, on nende nahavärv hele, st feomelaniinirikas (Jablonski & Chaplin, 2010). Vahepealsetel laiuskraadidel, kus UV-kiirgus on aastaringsetel muutuv, on nahal omadus kergemini pruunistuda/päevituda, et muutustega adapteeruda.

UV-kiirgus tekitab DNA molekuli ergastatud oleku (energiat on rohkem, kui põhiolekus), mis indutseerib kõrgema keemilise aktiivsuse tagajärjel ahelasisese elektronülekanne toimumist. Ahelasisene elektronülekanne omakorda käivitab fotoindutseeritud prootoniülekanne ahelate, st DNA aluspaaride vahel (Zhang *et al.*, 2015). Selle tulemusena võivad DNAs tekkida nt tümiini dimeerid, milles osalevad lämmastikalused ei saa enam teise DNA ahelaga paarduda, mistõttu DNA-polümeraas ei saa DNA sünteesi jätkata. Selleks, et kahjustusi parandada, on organismil välja kujunenud nukleotiidi

väljalõikereparatsioon (NER), mis tunneb ära kaksikheeliksi struktuuri muutuse ja eemaldab moodustunud pürimidiini dimeerid (Zhang *et al.*, 2015).

Eeltoodud arengud ja erisused inimeste nahavärvis on välja kujunenud mitmete iseseisvate geneetiliste protsesside näol, andes tunnistust looduslikust valikust, mis soodustas laiematel laiuskraadidel heledamat pigmentatsiooni (Jablonski & Chaplin, 2010). Seega on võimalik oletada, et silmavärvuse populatsioonide vaheline varieeruvus võib tuleneda populatsiooni kuuluvate inimeste eellaste elupaigast (laiuskraadist) ja sealsest UV-kiirguse tugevusest.

Samas on Wilde ja teiste (2014) teadustöös välja toodud, et ehkki eri keskkondlikud ja ökoloogilised tegurid (sh UV kiirguse muutumine) võivad seletada pikema ajaperioodi vältel välja kujunenud muutuseid Euroopa inimpopulatsioonide naha pigmentatsioonis, ei tohiks seda efekti automaatselt üle kanda juuste ja silma vikerkesta pigmentatsiooni edasikanduvusele. Autorid toovad välja, et juuste ja vikerkesta värvuse variatsioonidel peab esinema muu põhjus, st nende sõnutsi ei ole tegu pleiotroopilise efektiga. Näiteks pakutakse artiklis välja teooria, et vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus võib olla tingitud sugulisest valikust (Wilde *et al.*, 2014).

3.4 Soolised erinevused

Teadlased on püüdnud leida seoseid ka silmavärvi päritavuse ning indiviidi soo vahel. Daneli ja teiste (2020) läbiviidud uurimuses analüüsiti 100 heledanahalise inimese näojooni, kellest pooled olid mees- ja pooled naissoost. Muuhulgas mõõdeti katsealuste silma vikerkesta heledust nende skleera ehk kõvakesta suhtes (RIL) (Danel *et al.*, 2020). Uuringu tulemustest selgus, et naissoost katsealuste RIL-väärtused olid märgatavalt kõrgemad kui meeste puhul, mis näitas, et nende kõvakesta ja vikerkesta värvuse vaheline kontrast on tunduvalt väiksem kui meestel. Seega viitab Daneli ja teiste (2020) uurimus, et valge nahavärvusega inimeste puhul võib silmaiirise heleduses esineda suguline dimorfism.

Dimorfismi võimalikku esinemist on püütud selgitada hüpoteesiga, et hele silma vikerkest, mis oma värvispektri tõttu vaatlejatele paremini silma paistab, on inimese evolutsioonis

mänginud kasulikku rolli partnerite ligimeelitamisel ning vastastikkuse huvi üles näitamisel (Negro *et al.*, 2017). Näiteks on välja toodud, et kuna hele vikerkest loob tumeda pupilliga suurema kontrasti, väljendub pupilli suuruse muutus vaatlejale selgemini, andes märku võimalikust erutusest ja erinevatest emotsioonidest, nt viha, sõbralikkus jne, ning edastades ka muid olulisi sotsiaalseid signaale (Kret & De Dreu, 2019). Eeltoodud seost sugulise valiku ning silma vikerkesta varieeruvuse vahel on autorite sõnul aga täheldatud vaid inimeste puhul – koduloomadel seletub varieeruvus pigem kunstliku valikuga, metsloomadel aga eelkõige loodusliku valikuga (Negro *et al.*, 2017). Kuna eelmainitud teooria kaldub aga juba vikerkesta varieeruvuse adaptiivsete selgituste alla, siis käsitlen erinevaid sugulise valikuga seotud hüpoteese lähemalt järgmise teema teises alapeatükis (vt ptk 4.2).

4 Adaptiivsed seletused iirise värvuse varieeruvusele

4.1 Ajalooline ja antropoloogiline taust

Mitmed teadlased on püüdnud leida adaptiivseid selgitusi vikerkesta pigmentatsiooni geneetilisele varieeruvusele. On leitud, et inimeste silmavärvi populatsioonisisene varieeruvus on kõige suurem Lääne-Euraasia inimpopulatsioonide hulgas (Wilde *et al.*, 2014). Seda fenomeni seletavaid asjaolusid võib olla mitmeid: mõjuteguriteks on ilmselt olnud populatsiooni ajalugu (sh migratsioon), kindlaid genotüüpe soodustav positiivne valik jm (Wilde *et al.*, 2014).

Wilde ja teised uurisid 2014. aastal avaldatud töös lähemalt kolme inimese pigmentatsiooniradades osalevat geeni: HERC2, SLC45-A2 ning TYR. Uuring viidi läbi Eneoliitikumist (6500-5000 AT), Pronksiajast (5000-4000 AT) ning tänapäevasest Ida-Euroopast pärinevate proovide põhjal. Suur osa iidsest DNA-st pärines tänapäevase Ukraina aladelt. Uuringu tulemustest järeldati, et Euroopa inimpopulatsioonide lõikes on viimase *ca* 5000 aasta jooksul esinenud tugev positiivne valik heleda naha- ja juuste pigmentatsiooni ning heleda silma vikerkesta värvuse kasuks (Wilde *et al.*, 2014). Artikli autorid on välja toonud, et kui Euroopasse jõudis rohkem heledajuukselisi ning heledasilmseid inimesi, võis nende fenotüüp mõjuda populatsioonis haruldasena, mistõttu hakati seda eelistama n-ö tavalisele pruunisilmsele ja pruunijuukselisele fenotübile (Wilde *et al.*, 2014).

Geeni TYR produkt türosinaas katalüüsib melanogeneesi esimest kaht reaktsiooni (Sturm *et al.*, 2001). On näidatud, et TYR-i SNP rs1042602 on eurooplaste hulgas polümorfne ning selle alleel A-d seostatakse heleda naha- ja silmavärvuse väljakujunemisega ning tedretähnide puudumisega (Frudakis *et al.*, 2003; Shriver *et al.*, 2003; Sulem *et al.*, 2007). SLC45-A2 geen aga on seotud türosinaasi ja teiste pigmentatsiooni katalüüsivate ensüümide jaotuse ning rakusisese töötusega (Frudakis *et al.*, 2003). SLC45-A2 G-alleeli seostatakse samuti heleda silmavärvuse esinemisega, kusjuures töö autorid väidavad, et G-alleeli valikueelis sai alguse juba *ca* 11 000-19 000 aastat tagasi (Wilde *et al.*, 2014). Samuti on leitud, et geeni HERC2 lookuse SNP rs12913832 G-alleel, mis on omane sinise

silmavärvuse avaldumisele fenotüübis, esineb peaaesjalikult lääne-euraaslaste populatsioonides ning nende järglaste seas (Wilde *et al.*, 2014).

Ajaloolisele loodusliku valiku survele viitab ka tõsiasi, et mitmed pigmentatsiooni mõjutavate geenide polümorfismid, sh heledale nahatoonile omased SNP-d, on korrelatsioonis vanimate väljaarenenud populatsioonide rände kaugusega ekvaatorist (Wilde *et al.*, 2014). Seda võiks selgitada näiteks Richardsi ja teiste (2003) teooria, mille kohaselt heleda fenotüübi domineerimisele populatsioonis võis kaasa aidata põllumajanduse areng ja sellega kaasnenud muutused inimeste toitumisharjumustes. Nimelt mindi neoliitikumis varasemalt kütt-korilase eluviisilt, millega kaasnes sage kala ja seal sisalduvate rasvhapete tarbimine, üle põllumajandussaadustest sõltuvale toitumisele (Richards *et al.*, 2003). Rasvhapete vaesem toitumine omakorda suurendab vajadust päikesekiirgusest rohkem D-vitamiini omastada (sest toidust omastatava D-vitamiini osakaal väheneb), mis annab laiematel laiuskraadidel alust heleda nahatoonile positiivsele valikule (Richards *et al.*, 2003). Nagu peatükis 3.3 välja on toodud, mõjutavad mitmed geenid, mis mängivad rolli naha melanogeneesis, ka silmavärvuse kujunemist, mistõttu võiks Richardsi ja teiste hüpotees lisaks nahavärvi päritavusele selgitada ka heledama silmavärvi päranduvust laiematel laiuskraadidel.

Eestis on silma, juuste ja naha fenotüübilist varieeruvust käsitlenud Juhan Aul (1982), kes on siinsete populatsioonide puhul järeldanud, et vanuse kasvades väheneb veidi heledate (siniste) silmade osakaal populatsioonis segaheledate silmade osakaalu arvelt. Pruunide silmade osakaal paistab samuti vanuse lõikes vähenevat, ehkki muutused on kooliealiste lõikes üsna väikesed (Aul, 1982). Linnades on aga tumedate silmadega koolilaste osakaal suurem kui maal, nt Tallinnas oli pruunisilmsete osakaal 14,9% ja Pärnu linnas 13,3%, samas kui Harju maakonna puhul oli protsent vaid 10,5% ning Pärnumaal 12,3% (Aul, 1982). Seda on autor põhjendanud eeldusega, et Tallinnas jt suuremates Eesti linnades võis inimestel olla suurem kokkupuude ja segunemine võõrrahvastega kui maakohtades. Kokku mõõdeti heledate silmade esinemissageduseks Eesti populatsioonis 88% ja tumeda vikerkesta pigmentatsiooni esinemissageduseks 12%. Autor toob välja, et tema varasematel, 1932.-35. aastatel tehtud vaatlustel kerkisid esile sarnased osakaalud (Aul, 1982).

Ehkki enamasti näib kehtivat printsiip, et mida põhjapoolsema rahvaga on tegu, seda heledam on nende naha ja vikerkesta pigmentatsioon, võib ühe erandina välja tuua saamid ehk laplased, kes on keskmistest soomlastest oluliselt tumedama naha, juuste ja vikerkesta pigmentatsiooniga (Forsius *et al.*, 2012). Arvatakse, et seesugune fenotüübiline erisus võib olla seotud nende põlvnemisega tumedanahalisematest idamaistest populatsioonidest. 1966.-1970. aastal läbiviidud Soome uuringus näidati, et saami laste vikerkesta värvuse variatsioon oli märgatavalt suurem kui täiskasvanutel; samuti leiti, et meeste vikerkesta läbikumavus oli suurem kui naistel. Lisaks märgiti uuringus, et vaatamata tumedale pigmentatsioonile ei esinenud saamidel ülejäänud soomlastest sagedamini D-vitamiini vaegust ehk rahhiiti (Forsius *et al.*, 2012).

4.2 Silmavärvi eelistus paarilise valikul

Mitmed teadlased on proovinud uurida, kas silmavärvi päritavust ja varieeruvust populatsioonis oleks võimalik selgitada sugulise valiku abil (Laeng *et al.*, 2006; Negro *et al.*, 2017; Gračanin *et al.*, 2021). Laeng'i ja teiste (2006) Norra populatsiooni hulgas läbiviidud uuringu tulemuste põhjal jõuti järeldusele, et sinise silmavärviga mehed eelistavad partneri valikul sinisilmseid naisi, sest järglaste fenotüüp annab sellisel juhul justkui nende isadusele tõestust. Autorid pakuvad välja, et seesugune alateadlik eelistus võib populatsioonis toimida isaste kaitsemehhanismina, sest järglaste fenotüüp on nii nende endi kui ka liigikaaslaste jaoks bioloogiline tõend mehe isaduse kohta (Laeng *et al.*, 2006). Nimelt põhjendatakse evolutsiooniteooria abil, et isased panustavad järglastesse seda rohkem, mida suurem on n-ö isaduskindlus ehk tõenäosus, et tegu on konkreetse isase järglasega (Anderson, 2006). Kuna kehasisese viljastamise korral on aga isaduse tõestamine hoopis keerulisem kui kehavälise viljastamise puhul (nt kaladel), on ka üsna loogiline, et suurel osal imetajatest (ligi 95-97%) on isahoole määr madal (Platek & Shackelford, 2006). Nende liikide isaste puhul, kes aga isashoolega siiski riskivad (nt inimene), on suure tõenäosusega välja kujunenud pettusevastased kaitsemehhanismid (Platek & Shackelford, 2006). Eeltoodud teooria fenotüübi mõjust partneri valikul läheb aga vastuollu teadmisega, et vikerkesta pigmentatsioon on polügeenne tunnus, mida ei saa kirjeldada pelgalt Mendeli

seadustest lähtuvalt dominantsete/retsessiivsete alleelide päranduvussuhte abil. Nagu töö esimeses osas välja tõin, mängivad vikerkesta värvuses rolli hulk geene, lisaks ka strooma paksus, melanotsüütide sisaldus stroomas ning IPE pigment.

Laeng'i ja teiste uuringut on proovinud korrata näiteks Gračanin ja teised (2021), kes viisid sarnase katse läbi Horvaatias. Kuna Laeng'i ja teiste uuring põhines Norra populatsioonil, kus domineerib sinine silmavärvus, võeti käesoleva katse puhul arvesse, et horvaatide seas esineb kõige sagedamini hoopis pruun vikerkesta pigmentatsioon. Uuringus hinnati, kas silmavärv mõjutab katseisikute sotsioseksuaalseid eelistusi ning kas potentsiaalse partneri valikul mängib rolli ka inimese elukäigustrateegia. Uuringu valimisse kuulus 128 katseisikut, kellele esitati potentsiaalsete partnerite pilte, kusjuures pildil kujutatud isikute silmavärvi manipuleeriti tehnoloogia abil. Katse käigus suudeti replitseerida n-ö „sinine eelistab sinist“ efekti, ent selle statistiline olulisus osutus väiksemaks (keskmine=2,32; standardhälve=1,19), kui Laeng'i jt uuringus (keskmine=3,29; standardhälve=0,45). Teiste silmavärvide puhul sarnast seost ei tuvastatud, seega assortatiivsele partnerivalikule („sarnane eelistab sarnast“) kinnitust ei leitud. Sotsioseksuaalsuse puhul seost ei leitud; elukäigustrateegiate puhul esines aga korrelatsioon: leiti, et mida aeglasem oli sinisilmse mehe elukäigustrateegiaga, seda atraktiivsemaks hindasid nad sinisilmseid naisi. Peamine järeldus, milleni Gračanin ja teised (2021) replikatiivse uuringu käigus jõudsid oli, et sinise vikerkesta pigmentatsiooniga meeste eelistused partneri valikul võivad olla kas juhuslikud või adaptiivsed, ent sõltuvad eelkõige siiski mehe isiksuseomadustest.

Ka Bressan (2021) testis oma uurimistöös teooriat, et heleda silmavärviga mehed eelistavad partneri valikul alateadlikult heledasilmseid naisi. Oma hüpoteesi põhjendas ka tema eeldusega, et kui heledasilmseid mehed saaksid partneriga tumedasilmse järglase, paistaks kõrvaltvaatajale ilmselt ebatõenäoline, et heledasilmne mees on järglase bioloogiline vanem – partneri valik aitab seega tagada mehe enesekindlust. Katse viidi läbi ligikaudu tuhande meessoost isikuga, kes hindasid küsitluse käigus nii oma potentsiaalse, vastavalt heleda- või tumedasilmse partneri atraktiivsust kui ka võimalikku ohtu konkurentidega silmitsi seista ning neile alla jääda. Uurimistulemusi analüüsides selgus, et heledasilmseid mehed tõepoolest eelistasid heledasilmseid partnereid sagedamini, kui seda tegid tumedasilmseid mehed. Lisaks selgus, et sama muster ei kehtinud meeste puhul, kellel varasemas elus tugev

isafiguur puudus. Viimast püüdis Bressan (2021) põhjendada teooriaga, et isata kasvanud mehed ei tunne sama tugevat tungi oma järglaste elus olulist rolli mängida ja enda positsiooni kehtestada, kui tugeva isafiguuriga peredes kasvanud mehed. Seega saaks eeltoodud teooriast järeldada, et kui mees on isata kasvanud, ei ole tema elukäigustrateegia niivõrd seotud järglaste arengusse panustamisega, mistõttu ei ole tal ka samaväärset põhjust karta, et teda järglaste bioloogiliseks vanemaks ei peeta.

Šterbova ja teised (2019) testisid Tšehhis läbiviidud teadusuuringus samuti hüpoteesi, et inimestel on partneri valikul silma vikerkesta pigmentatsiooni osas kindlad eelistused. Uuringu tulemuste põhjal järeldati, et tõepoolest valivad inimesed endale kindla silma- ja juuksevärviga partnereid. Tugevam korrelatsioon esines aga üllataval kombel hoopis katseisiku vanemate silmavärvuse ja potentsiaalse partneri silmavärvi vahel, st kui katseisiku mõlema vanema iirise pigmentatsioonid omavahel kattusid, eelistas katseisik partneri valikul sama silmavärviga partnereid, mis tema vanematel. Juuksevärvi puhul sellist seost aga ei leitud. Eelmainitud valikut võiks püüda seletada imprintingu efektiga, mille korral isend partnerit oma vanematega samastama hakkab (Internet 2, 2023). Samuti selgus uuringust, et inimesed eelistavad partneri valikul alateadlikult kindla fenotüübiga inimesi, st inimestel on partneri valikul n-ö „oma tüüp“ (Šterbova *et al.*, 2019). Uuringu läbiviijad ise mainisid aga töö kitsaskohtadena, et ehkki imprintingu efekt esines suuremal määral kui homogaamia efekt, oli efekti suurus siiski üsna madal. Juhul, kui katseisiku vastassoost vanem oli heledasilmne, suurenes pikaajalise partnerieelistuse logaritmiline koefitsient heledate silmade kasuks 0,24 võrra (standardviga=0,14, standardhälve=1,66, p-väärtus=0,10); lühiajalise partneri korral aga 0,25 võrra (standardviga=0,11, standardhälve=2,21, p-väärtus=0,03). Samast soost heledasilmse vanema puhul aga suurenes pikaajalise partneri puhul efekt 0,15 võrra (standardviga=0,15, standardhälve=1,00, p-väärtus=0,32) ning lühiajalise partneri valikul 0,22 võrra (standardviga=0,11, standardhälve=1,94, p-väärtus=0,05) (Šterbova *et al.* 2019).

Vikerkesta pigmentatsiooni ja sugulise valiku vaheliste seoste vastupidiseks näiteks võib tuua 2016. aastal Ühendkuningriigi ja Brasiilia elanike hulgas läbi viidud uuringu, kus testiti hüpoteesi, et vikerkesta pigmentatsiooni eelistus partneri valikul sõltub tunnuse haruldusest – inimesed eelistavad populatsioonis harvemini esineva silmavärvusega partnereid (Forti &

Young, 2016). Katse tulemusi analüüsidest selgus, et püstitatud hüpotees pidas mõlema riigi populatsioonide korral paika ning inimesed tõesti eelistasid partnerivalikul haruldase silmavärvusega inimesi. Fenomeni selgitasid uuringu autorid teooriaga, et haruldase vikerkesta pigmentatsiooniga partneri valimine näib suurendavat tõenäosust, et potentsiaalsetele järglastele pärandub edasi mitmekesisem geenikomplekt, st järglased on fenotüübilt haruldasemad, mis suurendab nende kohasust (Forti & Young, 2016). Autorite sõnul annavad kogutud andmed tõestust hüpoteesile, et inimeste vikerkesta pigmentatsiooni geneetilist mitmekesisust soodustab suguline valik (Forti & Young, 2016).

Ehkki konkreetse vikerkesta pigmentatsiooni eelistamist partneri valikul on korduvalt uuritud, et populatsioonisisesele fenotüübilisele mitmekesisusele selgitust leida, on tulemused üsna varieeruvad. Seetõttu tuleks alapeatükis käsitletud uuringute järeldustesse suhtuda kriitiliselt ning läbi viia täiendavaid uuringuid, et püstitatud hüpoteese ja tehtud järeldusi kinnitada või ümber lükata. Oluline on mõista ja meeles pidada, et silmavärvi pärandumine on äärmiselt kompleksne tunnus, mistõttu ei saa järglaste fenotüüpi ennustada vanempõlvkonna fenotüüpide põhjal. Kitsaskohtadest tooksin välja, et Gračanini ja teiste (2021) uuringu valim, mis replitseeris Laeng'i ja teiste (2006) uuringut, koosnes peaaesjalikult psühholoogiatudengitest, st tegu oli üsna homogeense valimiga. Šterbova ja teiste (2019) uuringu puhul aga tasub mainida, et katses kasutati valdavalt enesekohaseid küsimustikke, mis võisid ohustada uuringu reliaablust ja valiidsust, kuna nende puhul on raske tagada, et inimesed küsimusepüstitusi üheselt tõlgendavad ja oma eelistusi võrdse usaldusväärsusega hinnata oskavad.

4.3 Alternatiivsed adaptiivsed selgitused

4.3.1 Worthy teooria

Vikerkesta pigmentatsiooni seost käitumuslike iseärasustega on eelmisel sajandil uurinud Morgan Worthy (1999), kes püstitas mitmeid hüpoteese tumedasilmsete ning heledasilmsete loomade ja inimeste käitumuslike kohastumuste kohta. Nimelt väitis ta, et tumedasilmsete indiviidide käitumine on reaktiivsem ning nõuab seetõttu ka kõrgeenenud taju ja tundlikkust;

heledasilmsete käitumismustrid on aga kaalutlevamad ja aeglasemad ning nende puhul esineb sagedamini vältivat käitumist (Worthy, 1999). Oma uuringute käigus kaardistas Worthy ameerika jalgpallis eri positsioonidel mängivate profijalgpallurite vikerkesta pigmentatsioonid ja jõudis järeldusele, et kaitseliinis, mis nõuab tema sõnul kiiret reageerimist, oli tumedasilmsete mängijate osakaal suurem, samas kui ründaja positsioonil mängis enam heledasilmseid mängijaid (1999). Korvpalli puhul aga leiti, et tumedasilmsed mängijad on paremad pealeviskajad (*hitters*), ent heledasilmsed mängijad olid vastupidi edukamad söödumängus (*pitchers*) (Worthy, 1999). Worthy kohaselt nõuab pealeviskamine kiirust ja täpsust, samas kui söödumängu tempot saab mängija ise rohkem kontrollida (Worthy, 1999).

Uuritud on ka võimalikku seost vikerkesta pigmentatsiooni ning inimese füsioloogilise tundlikkuse, kognitiivse võimekuse ja keha reaktsioonivõime vahel. Worthy (1999) eelduste kohaselt on tumedasilmsed inimesed edukamad kiiret taju ning täpsust nõudvates ülesannetes, samas kui heledasilmsete inimeste kognitiivne võimekus väljendub rohkem ruumilises tajus. Philip Sutton (1959) aga on leidnud seose vikerkesta pigmentatsiooni ning valutundlikkuse vahel, kusjuures tumedasilmsete valulävi oli hambaravi korral madalam kui heleda vikerkesta pigmentatsiooniga indiviididel. Nimelt palus protseduuri teostamiseks anesteesiati ligi 30% helepruunide silmadega inimestest ja üle 53% tumepruunide silmadega indiviididest, samas kui kõigist heledasilmsetest katseisikutest soovis anesteesiati alla 2% (Sutton, 1959).

Morgan Worthy (1999) teooria kohaselt saab silma vikerkesta pigmentatsiooni ja käitumise vahel esinevat füsioloogilist seost selgitada sellega, et lisaks visuaalsesse ajukoorda suunatud juhteteedele liiguvad silmast ajju ka väiksemad juhteteed, mis omakorda suunduvad teistesse ajupiirkondadesse. Olulisemad ajuosad on siinkohal käbikeha ja hüpotaalamus, mis reageerivad valgusele ning reguleerivad vastavalt endokriinsete näärmete tööd, seda nt erutuse/kehalise aktivatsiooni korral (Worthy, 1999). Vikerkesta tume pigmentatsioon blokeerib teadaolevalt lühikesi laine-pikkusi rohkem, kui pikki valguslaineid. Worthy kohaselt aga hõlbustab pikk valguslaine kehalist (endokriinset) aktivatsiooni, samas kui lühike lainepikkus hoopis inhibeerib seda (Worthy, 1999).

Worthy järelduste täiendavaks uurimiseks on tema teadustöid mitmel korral replitseeritud. Mõned Worthy uuringute kitsaskohad on oma töös välja toonud näiteks Elias ja teised (2008). Nad toovad välja, et Worthy kasutas oma töös käitumisjoonte eristamiseks läbivalt termineid „tundlikkus“ ja „reaktiivsus“, mis oleks tulnud üheselt mõistetavuse huvides töös ka selgelt ära defineerida, Worthy aga seda ei teinud (Elias *et al.*, 2008). Samuti tuuakse kriitikana esile, et spordinäidetele tuginedes toetas Worthy oma teooriaid just nende omadustega, mida ta soovis kindlale positsioonile omistada. Muuhulgas jättis ta kõrvale teadmise, et korvpallis tulevad kiirus ja täpsus kasuks ka söödumängus, samas kui peale viskamise eeldab lisaks täpsusele ka strateegilisi võtteid (Elias *et al.*, 2008). Lisaks on mainitud, et Worthy on viidanud mitmele varasemale füsioloogilisi/käitumuslikke erisusi käsitlevale uuringule, mis tuginesid homogeenise valimiga läbiviidud katsetele ning ei ole seega usaldusväärsed tema teooriaid toetama. Samuti võis Worthy uuringute tulemusi mõjutada kultuuriline eelarvamus (Elias *et al.*, 2008). Eeltoodud puudujäägid annavad alust arvata, et pelgalt Worthy tööde alusel vikerkesta pigmentatsiooni ning käitumise vaheliste seoste kohta järeldusi teha on pisut ennatlik.

Võttes arvesse varasemate uuringute kitsaskohti, seadsid Elias jt (2008) eesmärgiks viia läbi täiendavad uuringud, et välja selgitada, kas leidub kindel protsess, mis mõjutab korraga nii silmavärvi avaldumist kui ka organismi käitumist. Autorid valisid uurimisobjektiks äädikakärbse (*Drosophila melanogaster*), et vältida rahvuse ning etnilise kuuluvuse võimalikku mõju katse käigule ja tulemustele (Elias *et al.*, 2008). Korrelatsiooni otsiti 14 äädikakärbse liini silmavärvuse fenotüübi ning isendite käitumuslike eripärade vahel. Uuringu tulemustest selgus, et ehkki sarnase silmavärviga isenditel esinesid sarnased käitumismustrid, ei esinenud äädikakärbeste silmavärvuse ja käitumise vahel märkimisväärt korrelatsiooni (Elias *et al.*, 2008). Analüüsi käigus jõuti järeldusele, et sarnased käitumismustrid ühesuguse vikerkesta pigmentatsiooniga isenditel võisid tuleneda hoopis sellest, et ühised rakudefektid mõjutavad nii silmavärvi avaldumist kui ka isendite käitumist (Elias *et al.*, 2008).

4.3.2 Seos alkoholismiga

Sulovari ja teiste (2015) läbiviidud uuringus otsiti seoseid silmavärvuse ning alkoholismi vahel, täpsemalt analüüsiti sinise vikerkesta pigmentatsiooni võimalikku seost

alkoholismiga. Töös toodi välja seosed alkoholismiga seostatud GABA retseptorit kodeeriva geeni GABRB3/GABRG3 ning silmavärvuses peamist rolli mängivate OCA2/HERC2 geenide vahel. Samuti on leitud seos alkoholismis rolli mängiva geeni GRM5 ning pigmentatsiooni mõjutava geeni TYR vahel (Sulovar *et al.*, 2015). Need andmed võivad autorite sõnul viidata melanogeneesi ning alkoholismi omavahelisele seotusele (Sulovar *et al.*, 2015). Sulovar jt tõid välja, et sinise silmavärviga inimeste valgustundlikkus on suurem kui tumedasilmsetel indiviididel, mistõttu võib neil tõenäolisemalt esineda SAD ehk hooajast tingitud depressioon. SAD aga on omakorda komorbiidne alkoholismi esinemisega, mistõttu jõuti järeldusele et silmavärvi fenotüüp võib etioloogilise tegurina tõepoolest mõjutada alkoholismi väljakujunemist (Sher, 2004; Sulovar *et al.*, 2015). Vikerkesta pigmentatsiooni ja SAD-i esinemise vahelist seost on uurinud ka Workman jt (2018), kes leidsid, et sinise vikerkesta pigmentatsiooniga inimestel esineb meeleolukõikumisi vastupidi vähem, kui samadel laiuskraadidel elavatel pruuni vikerkestaga inimestel. Töö autorid pakkusid tulemusi arvesse võttes välja, et sinisilmsus võis laiematel laiuskraadidel mõjuda hoopis hooajast tingitud depressiooni vastase kaitsemehhanismina, ehkki täheldati, et seda teemat tuleks kindlasti täiendavalt uurida (Sulovar *et al.*, 2015; Workman *et al.*, 2018). Seega lähevad Sulovari jt ning Workmani jt teooriad alkoholismi ja silmavärvuse seotusest omavahel vastuollu (Sulovar *et al.*, 2015; Workman *et al.*, 2018).

Bassett ja Dabbs (2001) testisid eelmisest peatükist tuttavat Worthy teooriat ning leidsid kinnitust, et tumedasilmsed inimesed kogevad suuremat füsioloogilist erutust ja on teatud ravimite suhtes tundlikumad, kui heleda vikerkestaga inimesed. Autorid püstitasid oma töös hüpoteesi, et kuna tumedasilmsed inimesed on alkoholile füsioloogiliselt tundlikumad, siis inhibeerib tumedasilmsus nende alkoholi tarbimist (Bassett & Dabbs, 2001). Heledasilmsed heledanahalised inimesed aga võivad autorite sõnul alkoholi tarbida suuremates kogustes, sest alkoholist tingitud füsioloogiline erutus on nende puhul väiksem, mistõttu võib neil suurema tõenäosusega välja kujuneda alkoholisõltuvus (Bassett & Dabbs, 2001). Ühtlasi toodi välja, et kui Worthy teooria heledasilmsed inimeste inhibeerivama käitumise kohta tööle vastab, võivad heledasilmsed inimesed alkoholismi poole kalduda ka suurema sotsiaälärevuse esinemise tõenäosuse tõttu. Nimelt on leitud, et sotsiaälärevuse ja alkoholismi vahel esineb komorbiidsus (Bassett & Dabbs, 2001). Konkreetse katse puhul

seab reliaabluse ja valiidsuse minu hinnangul ohtu aga valim, mis koosnes ligikaudu 11 000 heledanahalisest meesvangist ning 2000 naisest, st tegu oli taaskord küllaltki homogeense populatsiooni esindatusega, kusjuures meeste osakaal ületas viiekordselt naiste oma (Bassett & Dabbs, 2001). Lisaks tasub mainida, et Worthy (1999) ei kirjeldanud oma teoorias heledasilmsete inimeste inhibeerivast käitumisest tingitud suuremat kalduvust sotsiaalärevusele, mistõttu ei pruugi sotsiaalärevuse seostamine inhibeeritud käitumisega olla õigustatud.

4.3.3 Seos isiksuseomadustega

Lisaks käitumuslikele eripäradele on uuritud ka vikerkesta pigmentatsiooni seost isiksuseomadustega. Silma arengus olulist rolli mängiv geen PAX6 mõjutab muuhulgas nimelt vasakpoolse eesmise tsingulaarkäärü normaalsel arengul, mis mängib olulist rolli emotsioonide regulatsioonis (Larsson *et al.*, 2007). Lisaks on leitud seoseid PAX6 mutatsioonide ja autismispektrihäirete ning intellektipuude vahel (Ochi *et al.*, 2022). Seetõttu on alust arvata, et sama geen mängib rolli ka isiksuseomaduste kujunemisel Larsson jt (2007) uurisid seost iirise Fuschs'i krüptide, pigmendilaikude ja kokkutõmbevagude esinemise ning eri käitumuslike omaduste vahel ja leidsid, et eri vikerkesta omadustega inimesed tõesti erinesid käitumise poolest. Tihedama Fuschs'i krüptide struktuuri korral oli inimeste lähenemiskäitumine suurem, st nad olid kaastundlikumad, väljendasid rohkem positiivseid emotsioone (nt rõõm, õnn) ning lõid kaaslastega rohkem usaldussuhteid, kui hõredama Fuschs'i krüptidega katseisikud (Larsson *et al.*, 2007). Samuti leiti seos kokkutõmbevagude kontsentratsiooni ja katseisiku impulsiivsuse vahel – vagude tihedama paigutuse korral ilmnes impulsiivset käitumist rohkem.

Gardiner ja Jackson (2010) püstitasid oma teadustöös hüpoteesi, et heledasilmsed põhjaeuroop-lased on vähem kompromissialtid (võistlushimulisuse tunnus) kui tumeda vikerkesta pigmentatsiooniga põhjaeurooplased; samas ülejäänud eurooplaste puhul sellist efekti ei esine. Uuring viidi läbi Austraalias, et tagada suurem kontroll katsekäiku mõjutavate keskkonnategurite üle ja suurendada seeläbi uuringu usaldusväärsust (Gardiner & Jackson 2010). Katse tulemused kinnitasid püstitatud hüpoteesi, st tuvastati seos silmavärvi ja leplikkuse vahel ning leiti, et tumedasilmsed põhjaeurooplased on tõepoolest heledasilmsetest kompromissialtimad (Gardiner & Jackson 2010).

Selgitusi põhjajaeurooplaste suuremale võistlushimule leiab näiteks Frosti (2006) uurimistööst. Nimelt väidab autor, et Põhja- ja Ida-Euroopas on suguline valik tunnuste pärandumises ajalooliselt suuremat rolli mänginud, sest viimase jääaja tagajärjel oli nendel aladel meeste osakaal väiksem – paljud mehed kas surid küttides või kaugemalt toitu otsides, seda enam et naised ei saanud jääaja tõttu enam aktiivse korilusega tegeleda (Frost, 2006). Väiksema meeste osakaalu tõttu populatsioonis pidid aga naised rohkem vaeva nägema, et mees endale võita, mistõttu võis Frosti (2006) arvates suureneda ka juuste ja vikerkesta fenotüübiline varieeruvus – naistel oli vaja konkurentide seast silma paista, mistõttu tuli haruldasem fenotüüp neile kasuks. Seega võisid isiksuseomadused (nt võistlushimulisus), neist tulenevad käitumismustrid ning vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus välja areneda paralleelselt ning sugulisest valikust sõltuvalt.

Lisaks Worthyle on ka teised teadlased uurinud teooriat, et heledasilmsed inimesed ilmutavad tumedasilmsetest enam inhibeerivat käitumist, kusjuures tulemustes ilmneb taaskord vastuolulisust. Samuels ja Block (1995) nimelt oma uuringus silmavärvi ja käitumusliku inhibitsiooni vahel seost ei leidnud. Basset ja Snyder (2010) aga leidsid, et end heledasilmseks hinnanud indiviidide puhul esines tõepoolest sagedamini inhibeerivat käitumist kui tumeda vikerkesta pigmentatsiooniga katseisikute puhul, ehkki efekti suurus oli pigem väike ($F(1, 278) = 4.2, p < 0,05, \eta^2 = 0,01$). Teist hüpoteesi, et silmavärvus mõjutab jahimeeste reaktiivsust, (tumedasilmsetel on reaktiivsema käitumisega ning heledasilmsed inhibeeritud käitumisstiiliga), Basseti ja Snyderi (2010) katse tulemused aga ei kinnitanud. Silmavärvi seost inhibeeriva käitumisega on uuritud ka laste puhul. Coplani jt (1998) uuringud, mis viidi läbi eelkooliealiste lastega näitasid, et sinisilmsetel poisidel on sotsiaalselt ettevaatlikuma käitumisega, kui nende pruunisilmsetel eakaaslased. Samuti ilmnis katses suguline dimorfism – tüdrukute puhul seost silmavärvi ja käitumismustrite vahel ei leitud (Coplan *et al.*, 1998).

4.4 Võrdlus teiste liikidega

4.4.1 Võrdlus lindude ja kahepaiksetega

Seoseid vikerkesta pigmentatsiooni ja käitumismustrite vahel kirjeldab Worthy (1999) lisaks inimestele ka loomade puhul. Näiteks tumedasilmsed pistrikud, ent ka mitmed putuktoidulised tumedasilmsed linnuliigid püüavad saaki otse lennult, mis nõuab kiiret reageerimisvõimet (Worthy 1999). Heledasilmsed kulliliigid aga püüavad saaklinde rahulikuma tempoga, saavutades edu hoopis erinevate ligihiilimis- ja üllatustaktikate abil (Worthy, 1999). Putuktoidulised heledasilmsed linnuliigid aga otsivad oma toitu sageli maast (Worthy, 1999). On leitud, et Lõuna-Aafrikas ning Austraalias elutsevate värvuliste seltsi kuuluvate lindude seas on ere vikerkesta värvus sagedasem kui Euroopas, Põhja-Ameerikas ning Venezuelas pesitsevate sama seltsi liikide puhul (Craig & Hulley, 2004).

Eelmainitud uuringu tulemused aga ei toetanud hüpoteesi, et lindude käitumine ning nende vikerkesta värvus on omavahel otseselt seotud (Craig & Hulley, 2004). Fenomeni põhjuseks võib töö autorite sõnul olla hoopis lindude vikerkesta värvuse kompleksus – ühest eellasest põlvnenud sama vikerkesta värvusega, ent eri perekondadesse kuuluvate linnuliikide käitumismustrid võivad erineda ning mõningate linnuliikide silmavärv on muutuv tunnus. Lisaks on inimestel raske lindude silmavärvi hinnata, sest on teada, et lindude silmanägemine on inimeste omast parem (nad näevad nt UV lainepikkust, mida meie ei näe) (Craig & Hulley, 2004). Seega oleks lindude vikerkesta varieeruvuse põhjuseid vaja täiendavalt uurida.

Silmavärvi ja käitumise vahelisi seoseid on uuritud ka kahepaiksetel, näiteks on leitud, et konnade silmavärv ja muster on tugevalt seotud konna eluviisiga (Amat *et al.*, 2013). On leitud, et mitme perekonda *Boophis* kuuluvate puudel elutsevate konnaliikide vikerkest on erksavärviline, rõngakujuliste elementidega ning iirise ümbrus (skleera) on sinine. Maismaal, varises elutsevate konnaliikide vikerkest on aga horisontaalselt kaheks jaotatud: ülemine osa on heledam, alumine tumedam. *Mantella* perekonda kuuluvatel päevase eluviisiga aposemaatilistel maapealsetel liikidel on aga ühtlane, musta värvusega silma vikerkest. Seega järeldati, et erksavärviline vikerkest võis evolutsiooniliselt välja areneda puudel pesitsevatel liikidel, nt paarilise ligimeelitamiseks või kiskjate peletamiseks; varises

elutsevate konnade puhul võis horisontaalselt kaheks jaotunud iirise värvus samuti toimida kiskjat segava kaitsestrateegiana (Amat *et al.*, 2013).

4.4.2 Võrdlus teiste imetajatega

Imetajate puhul on täheldatud, et heleda vikerkesta pigmentatsiooniga isendid (nt kassid) püüavad saaki n-ö kaudse lähenemisega, st nad jälgivad ja jälitavad saaklooma seni, kuni neil tekib tema kinni püüdmiseks konkreetne eelis (Worthy, 1999). Eeltoodud nähtus annab Worthy (1999) kohaselt taaskord kinnitust heledasilmsetel isenditel esinevast käitumuslikust inhibitsioonist. Põgenemiskäitumine on tema andmetel tumedasilmsetel loomadel kiire ja äkiline, heledasilmsetel aga esineb rohkem tarduvat käitumist (Worthy, 1999).

Silmavärvi liigisisene varieeruvus on suurim koduloomade seas (Negro *et al.*, 2017). Vabas looduses elavate imetajate puhul on sinise silmavärvuse esinemine pigem haruldane, ent kodustatud loomadest esineb siniseid silmi nii kassidel, kitsedel, kaamelitel kui ka hobustel. (Negro *et al.*, 2017). Vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus on koduloomade puhul tingitud eelkõige kunstlikust valikust, kusjuures on leitud, et haruldase fenotüübiga koduloomade aretamisega kaasneb sageli ka negatiivne pleiotroopiline efekt (Reissmann & Ludwig, 2013). See väljendub eeskätt meeleeelundite ja närvisüsteemi häiretes, mis on ilmselt tingitud iirise melanotsüütide ning neuronite ühisest päritolust (mõlemad on arenenud närviharja rakkudest, vt. ptk 2.2.1) (Reissmann & Ludwig, 2013). Näiteks on leitud, et sinisilmsed alpakad ja koerad on suurema tõenäosusega kurdid, mistõttu oleks nende ellujäämise tõenäosus looduslikes tingimustes väga madal (Negro *et al.*, 2017). Seos vikerkesta värvuse ja kõrvakuulmise vahel on leitud ka inimestel, kusjuures on näidatud, et sinisilmsed, pideva müra keskel töötavad inimesed, jõuavad sama mürast tingitud kuulmislanguse tasemeni 10 aastat varem, kui nende pruunisilmsed kolleegid (Da Costa *et al.*, 2008).

Metsloomade puhul on silmavärv üldiselt muutumatu tunnus (Negro *et al.*, 2017). Imetajate puhul on erandiks põhjapõder (*Rangifer tarandus*), kelle puhul on täheldatud silmavärvi hooajalist muutumist talvise pimedusega toimetulekuks (Stokkan *et al.*, 2013). Suvel, kui päikesekiirguse hulk on suur, paistab põhjapõtrade silmavärv kuldne, sest enamik valgust peegeldub läbi võrkkesta tagasi. Talvel aga on nende silmavärv sinine ning silmas neelduva

valguse hulk on suurem. See on võimalik tänu *tapetum lucidum* ehk võrkkesta taga asuva peegeldava kile kollageenitiheduse muutusest, kusjuures kollageeni tihedam paigutus põhjustab sinise silmavärvi avaldumist. On arvatud, et valguse hooajalise muutumisega kohandumine on kujunenud välja selleks, et loomad suudaksid ka pimedal talveajal edukalt kiskjaid tuvastada (Stokkan *et al.*, 2013).

Wilhelmy ja teised (2016) on uurinud kasside käitumise ja nende fenotüübi – karvavärvuse, mustri ning silmavärvi – vahelisi seoseid. Ehkki enamik käitumuslike eripärasid olid kasside puhul tõuspetsiifilised, leiti ka tõust sõltumatuid seoseid, nt aguuti värvusega kassid olid kõrgema agressiivsusega ning punastel kassidel oli kõrgenenud huvi saakloomade vastu. Seega kinnitasid uuringud, et kasside käitumist ja fenotüüpi määravad geenid võivad ühtida (esineb pleiotroopia) (Wilhelmy *et al.*, 2016).

4.4.3 Primaadiuuringud

Ehkki vikerkesta sinine värvus on metsikute imetajate puhul pigem haruldane, on selle esinemist täheldatud mitmetel primaadiliikidel (Bradley *et al.*, 2009). Bradley jt (2009) uurisid, kas vikerkesta sinist pigmentatsiooni määravad leemurite ning inimeste puhul sarnased (homoloogilised) geenijärjestused. Uuringu käigus leiti aga, et *HERC2* geeni introni, mille SNP rs12913832 inimestel sinist silmavärvi põhjustab, homoloog leemuritel sinise silma vikerkesta pigmentatsiooni ei määra. Seega on tunnuse puhul tegu fenotüübilise konvergensiga, mis tähendab, et sarnased tunnused on välja kujunenud üksteisest sõltumatult (Bradley *et al.*, 2009).

Vikerkesta värvuse varieeruvust ning selle võimalikku seost käitumuslike muustritega on uuritud ka teiste primaadiliikide puhul (Caspar *et al.*, 2021; García *et al.*, 2022). García jt (2022) järeldasid aga, et silma kuju ja värvuse varieeruvust primaatidel on põhjustanud siiski eelkõige ökoloogilised tegurid – ekvaatorialadel elavate liikide vikerkesta suurem pigmenteeritus on ilmselt seotud fotoprotektsiooniga, samas kui ekvaatorist kaugemal elavate liikide sinine silmavärvus on tingitud ööpäevarütmist. Autorid toovad välja, et primaatide silmavärvuse põhjendamisel on seni liigselt keskendutud kommunikatiivsete selgituste otsimisele; nende sõnutsi tuleks aga edasistes teadustöodes rohkem uurida just vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust mõjutavate ökoloogiliste tegurite rolli (García *et al.*, 2022).

Caspar jt (2021) uurisid samuti primaatide silmavärvi varieeruvust, võttes aluseks nn. kooperatiivse silma hüpoteesi. Hüpotees väidab et inimeste puhul on hele skleera välja kujunenud adaptiivselt, eesmärgiga lihtsustada silmade vahendatud suhtlust (Caspar *et al.*, 2021). Silmavärvuse ning mustrite võrdlev analüüs 15 hominiidide liigil näitas aga, et vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvus ei ole primaatidel seotud ühegi sotsiaalse eelisega, mis näitab, et varieeruvus ei ole tingitud kohastumusest (Caspar *et al.*, 2021). Seega on alust arvata, et inimlaste silmavärvi varieeruvus on eelkõige seotud valguse kvaliteedi ja kvantiteedi muutustega keskkonnas, ning on tekkinud järkjärguliselt geneetilise triivi ja/või sugulise valiku teel. (Caspar *et al.*, 2021; García *et al.*, 2022).

On näidatud, et sinine valgus suurendab inimeste puhul ärksust (Münch *et al.*, 2016). García ja teiste (2022) uuringust selgus, et kui liigid elavad keskkonnas, kus loomulikku sinist valgust vähem esineb, on nende silma vikerkesta pigmentatsioon suurema tõenäosusega sinine, st lühikest lainepikkust peegeldav. Ekvatoriaalsete liikide puhul domineerib aga oranžikas-kollakas iirise fenotüüp. Silmavärvi varieeruvust on uuritud veel näiteks jaapani makaakidel, kes on peale inimeste teadaolevalt kõige põhjapoolsema asustusega primaadiliik (Zhang & Watanabe, 2006). Makaakide silma vikerkesta pigmentatsioon varieerub eredast (oranžist) ja kollasest kuni hele- ja tumesiniseni põhjapoolsematel aladel. Lisaks on leitud, et jaapani makaakidel silmavärvi osas sugulist dimorfismi ei esine, see-eest aga esinevad ealised erinevused: sinine vikerkesta värvus on sagedasem vastsündinutel ja eakatel (Zhang & Watanabe, 2006). Vikerkesta värvuse laiuskraadist sõltuvat varieeruvust – põhjas esinevad heledamad; ekvaatori lähedal erksamad vikerkesta värvused – on näidatud mitme omavahel kaugemalt suguluses oleva primaaditaksoni puhul, mis annab veelkord tõestust tunnuste konvergentsest arengust (García *et al.*, 2022).

5 Arutelu

Töös käsitletud kirjanduse põhjal võib öelda, et inimeste vikerkesta pigmentatsioon on polügeenne tunnus, mida mõjutab teadaolevalt üle 20 erineva geeni (Sturm *et al.*, 2001; Frudakis *et al.*, 2003; Sturm & Frudakis, 2004; Larsson *et al.*, 2007; Cunha *et al.*, 2019., Dorgaleleh *et al.*, 2020). Suur osa pigmentatsiooni varieeruvusest on seotud ühenukleotiidsede polümorfismide esinemisega neis geenides (Simcoe *et al.*, 2021). Lisaks pigmentatsioonile suurendavad silmavärvi fenotüübilist varieeruvust ka mitmed struktuursed erinevused, sh Fusch'i krüptid, Nevi pigmendilaigud, Wolffini sõlmed, pigmentatsioonirõnga esinemine ning kokkutõmbavaod (Sturm & Larsson, 2009; Edwards *et al.*, 2016). Struktuursete erinevuste esinemise sagedust mõjutavad omakorda mitmed geenid, näiteks on leitud, et geenid TRAF3IP1 ning SEMA3A mõjutavad krüptide ja vagude väljakujunemist (Larsson *et al.*, 2011). Seega on vikerkesta fenotüübilise varieeruvuse geneetika äärmiselt kompleksne, mistõttu ei saa silmavärvuse päranduvust selgitada Mendeli seadustest tulenevate geneetikareeglite abil ning tuleb arvestada ka teisi vikerkesta fenotüübi avaldumist mõjutavaid aspekte.

On leitud, et mitmed vikerkesta pigmentatsiooni määravad geenid, nagu HERC2, SLC45 ning TYR, mõjutavad ühtlasi ka juukse- ja naha melanogeneesi, mis viitab pleiotroopsuse esinemisele (Wilde *et al.*, 2014). Heledama ehk feomelaniinirikkama fenotüübi, st sinise vikerkesta pigmentatsiooni sagedus on kõige suurem laiematel laiuskraadidel, kus päikesekiirguse hulk on madal. Seda on näidatud nii inimeste kui ka teiste primaatide, nt jaapani makaakide puhul, kes on ekvaatorist kõige kaugemal elutsev primaadiliik peale inimese, ning kelle vikerkesta pigmentatsioonis esineb samuti väga heledaid fenotüüpe (Zhang & Watanabe, 2006; García *et al.*, 2022). Tume ehk eumelaniinirikas pigmentatsioon toimib aga inimorganismi kaitsefunktsioonina tugeva UV-kiirguse vastu ning aitab ära hoida melanoomi teket (Jablonski & Chaplin, 2010; Sajid *et al.*, 2021). On näidatud, et heleda fenotüübi osakaalu suurenemist võis inimeste puhul mõjutada ka Neoliitikumis aset leidnud üleminek põllumajandusele, mille tagajärjel vähenes loomsete rasvhapete tarbimine ning suurenes organismi vajadus omastada päikesest rohkem D-vitamiini (Richards *et al.*, 2003). Soomes läbiviidud uuringutest aga selgus, et tumedama naha- ja vikerkesta

pigmentatsiooniga saamidel ehk laplastel ülejäänud soomlaste populatsioonist suuremat D-vitamiini vaegust ei esinenud (Forsius *et al.*, 2012).

Eelmainitud teooriad viitavad vikerkesta pigmentatsiooni sekundaarsele, naha pigmentatsiooniga kaasas käivale pärandumisele. Siinkohal on aga oluline ära märkida, et ehkki vikerkesta värvuse ning juuste ja naha pigmentatsiooni vahel paistab esinevat pleiotroopiline efekt, ei ole see kindlasti täielik, st pigmentatsiooni mõjutavad geenid kattuvad vaid osaliselt. On teada, et lisaks IPE stroomas asuvate melanotsüütide paigutusele ja tihedusele mõjutavad inimeste silmavärvuse avaldumist ka kollageenikiudude paigutus iirises ning strooma paksus. Samuti tasub välja tuua, et vikerkesta varieeruvus on juuste ja naha omast oluliselt suurem ning silmavärv püsib elu jooksul küllaltki muutumatuna, mistõttu kasutatakse just silma fenotüüpi laialdase biomarkerina inimeste isiku tuvastamisel (Daugman, 2006).

Silmavärvi varieeruvus on teadaolevalt suurim Euroopa populatsioonide hulgas, mistõttu on seda ka kõige enam uuritud just eurooplaste seas (Walsh *et al.*, 2012). Heledat vikerkesta fenotüüpi soodustava positiivse valiku selgitamiseks on välja pakutud mitmeid adaptiivseid teooriaid. Näiteks on arvatud, et hele fenotüüp võis populatsioonis näida haruldasena, mistõttu võidi seda eelistada sagedamini esinevale pruunisilmsele fenotübile, ning mis seetõttu ka populatsioonis edasi kandus (Wilde *et al.*, 2014). Forti & Youngi (2016) kohaselt võib haruldase fenotüübi eelistamine tuleneda eeldusest, et suurem varieeruvus vanempõlvkonna geenikomplektides suurendab järglaste kohasust. Selle teooria abil võiks selgitada ka Auli (1982) analüüsitud andmeid, mille kohaselt oli eelmisel sajandil Eesti linnades tumeda vikerkesta pigmentatsiooniga koolilaste osakaal suurem, kui maapiirkondades. Nimelt võis linnades elavatel eestlastel esineda suurem kokkupuude võõrrahvastega (Aul, 1982), mistõttu võis toimuda ka fenotüüpide segunemine. Ehkki mitmed teadlased on püüdnud silmavärvi päritavust sugulise valiku abil selgitada (Laeng *et al.*, 2006; Negro *et al.*, 2017; Gračanin *et al.*, 2021), tuleks nendesse töödesse suhtuda kriitiliselt, sest mitmete uuringute aluseks on hüpotees, et partnerieelistus sõltub partneri soovist peegeldada järglastes teatud tüüpi fenotüüpi. Järglaste fenotüüpi vanempõlvkonna järgi ennustada ei ole aga võimalik, sest nagu mainitud, on vikerkesta päranduvus

geneetiliselt kompleksne tunnus. Seega ei oleks alust ka hüpoteesil, et partnerivalikul eelistavad inimesed kindlat silmavärvi kui pettusevastast kaitsemehhanismi.

Inimese vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvuse uurimine on oluline nii kriminalistikavaldkonnas, oftalmoloogias kui ka tervise hindamise seisukohast, sest on leitud, et silmavärvuse väljakujunemist mõjutavad geenid mängivad rolli ka embrüonaalses (neuronaalses) arengus (Larsson *et al.*, 2011). Vikerkesta struktuurilised omadused – Fusch'i krüptide tihedus ning kontraktsioonivagude, pigmendirõnga ja Nevi laikude esinemine – on korrelatsioonis lähenemiskäitumise (*approach-related behavior*) esinemisega inimestel (Larsson *et al.*, 2007). Seost kinnitab asjaolu, et geen PAX6 mängib rolli nii vikerkesta pigmentatsioonis kui ka eesmise tsingulaarkääru väljakujunemisel – see piirkond ajus on aga väga oluline emotsioonide regulatsioonis (Larsson *et al.*, 2007). Geenid TRAF3IP1 ning SEMA3A, mis mängivad rolli Fusch's'i krüptide ja kontraktsioonivagude kujunemisel, kontrollivad samuti neurogeneesi, närvirakkude migratsiooni ja sünaptoogeneesi (Larsson *et al.*, 2011). Seega võib oletada, et mõningad geenid, mis mängivad rolli vikerkesta pigmentatsiooni kujunemisel, mõjutavad üheaegselt ka neuronaalset arengut ning seeläbi isiksuseomaduste väljakujunemist. Isiksuseomaduste ja vikerkesta pigmentatsiooni vahelist seost on uurinud ka Worthy (1999), kes väitis, et heledasilmsed inimesed on aeglasema ning pigem vältiva käitumisega, tumedasilmset aga kiirema ning reaktiivse (lähenemis)käitumisega. Tema teadustööle kinnitust otsinud Elias jt. (2008) on aga nentitud, et isegi kui vikerkesta pigmentatsiooni ja käitumismustrite vahel seos esineb, on see suure tõenäosusega tingitud ühestest rakudefektidest, mis mõlema tunnuse avaldumist mõjutavad. See selgitaks ka tõsiasja, et Down'i sündroomi korral esinevad vikerkestas Brushfield'i laigud, mida terve inimese vikerkestas ei esine (Sturm & Larsson, 2009).

Kokkuvõttes tasub ära märkida, et inimese käitumismustrite ning vikerkesta pigmentatsiooni vahel näib tõepoolest esinevat seos – mitmed uuringud on näidanud, et sinise vikerkesta pigmentatsiooniga inimesed on inhibeerivama käitumisega; tumeda silmavärviga inimestel esineb aga seniste uuringute põhjal rohkem lähenemiskäitumist (Coplan *et al.*, 1998; Worthy, 1999; Basset & Snyder, 2010). Samas on leitud, et tumedasilmset põhjaeurooplased on heledasilmsetest põhjaeurooplastest

kompromissialtimad ning leidub ka uuringuid, kus silmavärvi ja käitumusliku inhibitsiooni vahel seost ei tuvastatud (Samuels ja Block, 1995; Gardiner & Jackson 2010). Lisaks primaatidele on seoseid silmavärvuse ja käitumise vahel leitud ka näiteks koduloomadel ja kahepaiksetel. Senise teadustöö analüüsimise põhjal võib järeldada, et vikerkesta pigmentatsioonis mängib rolli suur hulk geene, millest mõned mõjutavad lisaks vikerkesta värvusele ka organismi neuronaalset arengut ehk mängivad rolli isiksuse ja käitumise väljakujunemises. See tähendab, et leitud seosed vikerkesta värvuse ja käitumise vahel on suure tõenäosusega tingitud pleiotroopsusest, st ühised geenivariandid mõjutavad mõlema tunnuse avaldumist.

Kindlasti on soovitatav viia tulevikus läbi täiendavad genoomiüleseid seoseuuringuid, et paremini kaardistada, millised geenid on seotud nii silmavärvi kui käitumuslike eripärade väljakujunemisega. Samuti tasuks lähemalt uurida inimese vikerkesta värvust määravate geenide homologseid järjestusi teistel primaatidel, et saada veel enam kinnitust konvergentse esinemisele ning kaardistada pigmentatsiooni geneetilist tagapõhja ka teistel loomadel. Ehkki silmavärvi varieeruvuse selgitamiseks on välja pakutud mitmeid adaptiivseid teooriaid, tuleks vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvust minu hinnangul kirjeldada eelkõige geneetiliste teadmiste kaudu; samuti tuleks silmavärvi ja muude tunnuste vaheliste seoste hindamisel lähtuda eelkõige tunnuste geneetilisest päritolust. Seega tasuks valdkonnas kindlasti teha täiendavaid analüüse, et kaardistada silma fenotüüpi ning isiksuseomadusi ja käitumist mõjutavate geenide ühisosa. Ehkki silmavärvuse geneetika on viimastel aastakümnetel aina selgemaks saanud, esineb pigmentatsiooni kompleksusest tingitult veel mitmeid selgitust vajavaid asjaolusid, mille uurimine tervikpilti oluliselt täiendaks.

Kokkuvõte

Bakalaureusetöös andsin ülevaade inimeste vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvuse põhjustest ja seostest kohastumuse, käitumismustrite ning isiksuseomadustega. Vikerkesta pigmentatsiooni määrab teadaolevalt üle 20 geeni, millest enim käsitletud on OCA2, HERC2, TYR ja SLC45. Pigmentatsiooni avaldumist määrab melanotsüütide sagedus iirise pigmendiepiteelis (IPE), strooma paksus ning kollageenikiudude tihedus iirises. Lisaks mõjutavad vikerkesta fenotüüpi teised struktuurilised üksused – Fuschi krüptid, pigmendirõnga esinemine, Nevi täpid, Wolffini sõlmed ja kontraktsioonivaod.

Kajastasin töös erinevaid vikerkesta fenotüübi päritavust selgitavaid teooriaid. Muuhulgas leidsin, et vikerkesta pigmentatsiooni päritavus on osaliselt seotud juuste ja naha pigmentatsiooni päranduvusega, sest nende melanogeneesi mõjutavad mitmed ühised geenid. Heleda naha, juuste ja vikerkesta fenotüübiline sagedus populatsioonis suureneb ekvaatorist kaugenedes, et tagada piisava D-vitamiini koguse omastamine organismis. Geograafilist korrelatsiooni on näidatud nii inimeste kui ka näiteks jaapani makaakide puhul; samas on leitud tõendeid, et hele vikerkest on eri primaadiliikidel välja arenenud konvergentsetl.

Lisaks püüdsin leida otseseid adaptiivseid selgitusi vikerkesta pigmentatsiooni varieeruvuse selgitamiseks inimestel. Selgitasin, et vikerkesta varieeruvuse ja erinevate käitumismustrite vahel esineb seoseid, nt käitumuslik inhibeeritus heledasilmsete inimeste puhul, samuti kajastasin sugulist valikut puudutavaid teooriaid. Leitud seosed on aga ilmselt tingitud pleiotroopiast, st vikerkesta pigmentatsiooni mõjutavad geenid, mis mängivad rolli ka neuronaalses arengus, nt geen PAX6, mis mõjutab tsingulaarkääru välja kujunemist ning seeläbi ka emotsioonide regulatsiooni.

Inimeste vikerkesta pigmentatsioon on äärmiselt kompleksne tunnus, mille päritavust on tänu tehnoloogilistele uuendustele lähemalt uuritud eelkõige viimasel paaril aastakümnel. Käsitlesin töös nii põhjalikumalt uuritud geneetilisi andmeid kui ka vähem uuritud adaptiivseid teooriaid vikerkesta varieeruvuse selgitamiseks, analüüsides mõlema rolli vikerkesta värvuse varieeruvuses. Seega täitsin bakalaureusetöö eesmärgid ning vastasin püstitatud uurimisküsimustele.

Summary

In this bachelor's thesis, I provided an overview of the causes of variability in human iris pigmentation and its associations with adaptivity, behavioral patterns and personality traits. Iris pigmentation is known to be determined by over 20 genes, the most discussed being OCA2, HERC2, TYR, and SLC45. I described how the expression of iris pigmentation is influenced by the frequency of melanocytes in the iris pigment epithelium (IPE), stromal thickness, and the density of collagen fibers. Other structural elements of the iris – Fuchs' crypts, the pigment ring, Nevi dots, Wolffian nodules and contraction furrows – also affect the iris phenotype.

I reported various theories to explain the heritability of iris pigmentation, explaining that the heritability of iris pigmentation may be partially linked to the heritability of hair and skin pigmentation, since the genes influencing melanogenesis are shared. The phenotypic frequency of light skin, hair, and iris increases moving away from the equator, ensuring an adequate intake of vitamin D in the body. Geographical correlation has been demonstrated in both humans and, for example, Japanese macaques. However, evidence has been found that light irises have evolved convergently in different primate species.

In addition, I provided direct adaptive explanations for iris pigmentation variability in humans. I discussed associations between iris variability and different behavioral patterns, such as behavioral inhibition in individuals with light eyes, as well as theories related of sexual selection. However, the identified associations are likely caused by pleiotropy, where genes affecting iris pigmentation also play a role in neural development, such as the PAX6 gene, which influences the development of the cingulate gyrus and thus affects the regulation of emotions.

Human iris pigmentation is an extremely complex trait, and its heritability has been closely examined only in the last few decades due to technological advancements. My thesis covered both more extensively studied genetic explanations and less studied adaptive theories for explaining iris variability, analyzing the roles of both in iris color variation. Therefore, I fulfilled the objectives of the bachelor's thesis, and answered to the posed research questions.

Tänuavaldused

Soovin tänada eeskätt oma juhendajat professor Peeter Hõrakut, kes oli töö kirjutamise ajal alati olemas, vastas küsimuste korral kiiresti minu meilidele ning andis kogu protsessi vältel igati asjakohast ja konstruktiivset tagasisidet. Samuti tänan oma kursusekaaslast Ann Mari Kivimägi, kellega koos üksteist kirjutamisel motiveerisime ning Lola Linki, Mari Liis Sukka ja Elina Kahret, kes oli abiks töö ülevaatamisel ja toimetamisel. Suur aitäh ka minu pere liikmetele, kes mind moraalselt toetasid ning mulle alati kaasa elasid!

Kasutatud allikad

- Amat, R., Wollenberg, K. C., Vences, M. (2013). Correlates of eye colour and pattern in mantellid frogs. *Salamandra*, 49, 7–17.
- Anderson, K. G. (2006). How well does paternity confidence match actual paternity? *Current Anthropology*, 47, 513–520. <https://doi.org/10.1086/504167>
- Aul, J. (1982). Eesti kooliõpilaste antropoloogia. *Valgus*, 102-103.
- Bassett, J. F., & Dabbs, J. M. (2001). Eye color predicts alcohol use in two archival samples. *Personality and Individual Differences*, 31, 535–539. [https://doi.org/10.1016/s0191-8869\(00\)00157-4](https://doi.org/10.1016/s0191-8869(00)00157-4)
- Bradley, B. J., Pedersen, A., & Mundy, N. I. (2009). Brief communication: Blue eyes in lemurs and humans: Same phenotype, different genetic mechanism. *American Journal of Physical Anthropology*, 139, 269–273. <https://doi.org/10.1002/ajpa.21010>
- Bressan, P. (2021). Blue Eyes Help Men Reduce the Cost of Cuckoldry. *Archives of Sexual Behavior*, 50, 3725–3732. <https://doi.org/10.1007/s10508-021-02120-7>
- Caspar, K. R., Biggemann, M., Geissmann, T., & Begall, S. (2021). Ocular pigmentation in humans, great apes, and gibbons is not suggestive of communicative functions. *Scientific Reports*, 11. <https://doi.org/10.1038/s41598-021-92348-z>
- Coplan, R. J., Coleman, B., & Rubin, K. H. (1998). Shyness and little boy blue: Iris pigmentation, gender, and social wariness in preschoolers. *Developmental Psychobiology*, 32, 37–44. [https://doi.org/10.1002/\(sici\)1098-2302\(199801\)32:1](https://doi.org/10.1002/(sici)1098-2302(199801)32:1)
- Craig, A. J. F., & Hulley, P. E. (2004). Iris colour in passerine birds: why be bright-eyed? *South African Journal of Science*, 100, 584–588. https://www.researchgate.net/profile/Adrian_Craig/publication/29806265_Iris_colour_in_passerine_birds_Why_be_bright-eyed/links/00b7d53bce3279d5f3000000.pdf

- Cunha, D. L., Arno, G., Cortón, M., & Moosajee, M. (2019). The spectrum of PAX6 mutations and Genotype-Phenotype correlations in the eye. *Genes*, *10*, 1050. <https://doi.org/10.3390/genes10121050>
- Danel, D. P., Waciewicz, S., Kleisner, K., Lewandowski, Z., Kret, M. E., Żywicznyński, P. & Perea-Garcia, J. O. (2020). Sex differences in ocular morphology in Caucasian people: a dubious role of sexual selection in the evolution of sexual dimorphism of the human eye. *Behavioral Ecology and Sociobiology*, *74*. <https://doi.org/10.1007/s00265-020-02894-1>
- Daugman, J. (2006). Probing the uniqueness and randomness of IrisCodes: Results from 200 billion Iris pair comparisons. *Proceedings of the IEEE*, *94*, 1927–1935. <https://doi.org/10.1109/jproc.2006.884092>
- Donnelly, M. B., Paschou, P., Grigorenko, E. L., Genevieve, D., Barta, C., Lu, R. B., Жыкова, O. B., Kim, J. J., Siniscalco, M., New, M. I., Li, H., Kajuna, S. L., Manolopoulos, V. G., Speed, W. C., Pakstis, A. J., Kidd, J. R., & Kidd, K. K. (2011). A global view of the OCA2-HERC2 region and pigmentation. *Human Genetics*, *131*, 683–696. <https://doi.org/10.1007/s00439-011-1110-x>
- Dorgaleleh, S., Naghipoor, K., Barahouie, A., Dastaviz, F., & Oladnabi, M. (2020). Molecular and biochemical mechanisms of human iris color: A comprehensive review. *Journal of Cellular Physiology*, *235*, 8972–8982. <https://doi.org/10.1002/jcp.29824>
- Eagle, R. (1988). Iris pigmentation and pigmented lesions: an ultrastructural study. *Transactions of the American Ophthalmological Society*, *86*, 581–687. <http://europepmc.org/articles/PMC1298824/>
- Edwards, M., Cha, D., Krithika, S., Johnson, M., & Parra, E. J. (2016). Analysis of iris surface features in populations of diverse ancestry. *Royal Society Open Science*, *3*, 150424. <https://doi.org/10.1098/rsos.150424>
- Edwards, M., Cha, D., Krithika, S., Johnson, M., Cook, G., & Parra, E. J. (2015). Iris pigmentation as a quantitative trait: variation in populations of European, East Asian

- and South Asian ancestry and association with candidate gene polymorphisms. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 29, 141–162. <https://doi.org/10.1111/pcmr.12435>
- Eiberg, H., Coşkun, M., Nielsen, M. O., Mikkelsen, A., Mengel-From, J., Kjaer, K. W., & Hansen, L. K. (2008). Blue eye color in humans may be caused by a perfectly associated founder mutation in a regulatory element located within the HERC2 gene inhibiting OCA2 expression. *Human Genetics*, 123, 177–187. <https://doi.org/10.1007/s00439-007-0460-x>
- Elias, V. L., Nicolas, C. L., & Abramson, C. I. (2008). Eye color as an indicator of behavior: Revisiting Worthy and Scott. *Psychological Reports*, 102, 759–778. <https://doi.org/10.2466/pr0.102.3.759-778>
- Forsius, H., Eriksson, A. W., & Fellman, J. (2012). The international biological program/human adaptability studies among the Skolt Sami in Finland (1966–1970). *International Journal of Circumpolar Health*, 71, 18186. <https://doi.org/10.3402/ijch.v71i0.18186>
- Forti, I. R. N., & Young, R. J. (2016). Human commercial models' eye colour shows negative Frequency-Dependent selection. *PLOS ONE*, 11, e0168458. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0168458>
- Frost, P. (2006). European hair and eye color. *Evolution and Human Behavior*, 27, 85–103. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.07.002>
- Frudakis, T., Thomas, M., Gaskin, Z., Venkateswarlu, K., Chandra, K. S., Ginjaipalli, S., Gunturi, S., Natrajan, S., Ponnuswamy, V. K., & Ponnuswamy, K. (2003). Sequences associated with human iris pigmentation. *Genetics*, 165, 2071–2083. <https://doi.org/10.1093/genetics/165.4.2071>
- García, J. O. P., Ramarajan, K., Kret, M. E., Hobaiter, C., & Monteiro, A. (2022). Ecological factors are likely drivers of eye shape and colour pattern variations across anthropoid primates. *Scientific Reports*, 12. <https://doi.org/10.1038/s41598-022-20900-6>

- Gladstone, R. M. (1969). Development and significance of heterochromia of the iris. *Archives of Neurology*, 21, 184–192. <https://doi.org/10.1001/archneur.1969.00480140084008>
- Gračanin, A., Kutnjak, K., & Kardum, I. (2021). Blue-eyed men prefer blue-eyed women: the role of life history strategies and sociosexuality. *Psychological Topics*, 30, 31–56. <https://doi.org/10.31820/pt.30.1.2>
- Jablonski, N. G. & Chaplin, G. (2010). Human skin pigmentation as an adaptation to UV radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 107, 8962–8968. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914628107>
- Jablonski, N. G. & Chaplin, G. (2017). The colours of humanity: the evolution of pigmentation in the human lineage. *Philosophical Transactions of the Royal Society B: Biological Sciences*, 372, 20160349. <https://doi.org/10.1098/rstb.2016.0349>
- Kret M. E., De Dreu C. K. W. (2019). The power of pupil size in establishing trust and reciprocity. *J Exp Psychol Gen*, 148, 1299–1311. <https://doi.org/10.1037/xge0000508>
- Laeng, B., Mathisen, R. & Johnsen, J. A. (2006). Why do blue-eyed men prefer women with the same eye color? *Behavioral Ecology and Sociobiology*, 61, 371–384. <https://doi.org/10.1007/s00265-006-0266-1>
- Larsson, M., Duffy, D. L., Zhu, G., Liu, Y., MacGregor, S., McRae, A. F., Wright, M. J., Sturm, R. A., Mackey, D. A., Montgomery, G. W., Martin, N. G., & Medland, S. E. (2011). GWAS Findings for Human Iris Patterns: Associations with Variants in Genes that Influence Normal Neuronal Pattern Development. *American Journal of Human Genetics*, 89, 334–343. <https://doi.org/10.1016/j.ajhg.2011.07.011>
- Larsson, M., Pedersen, N. L., & Stattin, H. (2007). Associations between iris characteristics and personality in adulthood. *Biological Psychology*, 75, 165–175. <https://doi.org/10.1016/j.biopsycho.2007.01.007>

- Münch, M., Nowozin, C., Regente, J., Bes, F., De Zeeuw, J., Hädel, S., Wahnschaffe, A., & Kunz, D. (2016). Blue-Enriched morning light as a countermeasure to light at the wrong time: effects on cognition, sleepiness, sleep, and circadian phase. *Neuropsychobiology*, 74, 207–218. <https://doi.org/10.1159/000477093>
- Negro, J. J., Blázquez, M., & Galván, I. (2017). Intraspecific eye color variability in birds and mammals: a recent evolutionary event exclusive to humans and domestic animals. *Frontiers in Zoology*, 14. <https://doi.org/10.1186/s12983-017-0243-8>
- Ochi, S., Manabe, S., Kikkawa, T., & Osumi, N. (2022). Thirty Years' History since the Discovery of Pax6: From Central Nervous System Development to Neurodevelopmental Disorders. *International Journal of Molecular Sciences*, 23(11), 6115. <https://doi.org/10.3390/ijms23116115>
- Platek, S. M., & Shackelford, T. K. (2006). Introduction to theory and research on anti-cuckoldry tactics: overview of current volume. *Cambridge University Press eBooks*, 3–13. <https://doi.org/10.1017/cbo9780511617812.001>
- Reissmann, M., & Ludwig, A. (2013). Pleiotropic effects of coat colour-associated mutations in humans, mice and other mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24, 576–586. <https://doi.org/10.1016/j.semcdb.2013.03.014>
- Revskeya, E., Chu, P., Howell, R. C., Schweitzer, A. D., Bryan, R., Harris, M. N., Gerfen, G. J., Jiang, Z., Jandl, T., Kim, K., Ting, L. M., Sellers, R. S., Dadachova, E., & Casadevall, A. (2012). Compton Scattering by Internal Shields Based on Melanin-Containing Mushrooms Provides Protection of Gastrointestinal Tract from Ionizing Radiation. *Cancer Biotherapy and Radiopharmaceuticals*, 27, 570–576. <https://doi.org/10.1089/cbr.2012.1318>
- Richards, M. P., Schulting, R., & Hedges, R. E. M. (2003). Sharp shift in diet at onset of Neolithic. *Nature*, 425, 366. <https://doi.org/10.1038/425366a>
- Saari, M.K. (2019). Oftalmoloogia. *Tartu Ülikooli kirjastus*, 16–17.

- Sajid, Z., Yousaf, S., Waryah, Y. M., Mughal, T. A., Kausar, T., Shahzad, M., Rao, A. R., Abbasi, A. A., Shaikh, R. S., Waryah, A. M., Riazuddin, S., & Ahmed, Z. M. (2021). Genetic causes of oculocutaneous albinism in Pakistani population. *Genes*, *12*, 492. <https://doi.org/10.3390/genes12040492>
- Samuels, C., & Block, J. (1995). Eye color and behavioral inhibition: a further study. *Journal of Research in Personality*, *29*, 139–144. <https://doi.org/10.1006/jrpe.1995.1008>
- Schneider, P. M., Prainsack, B., & Kayser, M. (2019). The use of forensic DNA phenotyping in predicting appearance and biogeographic ancestry. *Deutsches Arzteblatt International*. <https://doi.org/10.3238/arztebl.2019.0873>
- Shriver, M. D., Parra, E. J., Dios, S., Bonilla, C., Norton, H. L., Jovel, C., Pfaff, C., Jones, C., Massac, A., Cameron, N. D., Baron, A., Jackson, T., Argyropoulos, G., Li, J., Hoggart, C., McKeigue, P., & Kittles, R. A. (2003). Skin pigmentation, biogeographical ancestry and admixture mapping. *Human Genetics*, *112*, 387–399. <https://doi.org/10.1007/s00439-002-0896-y>
- Simcoe, M. J., Valdes, A. M., Liu, F., Furlotte, N. A., Evans, D. M., Hemani, G., Ring, S. M., Smith, G. D., Duffy, D. L., Zhu, G., Gordon, S. D., McIntosh, A. M., Vuckovic, D., Girotto, G., Sala, C., Catamo, E., Concas, M. P., Brumat, M., Gasparini, P., . . . Hysi, P. G. (2021). Genome-wide association study in almost 195,000 individuals identifies 50 previously unidentified genetic loci for eye color. *Science Advances*, *7*. <https://doi.org/10.1126/sciadv.abd1239>
- Stokkan, K., Folkow, L. P., Dukes, J., Neveu, M., Hogg, C., Siefken, S. K. C., Dakin, S. C., & Jeffery, G. (2013). Shifting mirrors: adaptive changes in retinal reflections to winter darkness in Arctic reindeer. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *280*, 20132451. <https://doi.org/10.1098/rspb.2013.2451>
- Strimbu, K., & Tavel, J. A. (2010). What are biomarkers? *Current Opinion in HIV and AIDS*, *5*, 463–466. <https://doi.org/10.1097/coh.0b013e32833ed177>

- Sturm, R. A., & Frudakis, T. (2004). Eye colour: portals into pigmentation genes and ancestry. *Trends in Genetics*, 20, 327–332. <https://doi.org/10.1016/j.tig.2004.06.010>
- Sturm, R. A., & Larsson, M. (2009). Genetics of human iris colour and patterns. *Pigment Cell & Melanoma Research*, 22, 544–562. <https://doi.org/10.1111/j.1755-148x.2009.00606>.
- Sturm, R. A., Teasdale, R. D., & Box, N. F. (2001). Human pigmentation genes: identification, structure and consequences of polymorphic variation. *Gene*, 277, 49–62. [https://doi.org/10.1016/s0378-1119\(01\)00694-1](https://doi.org/10.1016/s0378-1119(01)00694-1)
- Sulem, P., Guðbjartsson, D. F., Stacey, S., Helgason, A., Rafnar, T., Magnússon, K. P., Manolescu, A., Kárasón, A., Pálsson, A., Þorleifsson, G., Jakobsdóttir, M., Steinberg, S., Pálsson, S., Jónasson, F., Sigurgeirsson, B., Thorisdóttir, K., Ragnarsson, R., Benediktsdóttir, K. R., Aben, K. K., . . . Stefánsson, K. (2007). Genetic determinants of hair, eye and skin pigmentation in Europeans. *Nature Genetics*, 39, 1443–1452. <https://doi.org/10.1038/ng.2007.13>
- Sulovari, A., Kranzler, H. R., Farrer, L. A., Gelernter, J., & Li, D. (2015). Eye color: A potential indicator of alcohol dependence risk in European Americans. *American Journal of Medical Genetics - Neuropsychiatric Genetics*, 168, 347–353. <https://doi.org/10.1002/ajmg.b.32316>
- Sutton, P. R. N. (1959). Association between Colour of the Iris of the Eye and Reaction to Dental Pain. *Nature*, 184, 122. <https://doi.org/10.1038/184122a0>
- Štěrbová, Z., Tureček, P., & Kleisner, K. (2019). Consistency of mate choice in eye and hair colour: Testing possible mechanisms. *Evolution and Human Behavior*, 40, 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2018.08.003>
- Zhang, P., & Watanabe, K. (2006). Preliminary study on eye colour in Japanese macaques (*Macaca fuscata*) in their natural habitat. *Primates*, 48, 122–129. <https://doi.org/10.1007/s10329-006-0021-2>

- Zhang, Y., De La Harpe, K., Beckstead, A. A., Improta, R., & Kohler, B. (2015). UV-Induced Proton Transfer between DNA Strands. *Journal of the American Chemical Society*, 137, 7059–7062. <https://doi.org/10.1021/jacs.5b03914>
- Tian, C., Duan, L., Fu, C., He, J., Dai, J., & Zhu, G. (2022). Study on the correlation between iris characteristics and schizophrenia. *Neuropsychiatric Disease and Treatment*, 18, 811–820. <https://doi.org/10.2147/ndt.s361614>
- Walsh, S., Liu, F., Ballantyne, K. N., Van Oven, M., Lao, O., & Kayser, M. (2011). IrisPlex: A sensitive DNA tool for accurate prediction of blue and brown eye colour in the absence of ancestry information. *Forensic Science International-genetics*, 5, 170–180. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2010.02.004>
- Walsh, S., Liu, F., Wollstein, A., Kovatsi, L., Ralf, A., Kosiniak-Kamysz, A., Branicki, W., & Kayser, M. (2013). The HIrisPlex system for simultaneous prediction of hair and eye colour from DNA. *Forensic Science International: Genetics*, 7, 98–115. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2012.07.005>
- Walsh, S., Wollstein, A., Liu, F., Chakravarthy, U., Rahu, M., Seland, J. H., Soubrane, G., Tomazzoli, L., Topouzis, F., Vingerling, J. R., Vioque, J., Fletcher, A. E., Ballantyne, K. N., & Kayser, M. (2012). DNA-based eye colour prediction across Europe with the IrisPlex system. *Forensic Science International-genetics*, 6, 330–340. <https://doi.org/10.1016/j.fsigen.2011.07.009>
- Wang, H., Lin, S., Liu, X., & Kang, S. B. (2005). Separating reflections in human iris images for illumination estimation. *IEEE*, 1, 1691–1698. <https://doi.org/10.1109/iccv.2005.215>
- Wilde, S., Timpson, A., Kirsanow, K., Kaiser, E., Kayser, M., Unterländer, M., Hollfelder, N., Potekhina, I., Schier, W., Thomas, M. G., & Burger, J. (2014). Direct evidence for positive selection of skin, hair, and eye pigmentation in Europeans during the last 5,000 y. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 111, 4832–4837. <https://doi.org/10.1073/pnas.1316513111>

- Wilhelmy, J., Serpell, J. A., Brown, D. C., & Siracusa, C. (2016). Behavioral associations with breed, coat type, and eye color in single-breed cats. *Journal of Veterinary Behavior*, 13, 80–87. <https://doi.org/10.1016/j.jveb.2016.03.009>
- Workman, L., Akcay, N., Reeves, M., Taylor, S. (2018). Blue Eyes Keep Away the Winter Blues: Is Blue Eye Pigmentation an Evolved Feature to Provide Resilience to Seasonal Affective Disorder? *OA J Behavioural Sci Psych*, 1, 180002.
- Worthy, M. (1999). Eye color: A Key to Human and Animal Behavior. *iUniverse*, 11-56.
- Wright, A. F. (2005). Genetic Variation: Polymorphisms and mutations. *Encyclopedia of Life Sciences*. <https://doi.org/10.1038/npg.es.0005005>

Internetiallikad

- Internet 1: UniProt. (2003). *Q04671* *P_HUMAN*. <https://www.uniprot.org/uniprotkb/Q04671/entry> (vaadatud 8.06.2023)
- Internet 2: Britannica. (2012). *Imprinting*. <https://www.britannica.com/topic/imprinting-learning-behaviour> (vaadatud 1.10.2023)

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Nele-Rita Põldma,

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose “Inimese silma vikerkesta värvuse varieeruvuse põhjused ja tagajärjed“, mille juhendaja on Peeter Hõrak, 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 4.0, 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.

Nele-Rita Põldma

23.01.2024