

TARTU ÜLIKOOL
ÖKOLOOGIA JA MAATEADUSTE INSTITUUT
ZOOLOOGIA OSAKOND
LOOMAÖKOLOOGIA ÕPPETOOL

Ann Mari Kivimägi

Juuste värvuse varieerumise põhjused ja tagajärjed

Bakalaureusetöö

Juhendaja: Peeter Hõrak, PhD

TARTU 2023

Infoleht

Juuste värvuse varieerumise põhjused ja tagajärjed

Juuste värvus on silmapaistev osa inimese fenotüübist, seotud paljude erinevate tunnustega, määratud pigmentide eumelaniini ja feomelaniini poolt ning varieeruv nii etniliste gruppide vahel kui ka grupisisiselt. Tänapäev ei ole veel kõik juuste värvuse varieeruvust põhjustanud mehhanismid ja nendest tulenevad tagajärjed inimesele teada. Käesolevas bakalaureusetöös võtan kokku ja kirjeldan protsesse, mis on põhjustanud juuste värvuse varieerumist, käsitlen pigmentatsiooniga seotud geene ja analüüsin juuste värvuse evolutsioonilist välja kujunemist. Samuti arutlen võimalike juuste värvusega seotud tervislike ja sotsiaalsete tagajärgede üle.

Märksõnad: juuste morfoloogia, juuste värvus, pigmentatsiooni evolutsioon, varieeruvus, melaniin, tagajärjed

CERCS: B280 Loomaökoloogia

Abstract

Hair color variability – causes and consequences

Hair color is a prominent aspect of the human phenotype, associated with various traits, determined by the pigments eumelanin and pheomelanin, and varying both among ethnic groups and within the groups themselves. Yet, it is not fully understood what mechanisms cause the variability in hair color and the resulting consequences for individuals. This thesis provides a comprehensive summary and description of the processes leading to the variation in hair color, discussing the genes related to pigmentation and analyzing the evolutionary influences on hair color variability. Additionally, the study considers potential health and social consequences related to hair color.

Keywords: hair morphology, hair color, evolution of pigmentation, variability, melanin, consequences

CERCS: B280 Animal ecology

SISUKORD

Sissejuhatus	4
1 Juuste morfoloogia, füsioloogia ja pigmenteerumise mehhanismid	6
1.1 Karvad ja karvafolliikul	6
1.2 Karva kasvu tsüklid	7
1.3 Melanogenees	7
1.4 Eumelaniin ja feomelaniin	8
1.5 Erinevused juustes ja nahas	10
1.6 Melaniinid nahas ja UV-kiirgus	11
1.7 Juuste vananemine	12
2 Juuste värvuse varieerumise mehhanismid	15
2.1 Juuste värvust määravad geenid	16
2.2 Vanuse ja soo mõju	19
2.3 Muud mõjurid	20
3 Juuste värvuse varieerumise põhjused	21
3.1 UV-kiirgus	21
3.2 Suguline valik	25
4 Juuste värvuse varieerumise tagajärjed	29
4.1 Seosed tervisenäitajatega	29
4.2 Sotsiaalsed ja käitumuslikud mõjud	33
Kokkuvõte	38
Summary	41
Kasutatud kirjandus	44

Sissejuhatus

Värvus on silmapaistev tunnus loomade identifitseerimiseks. Imetajate värvus sõltub peamiselt pigmentatsiooni mehhanismide regulatsioonist (pigmenti tüübist) ja pigmentatsiooni mustri jaotumisest üle kogu keha (Caro & Mallarino, 2020). Loomade värvus on suuresti määratud geenide poolt, ent mõndadel juhtudel võib värvus ka eluea jooksul muutuda, seda näiteks vanusest tingitud ilmingute tõttu või hooajaliste keskkonnatingimuste muutuste tõttu (Caro, 2005). Värvuse varieerumise seoste tuvastamist raskendab asjaolu, et pigmentatsiooni geenid on pleiotroopsed, st et üks geen mõjutab mitmete erinevate tunnuste kujunemist (Caro, 2013). Looduses esinev loomade värvuse varieerumine on üks mitmekesisemaid tunnuseid ning seotud nii füsioloogiliste protsesside reguleerimisega (näiteks termoregulatsioon), loomade omavahelise kommunikatsiooniga (näiteks sigimispartneri valikul) kui ka töötades varjevärvusena (Caro, 2005). Värvuse välja kujunemist suunavad ja mõjutavad evolutsioonilised valikusurved on erinevate loomaliikide puhul erinevad. Imetajate värvus on võrreldes teiste selgroogsetega üldiselt vähe silmatorkav, kõige levinumad on hallid ja pruunid toonid ning värvus on määratud kahe pigmendi, eumelaniini ja feomelaniini poolt (Ito & Wakamatsu, 2003; Caro, 2013). Loomade värvuse välja kujunemist ja selle muutusi põhjustavaid mehhanisme on uuritud, ent mitmetes valdkondades pole ühtsete tulemusteni veel jõutud.

Loomade värvuse varieerumine on seotud nende omavahelise kommunikatsiooniga ning võib töötada näiteks signaaltunnusena. Lindude seas aset leidev mitmekesine värvuse varieeruvus on tihti põhjustatud isastevahelisest konkurentsist ja suunatud sugulise valiku poolt (Caro & Mallarino, 2020). Näiteid sugudevahelisest värvuse varieeruvusest leidub ka imetajate seas. Näiteks on tumedama lakaga isalõvid (*Panthera leo*) emaste poolt eelistatud ja oma sigimisvõimekuselt edukamad kui heledama laka kandjad (West & Packer, 2002). Samuti tekivad isastel rannikugorilladel (*Gorilla gorilla*) täiskasvanuikka jõudes seljale hõbedased karvad ehk n-ö hõbedane joon, mis signaliseerib küpsust, varieerub isendite vahel ning võib mõjutada isastevahelist konkurentsi (Breuer, 2008). Ka inimeste seas esineb karvakasvus soolisi erinevusi – meestel on habe, kiilanemine on meeste seas rohkem levinud ning ka

karvade halliks muutumine võib toimuda meestel varem (Miller, 1931; Panhard *et al.*, 2012). Teatud paralleelseid tõlgendusi karvastiku mõjust kommunikatsioonile on tehtud ka inimeste puhul. Näiteks on välja pakutud, et vanema mehe kiilanev pea võib mingil määral mõjuda dominantse ja agressiivsena, kuna see erineb naiste ja nooremate meeste juustest (Goodhart, 1960, viidatud Randall, 1994: 440 kaudu). Samuti on välja pakutud, et meeste habe võib omada sarnast funktsiooni isalõvi lakale, olles sooliseks tunnuseks emastele ja ohtu äratav potentsiaalsetele vastastele (Goodhart, 1960, viidatud Randall, 1994: 439 kaudu).

Kuigi inimesed pole nii karvased, kui teised imetajad, siis on juuksed silmapaistev osa meie fenotüübist, ent juuste värvuse varieeruvuse täpsed põhjused ja tagajärjed on veel väljaselgitamisel. Nende mõistmine võib kasuks tulla nii meditsiinis kui ka inimese evolutsiooni paremaks mõistmiseks. Käesolevas töös annan ülevaate erinevatest juuste värvust mõjutavatest aspektidest, kirjeldades pigmenteerumise mehhanisme, selle võimalikke põhjuseid ja välja kujunemist. Samuti arutlen selle üle, missuguseid kaudseid tagajärgi võivad erinevad juuksevärvid inimesele põhjustada. Esimeses peatükis annan ülevaate juuste ja karvade morfoloogiast, füsioloogiast ja pigmenteerumise mehhanismidest, selgitades juuste struktuuri ning erinevate pigmentide sünteesi. Teises peatükis annan ülevaate juuste värvuse varieerumise mehhanismidest, seda määravatest pigmentatsiooni mõjutavatest geenidest ning soolistest erinevustest. Erinevad geenid, nende variatsioonid ning nende omavahelised interaktsioonid kombineerituna moodustavad keeruka süsteemi, kujundades iga inimese individuaalse juuste värvuse. Kolmandas peatükis uurin juuste värvuse varieerumise põhjuseid, hõlmates inimese kohastumust erinevate keskkonnatingimustega, sealhulgas UV-kiirgusega, ja võimalikke sugulise valiku mõjutusi. Neljandas peatükis keskendun juuste värvuse varieerumise tagajärgedele, sealhulgas käsitlen seoseid juuksevärvide ning sotsiaalse kohtlemise ja tervisenäitajate vahel. Võrdlen oma töös erinevate pigmentatsiooniga seotud uuringute tulemusi, toon välja nende murekohad ja annan soovitusi tulevikus sel teemal tehtavate uurimuste läbiviimiseks.

1 Juuste morfoloogia, füsioloogia ja pigmenteerumise mehhanismid

1.1 Karvad ja karvafolliikul

Juukseid tajutakse tervikuna, kuid on moodustunud eraldiseisvatest karvadest, mis koosnevad nähtavast välja ulatuvast tüvikust ja naha sees asuvast juurest (Roosalu, 2010). Karvakiud jaguneb kolmeks osaks – säsi, mis on karva kõige sisemine osa, koor ja lamenenud rakkudega karvaväliskiht ehk kutiikula (Roosalu, 2010). Karva põhilised komponendid on keratiini filamendid, mis on moodustunud karvakiu koore osa rakkudest (Jones, 2001). Pärast vajalike karva komponentide moodustumist viivad translatsioonijärgsed sündmused erinevate kolmemõõtmeliste võrgustike tekkimiseni, mille tõttu on karvakiud stabiilses olekus (Jones, 2001).

Karvad pärinevad kõik individuaalsetest epiteelirakkudest moodustunud karvafolliikulitest ehk karvatuppedest, mis asuvad inimesel peaaegu kogu nahal (Roosalu, 2010). Inimese nahk jaguneb põhiliselt kaheks: epidermis ehk marrasnahk, mis on naha välimine osa; pärisnahk ehk dermis (Roosalu, 2010). Karvafolliikulid asuvad dermises ja jagunevad anatoomiliselt kolmeks osaks: sisemine folliikul, milleks on karvasibul; *isthmus* (ld); *infundibulum* (ld) (Erdoğan, 2017). Teised karvafolliikuliga seotud struktuurid on karva püstiajajalihas, rasunääre ning selle ümber olevad närvikiud, mis muudavad karva tundlikuks erinevate mõjurite suhtes (Roosalu, 2010). Inimestel on kokku umbes viis miljonit karvafolliikulit, millest umbes 100 000 asuvad peanahas (Erdoğan, 2017).

Organismis toodetakse peamiselt kolme tüüpi karvu – *lanugo* (ld), *vellus* (ld) ja *terminal* (ld). Juuksed (samuti kulmud ja ripsmed) on *terminal*-tüüpi karvad ning *lanugo*-karvad katavad loote või vastsündinu keha (Erdoğan, 2017). *Terminal*-karva juur paikneb naha alumistes kihtides, sügavamal kui *vellus*-karva juur, mis on oma ehituselt peenem ja lühem kui *terminal*-karv (Erdoğan, 2017). Karvafolliikulid on väga plastilised – enda eluea jooksul on üksainus folliikul võimeline tootma erinevat tüüpi karvu (Tobin, 2008). Puberteedi käigus muutuvad osad

vellus-karvadega kaetud piirkonnad, näiteks habemepiirkond näol, suguelundite ümbrus ja kaenlaalused, androgeensete muutuste tõttu *terminal*-karvadeks (Erdoğan, 2017).

Karvafolliikuli alumine sibulakujuline osa on karvanääps ehk karvasibul, mis on karvafolliikuli aktiivne karva tootev osa ehk karv kasvab karvasibula rakkude paljunemise kaudu (Erdoğan, 2017). Karvasibulat ümbritsevad rakud toodavad nii põhilisi karvade struktuurseid komponente kui ka keratiine ja nendega seonduvaid proteiine (Erdoğan, 2017). Juuksefolliikuli morfoloogia võib erinevate etniliste rühmade puhul varieeruda ja vanusega muutuda (Hirt & Paus, 2019).

1.2 Karva kasvu tsüklid

Protsessid karvafolliikulis saab jagada üldiselt kolme faasi – anageen ehk aktiivne kasvuperiood, katageen ehk üleminekuperiood ja telogeen ehk puhkeperiood, mille lõppedes alustatakse uuesti anageeniga (Hirt & Paus, 2019). Neljandaks faasiks võib lisada ka eksogeeni ehk karva väljalangemise perioodi (Erdoğan, 2017). Inimese peanaha karvadest on anageeni faasis umbes 85 – 90% karvafolliikulitest ning viimane kestab kuus kuni kaheksa aastat (Erdoğan, 2017). Ent on ka mainitud, et anageen võib kesta kuni 10 aastat, ehkki tavaliselt kestab üks anageeni tsükkel kolm aastat (Tobin, 2008). Anageeni faasi kontrollivad ja säilitavad mitmed regulatoorsed valgud, mis seeläbi tagavad karvakasvu (Erdoğan, 2017). Katageen kestab üldiselt kaks nädalat ja sellele järgnev telogeen kaks kuni kolm kuud, seejuures 10 – 15% karvadest on telogeeni staadiumis (Erdoğan, 2017). Kõik karvakasvu staadiumid on igas folliikulis eraldi reguleeritud ja toimivad üle terve naha n-ö mosaiigina, mitte sünkroonselt, kuna igal karvafolliikulil on suur autonoomsus (Erdoğan, 2017). Samuti oleneb iga kasvutsükli kestus karvafolliikuli asukohast nahal, inimese vanusest, hormoonidest ja toitainetest (Erdoğan, 2017).

1.3 Melanogenees

Inimesel leidub kolme tüüpi värvipigmente – karoteenid, hemoglobiin ja melaniin –, millest viimane on meie fenotüübilise värvipaleti põhiline komponent, kaasa arvatud juuste värvuse määraja (Tobin, 2008). Melaniine leidub nii nahas, karvades kui ka silmas ning neid sünteesitakse

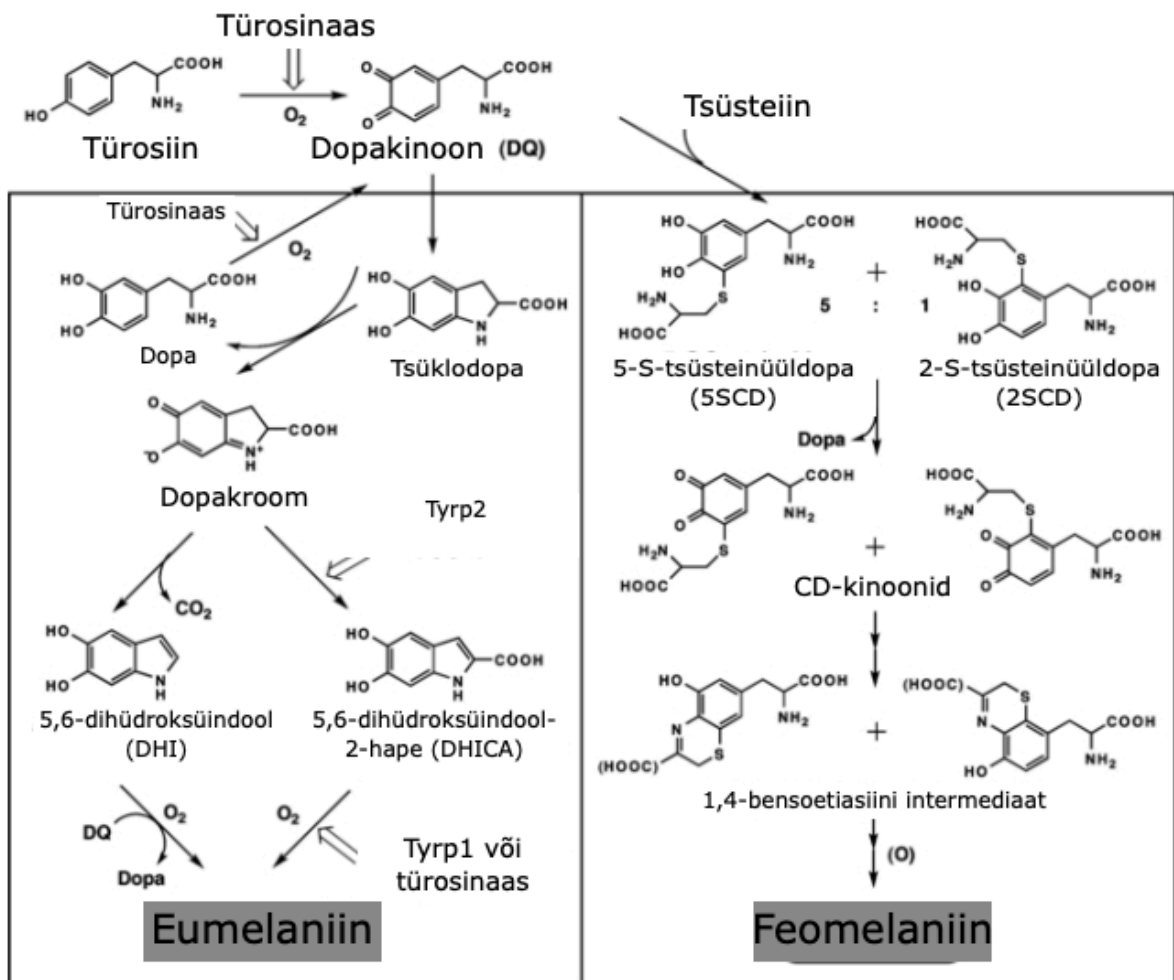
spetsiaalsete rakkude melanotsüütide tsütoplasmas asuvates unikaalsetes raku organellides melanosoomides (Tobin, 2008). Täiskasvanud inimese peanaha karvafolliikuli melanotsüüdid on jaotunud erinevatesse üksustesse ning omavad piirkonnaspetsiifilist diferentseerumise staatust (Tobin, 2008). Aktiivselt melaniini tootvad melanotsüüdid on leitavad *infundibulum*'i basaalkihis ja karvasibula ümbruses ning osaliselt diferentseerunud melanotsüüte leidub ka rasunäärmete basaalkihis, ent nende funktsioon ei ole selge ning neis puuduvad vajalikud ensüümid melaniini tootmiseks (Tobin, 2008).

Melaniini sünteesi melanotsüüdis nimetatakse melanogeneesiks (Tobin, 2008). Karvafolliikuli melanotsüüdid toodavad kahte tüüpi pigmente – eumelaniin ja feomelaniin –, mis annavad värve vastavalt mustast pruunini ja kollasest punaseni, määrates seeläbi iga inimese individuaalse naha, silmade ja juuste värvi (Hirt & Paus, 2019). Sealjuures on melanosoomi struktuur seotud sellega, mis tüüpi melaniini toodetakse (Tobin, 2008). Karvasibul on ainuke koht, kus toimub karva pigmentide tootmine, st seal asuvad aktiivselt anageeni ajal melanogeneesi korraldavad melanotsüüdid, mis asuvad eelkortikaalsete keratinotsüütide (keratiini sisaldavate rakkude) all, kust toodetud pigmendid antakse üle karvakoorele, vähem karvasäile ja harva ka kutiikulale (Tobin, 2008). Ent isegi karvasibula piirkonnas võib leiduda väikeseid täielikult diferentseerumata melanotsüüte, ent need asuvad sibula kõige proksimaalsemates ja perifeersemates piirkondades, kust pigmendi andmine eelkortikaalsetele keratinotsüütidele ei ole võimalik (Tobin, 2008). Melanogenees on tugeva geneetilise kontrolli all toimuv protsess, milles osaleb rohkem kui 100 geeni erinevate ensüümide, struktuursete protseduuride, transkriptsiooni faktorite, retseptorite ja kasvufaktorite töös (Tobin, 2008).

1.4 Eumelaniin ja feomelaniin

Inimese karvades leidub kahte tüüpi melaniine – pruunikasmust eumelaniin ja kollakaspunane feomelaniin. Eumelaniini ja feomelaniini sünteesitakse L-türosiinist ja L-fenüülalaniinist, millest esimene siseneb rakku difusiooni teel ja teine $\text{Na}^+/\text{Ca}^{2+}$ ATPaasi teel (Tobin, 2008). Mõlemad melaniinid on aminohappe türosiini derivaadid ning pärinevad samast prekursorist melanogeneesi tulemusena (Hirt & Paus, 2019). Melanogeneesis on kriitilise tähtsusega multifunktsionaalse

ensüüm türosinaasi aktiivsus, mis on omakorda kontrollitud teiste valkude poolt (Tobin, 2008). Türosinaas katalüüsib L-türosiini muutumist L-dopakinooniks, millest omakorda sünteesitakse lõpuks feomelaniin või eumelaniin (Ito & Wakamatsu, 2011). Üldistavalt saab öelda, et melanogenees on reguleeritud hormoonide, neurotransmitterite, kasvufaktorite, tsükliliste nukleotiidid, toitainete ja füüsikalise-keemilise miljöö kaudu ning seda mõjutavad protsessid toimivad järjestikuste ja paralleelsete radade kaudu, hõlmates endas retseptoreid, mis on seotud G-valkude aktivatsiooniga, kinaasidega ja rakutuumaga (Tobin, 2008).



Joonis 1. Eumelaniini ja feomelaniini keemiliste sünteesiradade erinevused (Ito & Wakamatsu, 2011).

Eumelaniin on keemiliselt stabiilsem kui feomelaniin, sest feomelaniin sisaldab aminohapet tsüsteiini, mis annab pigmendile punakaskollase värvuse, ent tsüsteiinis olevad keemilised sidemed kalduvad oksüdeerumisele, mis omakorda vähendab molekuli stabiilsust (Swope & Abdel-Malek, 2018). Feomelaniini ja eumelaniini melanogeneesi rajad erinevad teineteisest keemiliselt ning nende kahe vahetõrke rakus on määratud melanosoomide pH-taseme ja aminohappe tsüsteiini sisalduse poolt (Ito & Wakamatsu, 2011). Samuti sõltub melaniinide vahetõrke ensüüm türosinaasi aktiivsusest ja selle põhilistest substraatidest - türosiinist ja tsüsteiinist (Siewierska-Gorska et al., 2017). Ensüüm türosinaasi aktiivsust pärsib järkjärguline pH alandamine, mis omakorda toob kaasa aktiivsema feomelaniini sünteesi (Ito & Wakamatsu, 2011). Võrreldes feomelaniini sünteesiga, osalevad eumelaniini sünteesis ka ensüümid Tyrp1 ja Tyrp2 (Ito & Wakamatsu, 2011). Ito ja Wakamatsu (2011) pakkusid enda uuringus välja melanogeneesi sünteesi mudeli, kus feomelaniini toodetakse esimesena ning melaniini graanulile lisatakse järk-järgult eumelaniinist pealispind (Ito & Wakamatsu, 2011).

1.5 Erinevused juustes ja nahas

Melanotsüüdid nii epidermises kui ka karvafolliikulis pärinevad rakkudest, mis on migreerunud enda kohtadele embrüogeneesi ajal – melanotsüütide eellasrakud, melanoblastid, migreeruvad kõigepealt nahka, millest osad rakud migreeruvad edasi karvafolliikulitesse (Tobin, 2008). Täiskasvanud karvafolliikulis olevad melanotsüüdid moodustavad segunenud populatsiooni, sisaldades nii melanogeenselt aktiivseid rakke kui ka melanogeneesi poolest inaktiivseid rakke (Tobin, 2008). Melanotsüüdid, mis asuvad karvafolliikulis, on võrreldes epidermises asuvate melanotsüütidega suuremad (sisaldades rohkem dendriite), laiema Golgi kompleksiga ning sekreteerivad suuremaid melanosoome (Tobin, 2008). Epidermises toodetud melaniin laguneb naha kõige pealmistes diferentseeruvates väliskihites peaaegu täielikult, ent karva keratinotsüütidesse transporditud pigmendirakud jäävad minimaalselt lagundatuks – viimane on põhjuseks, miks karvad pigmenteeruvad kogupikkuses enamasti sama värvi (Tobin, 2008). Üks suurimad erinevusi epidermise ja karvafolliikuli melaniini ühendite vahel on asjaolu, et karvasibulas olevate melanotsüütide töö on tsüklilise kontrolli all – melanogenees sõltub karvakasvu perioodist ning on aktiivne ainult anageeni ajal (Tobin, 2008). Epidermise

melanogenees on järjepidev ning seda saab stimuleerida näiteks UV-kiirguse abil, ent karvafolliikuli melanotsüüdid ei ole otsese UV-kiirguse mõju all (Tobin, 2008). Karvafolliikuli melanogenees on kontrollitud lisaks karvakasvule ka teiste väliste ja sisemiste protsesside poolt, nagu näiteks muutuv tundlikkus hormoonide suhtes, geneetilised faktorid, vanusega seonduvad muutused, soolised ja rassilised erinevused (Tobin, 2008). Veel üks erinevus epidermise ja karvafolliikuli melanotsüütide vahel on, et karvafolliikuli melanosoomide tsütoplasmas leidub nii küpseid (ehk tugevalt pigmenteerunud) kui ka alles küpsemisfaasis olevaid melaniini graanuleid (Tobin, 2008). Seevastu sisaldavad epidermaalsed melanotsüüdid ainult nõrgalt pigmenteerunud melaniine, kuna küpsed graanulid transporditakse kohe edasi keratinotsüütidele (Tobin, 2008). Lisaks on karvafolliikuli melanotsüüdid võimekamad melaniini tootjad kui epidermise omad – vähem kui 100 melanotsüüti ühe peanaha karvafolliikuli kohta osaleb ühe karva kasvutsükli, et toota piisavas koguses pigmenti kuni 1.5 meetri pikkuse karva jaoks (Tobin, 2008).

1.6 Melaniinid nahas ja UV-kiirgus

Melanosoomid moodustavad naha sees kaitsva kihi, mis vähendab UV-kiirguse läbitungimisvõimet, takistades seeläbi UV-kiirguse jõudmist rakutuumas asuvale DNA-le (Swope & Abdel-Malek, 2018). Maale jõudvast UV-kiirgusest moodustab UVA-kiirgus umbes 95% ja UVB-kiirgus umbes 5%, millest esimene põhjustab kohest ent mööduvat olemasolevate pigmentide tumenemist ja viimane “hilinenud päevitust”, mille tekkimiseks kulub tunde, ent seevastu päevitus püsib mitu päeva ja pakub kaitset UV-kiirguse eest (Ito et al., 2017). UVB-kiirgus põhjustab melanogeneesis osaleva valgu türosinaasi kõrgemat aktiivsust ning pidev kokkupuude UVB-kiirgusega kutsub esile paljude pigmentatsiooniga seotud geenide ekspressiooni (Ito et al., 2017). UVA-kiirguse mõju nendele geenidele on väiksem (Ito et al., 2017). UVA-kiirguse toimel oksüdeeruvad nahas juba olemasolevad melaniinid, mille tulemusena toodetakse reaktiivseid hapnikuühendeid (ingl *reactive oxygen species*, lühend ROS), mis on raku hingamise ja energia produktsiooni kõrvalproduktid ning põhjustavad olemasolevates melaniinides muutusi (Ito et al., 2017). See tähendab, et UV-kiirgus põhjustab raku DNA-le kahju ka kaudselt läbi suurenenud ROS sünteesi.

Nii UVA- kui UVB-kiirgus on seotud nahavähiga, millest UVA-kiirgus on seotud melanooma tekkega – nahavähi vorm, mille tekkimiseks on vajalik ka pigmendirakkude olemasolu (Ito et al., 2017). Mõlemad on seotud DNA kahjustustega, ent UVB-kiirgus põhjustab melanoomat pigmentidest sõltumatult (Ito et al., 2017). Eumelaniini puhul on UV-kiirguse poolt põhjustatud protsesse uuritud rohkem kui feomelaniinil, ent viimane on oma teistsuguse keemilise koostise tõttu UV-kiirguse suhtes tundlikum. Eumelaniin on fotokaitsev, omades võimet elimineerida rakust reaktiivseid hapnikuühendeid ja feomelaniin on fototoksiline, suurendades rakus reaktiivsete hapnikuühendite tootmist (Ito et al., 2017).

1.7 Juuste vananemine

Karvafolliikulite pigmenteerumise reservuaar on piiratud võimekusega, mis tähendab, et täiskasvanud karvafolliikulis on melanotsüütide tüvirakke piiratud koguses (Tobin, 2008). Nii inimese juuksekasvu kui ka -värvi näitajad muutuvad eluea jooksul, viimane eriti euraasia taustaga inimestel (Tobin, 2008). Inimeste seas esineb sage üleminek heledalt värvilt tumedamatele ja jämedamate karvadega juustele puberteedieas (Tobin, 2008). Peanaha karvafolliikuli melanotsüütide aktiivsus on kõige suurem nooruses, kui follikulaarse melaniini üksused on ainult mõne kasvutsükli vanused ning sel ajal ollakse kõige vastuvõtlikumad puberteedijärgsetele hormonaalsetele stiimulitele (Tobin, 2008).

On võimalik, et inimeste juuste halliks muutumine on tunnus, mis on üleüldiselt omane primaatidele (Miller, 1931). Juuste halliks muutumine, st nii anageneesi faasis olevate karvafolliikulite melanogeneesi aktiivsuse järkjärguline vähenemine kui ka naha vananemise mehhanismid, on seotud kronoloogilise vananemisega, indiviiditi varieeruvad ning nii sisemiste kui ka väliste mõjurite all (näiteks geneetika ja stress) (Tobin, 2008). Samuti on juuste halliks muutumine seotud inimese etnilise taustaga (Panhard *et al.*, 2012). Hallid juuksed võivad olla moodustunud valget värvi ehk pigmenteerumata karvadest; halli värvi ehk varasemast madalama melaniini sisaldusega karvadest; normaalselt pigmenteerunud karvadest (Tobin, 2008). See tähendab, et visuaalselt hallid juuksed võivad olla moodustunud pigmenteerunud ja pigmenteerumata karvadest, kuna muutused karvafolliikulites ei toimu üheaegselt. Vananedes

kaovad inimesel üle kogu keha aktiivselt melanogeneesi läbiviivad melanotsüüdid nii karvafolliikulites, epidermises kui ka silmades, ent epidermises asuvad melanotsüüdid on pikaajalisemad kui karvafolliikuli melanotsüüdid (Tobin, 2008). Kronoloogiline naha vananemine on kaukaaslaste seas seotud pigmenti tootvate epidermaalsete melanotsüütide vähenemisega umbes 10–20% igal kümnendil pärast 30ndat eluaastat (Tobin, 2008). Vananemine on kõige enam mõjutatud pärikkuse poolt, ent melanotsüütide kadumise täpsed mehhanismid nii epidermises kui karvasibulas on hetkel ebaselged (Tobin, 2008). Need võivad olla seotud nii organismi üldise vananemisega kui ka melaniini toime ulatusega rakkudes (Tobin, 2008).

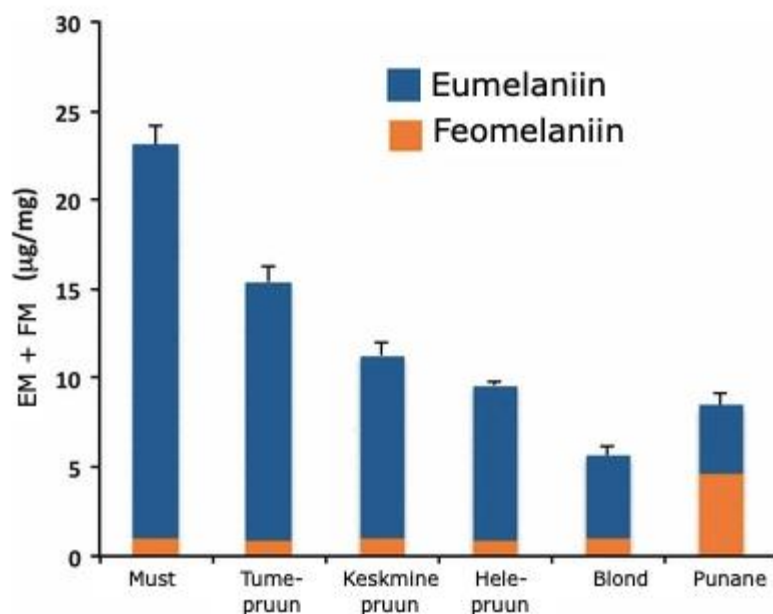
Üks enam levinud teooriaid, millega põhjendatakse naha vananemist, on vabade radikaalide teooria – selle järgi on vananemine põhjustatud oksüdatiivsete kahjustuste kuhjumise poolt (Tobin, 2008). Karvafolliikulite melanogeneesi võimekus võib oksüdatiivse stressi tõttu aja jooksul halveneda. Arck *et al.* (2006) uuring leidis, et võrreldes normaalselt värvunud juustega esineb hallinevate juuste karvade melaniini kompleksides suurenenud melanotsüütide apoptoos ning rakkudes leidub rohkem mitokondriaalse DNA kahjustusi (millest mõlemad on seotud oksüdatiivse stressiga). Samuti esineb hallinevates karvades probleeme keratinotsüütide ja melanotsüütide signaaliradades – kahjustunud melanotsüüdid ei saa melaniini graanuleid kätte, mistõttu satuvad karvasibulasse ja ümbritsevasse dermisesse melaniinini sünteesist pärinevad reaktiivsed hapnikuühendid ehk ROS ühendid (Tobin, 2008). Need käivitavad omakorda melanosoomide autofagosomaalse lagundamise, mis lõpeb melanotsüütide enda rakusurmaga (Tobin, 2008). Kuna karvafolliikuli melanotsüüdid toodavad rohkem melaniini kui nahas asuvad melanotsüüdid, siis pikaajaline melanogenees eritab vaheproduktina suurel hulgal ROS ühendeid (Tobin, 2008). Kui neid piisavas koguses rakust ei eemaldata, võib see põhjustada tugevat oksüdatiivset stressi nii melanotsüüdis endas kui ka karvafolliikuli epiteelis (Tobin, 2008). Samuti võib karvafolliikulites asuvate melanotsüütide suurem sisemine melaniini reservuaar muuta rakud tundlikumaks melanogeneesi toksilistele produktidele (Tobin, 2008).

Hallinevaid juukseid uurides selgub ka asjaolu, et melaniin mõjutab karvakasvu kiirust. Valged (ehk pigmenteerumata) ja hallid karvad kasvavad kiiremini kui normaalselt pigmenteerunud karvad ning on ka jämedamad (suurema diameetriga) (Nagl, 1995; Choi *et al.*, 2011). Melaniini

ülekanne keratinotsüütidele alandab keratiini rakkude proliferatiivset potentsiaali ehk rakkude paljunemise võimekust (Tobin, 2008). Pigmentide vähenedes toimuvad juustes füüsikalised-keemilised muutused karvakiu keratinotsüütide ümber paiknemisel, mistõttu on hallinevad juuksekarvad jämedamad, traadisarnasemad ja raskemini käsitletavama tekstuuriga kui pigmenteerunud juuksed (Tobin, 2008; Choi *et al.*, 2011).

2 Juuste värvuse varieerumise mehhanismid

Inimese juuste värvus sõltub kahe pigmendi, eumelaniini ja feomelaniini omavahelisest suhtest. Naturaalset värvi juustega inimeste visuaalne fenotüüp korreleerub keemilisi fenotüübiga ehk juuksekarvade eumelaniini ja feomelaniini vahekorraga (Ito & Wakamatsu, 2011). Eumelaniini sisaldus juustes väheneb vastavalt mustast blondini, määrates juuste heledus-tumedus tooni, kuid erandiks on punased juuksed, mis sisaldavad peaaegu võrdses koguses nii eumelaniini kui feomelaniini (Ito & Wakamatsu, 2011). Seega märkimisväärsed keemilised erinevused on punaste ja kõigi teistsugust tooni juuste vahel (joonis 2).



Joonis 2. Eumelaniini ja feomelaniini sisaldus ja vahekord erinevat värvi juuste puhul. (Ito & Wakamatsu, 2011).

Juuste värvus on polügeenne tunnus, st on määratud paljude erinevate geenide poolt, kuid tuleb meeles pidada, et juuste värvuse varieerumise mehhanismid ei ole tänini veel täiesti selged. Samuti ei ole kõik uuringud tuvastanud sama tugevaid seoseid kindla juuksevärvi fenotüübi ja geeni variatsiooni vahel.

2.1 Juuste värvust määravad geenid

Üheks kõige olulisemaks juuste värvuse määrajaks peetakse geeni MC1R (*melanocortin-1-receptor*), mis on suuresti polümorfne, st geenil on palju erinevaid variatsioone (Ito & Wakamatsu, 2011). Geen MC1R kodeerib melanokortiin-1-retseptor valku, mille seondumine melanokortiin-1-retseptoriga (asub melanotsüüdi plasmamembraanil) aktiveerib melanokortiin hormooni (α MSH) (Ito & Wakamatsu, 2011). Geeni teeb ebatavaliseks paljude mittesünonüümsete alleelide esinemine, mis tähendab, et erinevate alleelide fenotüübid on erinevad (Ito & Wakamatsu, 2011). Värvispektril kõige tumedamate juustega inimesi iseloomustab geeni MC1R aktiivne signalisatsioon ning suurenenud iontransporterite aktiivsus, millest viimased transpordivad aminohapet tsüsteiini (mis on vajalik feomelaniini sünteesi jaoks) rakust välja (Ito & Wakamatsu, 2011). Keskmist tooni tumedusega juuste melanosoomides on samuti leitud kõrgegenenud geeni MC1R signalisatsioon, ent keskkond melanosoomides on happelisem, mis viib selleni, et eumelaniini toodetakse vähem (Ito & Wakamatsu, 2011). MC1R geenivariandid, mis põhjustavad punaseid juukseid, töötavad geeni MC1R inhibeerimise kaudu, mille tulemusena viivad transporterid vähem tsüsteiini rakust välja ja keskkond melanosoomides muutub happelisemaks (Ito & Wakamatsu, 2011; Swope & Abdel-Malek, 2018). Eelmainitu põhjustab väiksemat eumelaniini ja suuremat feomelaniini sünteesi. Geeni MC1R variatsioonide hulka, mis näitavad seost heleda naha ja punaste juustega põhja-eurooplastel, kuuluvad – R151C (rs1805007), R160W (rs1805008) ja D294H (rs1805009) (Ito & Wakamatsu, 2011). Siewierska-Gorska *et al.* (2017) uuringu kohaselt on geeni MC1R variatsioon rs1805007 kõige parem punaste juuste ennustaja. Lisaks on heleda fenotüübiga seotud ilmselt neandertaali päritolu variatsioon – Val92Met (rs2228479) – mida on tuvastatud üle terve Euraasia (Ding *et al.*, 2014).

Punased juuksed ja teised erinevused juuste värvuse varieerumises võivad olla põhjustatud polümorfismide poolt ka teistes pigmenteerumisega seotud geenides. Geen ASIP (*encoding agouti signaling protein*) kodeerib valku, mis inhibeerib geeni MC1R aktivatsiooni,

suurendades seeläbi melanotsüütides feomelaniini sünteesi (Branicki *et al.*, 2011). Geeni ASIP variatsioonide ja juuste värvusega on leitud järgnevad seosed: rs2378249 ja punased juuksed; rs2378249 ja tumeblondid juuksed; rs1015362 ja blondpunased juuksed (Branicki *et al.*, 2011). Geenid SLC45A2, SLC24A5, TPCN2 OCA2 kodeerivad enamjaolt melanogeneesis osalevaid transportvalke, reguleerivad raku pH taset ja melanosoomi ioonilist koostist (Sulem *et al.*, 2008; Valenzuela *et al.*, 2010; Siewierska-Gorska *et al.*, 2017). Geeni SLC45A2 (tuntud ka kui MATP) variatsioon rs16891982 (L374) on seotud mustade juuste ja tumedama nahaga Euroopa populatsioonides (Graf *et al.*, 2005; Branicki *et al.*, 2008; Mengel-From *et al.*, 2009; Siewierska-Gorska *et al.*, 2017). Geeni SLC24A5 variatsioon rs4904868 on seotud blondide juustega ja variatsioon rs1393350 tumeblondide juustega (Branicki *et al.*, 2011). Geenid TPCN2 on leitud kolm variatsiooni, mis on seotud pigmenteerumisega – rs3750965, rs3829241, rs35264875 –, millest viimased kaks on seotud blondide juustega ja heleda fenotüübiga (Sulem *et al.*, 2008). Geenid OCA2 (tuntud ka kui *P gene*) on leitud rohkem kui 50 erinevat variatsiooni, mis osalevad juuste värvuse kujunemisel, olles seejuures seotud ka silmavärviga (Parra, 2007). Poola inimeste peal läbiviidud uuring leidis seose geeni OCA2 variatsiooni rs1800401 ja tumedate juuste vahel (antud variatsioon puudus blondidel juustel) (Siewierska-Gorska *et al.*, 2017). Samuti on leitud seoses variatsiooni rs4778138 ja pruunide juuste vahel (Branicki *et al.*, 2011; Mengel-From *et al.*, 2009; Valenzuela *et al.*, 2010). Geen HERC2, mis asub geeniga OCA2 samas piirkonnas, mõjutab pigmenteerumist läbi geeni OCA2 ekspressiooni kontrolli ja samuti läbi suhtluse geeniga MC1R (Branicki *et al.*, 2009). Leiti, et geeni HERC2 variatsioon rs12913832 esines tumedates juustes (Siewierska-Gorska *et al.*, 2017; Branicki *et al.*, 2011; Valenzuela *et al.*, 2010). Mengel-Formi *et al.* (2009) uuringus tuvastati seosed geeni HERC2 järgmiste variatsioonide ja tumedate juuste vahel – rs916977, rs1129038, rs2238289 ja rs7170852. Üleüldiselt on geeni HERC2 variatsioonid seotud pigmenteerumisega ehk tumedamat värvi juustega, ent mitte punaste juustega (Branicki *et al.*, 2011). Geen KITLG, mis osaleb melanotsüütide migratsiooni ja paljunemise kontrollis, on seotud blondide juustega läbi variatsioon rs12821256 (Sulem *et al.*, 2007). Geeni KITLG variatsioonid rs1492354 ja rs10777129 on seotud heledate juustega (Mengel-From *et al.*, 2009). Juuste värvusega on seotud ka geen TYRP1, mis kodeerib eumelaniini tootmiseks vajalikku ensüümi (Sulem *et al.*,

2008). Geeni TYRP1 variatsioon rs1408799 on näidanud islandi ja hollandlaste peal seost heleda fenotüübiga (kaasa arvatud siniste silmadega) ning võib olla seotud ka blondide juustega (Sulem *et al.*, 2008). Geeni TYR (kodeerib ensüümi türosinaas) variatsioon rs1393350 on seotud pruunide juustega (Branicki *et al.*, 2011). Musta värvi juustega on seotud geeni IRF4 (interferooni regulaatorfaktor, transkriptsioonifaktor) variatsioon rs12203592 ja geeni EXOC2 (eksotsütoosi kompleksi komponent valk) variatsioon rs4959270 (Branicki *et al.*, 2011).

Oluline on ka välja tuua, et geenide omavahelised interaktsioonid võivad juuste värvuse väljakujunemist tugevalt mõjutada. Näiteks geenid MITF ja TFAP2A reguleerivad geeni IRF4 ekspressiooni ning geenid MITF ja IRF4 reguleerivad omakorda geeni TYR ekspressiooni (Praetorius *et al.*, 2013). Ent looduses on tavaks, et erinevad mehhanismid ei toimi iseseisvalt, vaid moodustavad kokku holistilise süsteemi.

Geeni variatsioonide ja juuksevärvide seosed pole kõikide värvitoonide puhul sama tugevad. Kõige tugevamaid seoseid on näidanud punast või musta värvi juuksed, samas kui blondide-pruunide toonide puhul on tulemused madalamad (Branicki *et al.*, 2011). Eelnev võib olla põhjustatud selle poolt, et keskmist tooni juuksed on tundlikumad vanusest tingitud muutustele (millega ka järgnevas alapeatükis tutvume) (Branicki *et al.*, 2011). Valenzuela *et al.* (2010) uuringu kohaselt leiti, et 76% juuste melaniini varieeruvusest on põhjustatud SNP-ide (st üksikute nukleotiidi polümorfismide) poolt kolmes geenis - HERC2 (rs12913832), SLC45A2 (rs16891982) ja SLC24A5 (rs1426654). Siewierska-Gorska *et al.* (2017) uuringus analüüsiti 22-te SNP-d pigmentatsiooniga seotud geenides (OCA2, HERC2, MC1R, SLC24A5, SLC45A2, TPCN2, TYR, TYRP1) ning leiti kolm kõige olulisemat juuste värvuse eest vastutavat – geeni HERC2 variatsioon rs12913832 (positiivne seos tumedate juustega ja negatiivne seos heleda fenotüübiga) ning geeni MC1R variatsioonid rs1805007 (positiivne seos punaste juuste ja heleda nahatüübiga) ja rs1805008 (positiivne seos punaste juuste ja heleda nahatüübiga). Samuti leiti, et variatsioonid geenis MC1R on kõige enam seotud punaste juustega (Siewierska-Gorska *et al.*, 2017).

2.2 Vanuse ja soo mõju

Meeste ja naiste juuste värvuse varieerumise mehhanismid võivad mingil määral erineda. Kuigi pigmentatsiooni geenid näitavad nii meestel kui naistel sarnaseid efekte, siis esineb nende geenide avaldumises soolisi iseärasusi ning mõjutusi puberteedi poolt.

Bonilla *et al.* (2005) töid oma uuringus välja, et pigmentatsiooni määrava geeni ASIP avaldumine on mõjutatud ka inimese soost, ent täpsed mehhanismid selle taga ei ole selged. Voisey *et al.* (2002) leidsid, et geeni ASIP avaldumine rasvkoos on seotud meestel ja naistel kehamassi-indeksiga vastupidiselt. Seega demonstreerib geen seksuaalset dimorfismi, mis on ilmselt seotud suguhormoonidega (Voisey *et al.*, 2002).

Pigmentatsiooni mehhanismid on seotud suguhormoonidega, mille avaldumine oleneb inimese soost ja vanusest. Täiskasvanuna on Euroopa päritolu meestel tihti tumedam juuste värvus kui naistel ning Hollis *et al.* (2020) uuringus tuvastati, et sooline erinevus ilmneb juuste ja naha järk järgulises tumenemises noorukieas. Täpsemalt toimub eurooplastel puberteedieas juuste ja naha tumenemine (Hollis *et al.*, 2020). Hollis *et al.* tuvastasid kolm geenilookust, mis tegelevad puberteedi ajastamisega ning asuvad lähestikku teiste pigmenteerumisega seotud geenidega – HERC2, IRF4 ja C16orf555. Meeste tumedam fenotüüp on seotud androgeenide poolt põhjustatud suurenenud melanogeneesi aktiivsusega (Hollis *et al.*, 2020). Androgeenid stimuleerivad melaniinide tootmist rohkem võrreldes peamiste naissuguhormoonide östrogeenidega (Hollis *et al.*, 2020). Hollis *et al.* (2020) uuringus pakuti välja, et pigmentatsiooniga seotud mehhanismid võivad kattuda sigimisega seotud mehhanismidega, kusjuures meeste ja naiste puhul toimiksid need erinevalt, olles naiste puhul keerulisemad (Hollis *et al.*, 2020). Vanusega seotud erinevusi tuvastasid ka Sitek *et al.* (2017) oma uuringus, kus leiti, et pigmenteerumise tase eelpuberteedi aegsetel Poola lastel demonstreerib soolist dimorfismi – nii tüdrukute nahk kui juuksed on tugevamalt pigmenteerunud kui poistel (Sitek *et al.*, 2017). Suurenenud melaniini tase tüdrukute nahal on üks puberteedi algusaja indikaatoritest ning seotud suguhormoonide tõusuga, ent poistel muutub pigmenteerimine tugevamaks puberteedi lõpuosas ning ilmselt põhjustatud

androgeenide poolt (Sitek *et al.*, 2017). On spekulatsioonilisel võis noorukieas heledama fenotüübi omamine poistele kasuks tulla, kuna hele värv võib signaaliseerida nooruslikkust. Näiteks on primaatide seas tuvastatud n-õ infantiilsed värvused, mis signaaliseerivad kandja vanust (sealjuures lapselikkust) ning mille eesmärgiks on ärgitada liigikaaslaste hoolitsevat käitumist (Kawaguchi *et al.*, 2020). Kuna täiskasvanud loomad suhtuvad noorloomadesse hoolitsevamalt, võib visuaalselt nooruse signaaliseerimine tulla kasuks, kui sõltutakse liigikaaslaste hoolitsusest.

Suguhormoonid mõjutavad pigmenteerumise mehhanisme, mis võib põhjustada täiskasvanute ja laste juuste värvuse fenotüübilist mitte kokkulangevust. Eelnevat arvestades, proovisid Siteki *et al.* (2016) enda uuringus tuvastada, mis geenid on parimateks juuste värvuse ennustajateks. Tuvastati, et arvestades vanusest tingitud erinevusi, on parimateks juuste värvuse ennustajateks (siinkohal blondist mustani, st punane fenotüüp jäeti välja) geenid HERC2, OCA2, TPCN2 ja MC1R (Sitek *et al.*, 2016).

2.3 Muud mõjurid

Juuste värvuse varieeruvust mõjutavad lisaks inimesele olemasolevatele geenidele ka biotiline keskkond. Näiteks geeni IRF4 variatsiooni rs12203592 puhul leiti, et selle mõju pigmentatsiooni fenotüübile sõltub rakulisest keskkonnast, kus geen avaldub, mis võib pigmenteerumise taset suurendada või vähendada (Norton *et al.*, 2015). Normaalseks juuste kasvuks ja pigmenteerumiseks on vajalik ka tervislik dieet. Näiteks põhjustab tõsine alatoituvus lapseas juuste helenemist, seda ilmselt türosiini puudujäägi tõttu organismis (Ito & Wakamatsu, 2011). Samuti on juuste normaalse värvuse säilimiseks vaja vaskioone, mis on vajalikud ensüümi türosinaasi funktsioneerimiseks (Ito & Wakamatsu, 2011). Ka organismi raua puudus võib põhjustada juuste ebanormaalselt pigmenteerumist, ent täpsemad mehhanismid selle taga ei ole veel teada (Ito & Wakamatsu, 2011). Seega lisaks geneetilistele teguritele, vanusele ja soole on juuste lõplik pigmentatsiooni tase seotud ka muude teguritega, nagu näiteks inimese toitumisega.

3 Juuste värvuse varieerumise põhjused

Juuste värvust põhjustavad füsioloogilised ja geneetilised mehhanismid on kompleksed, niisiis on ka värvipaleti varieerumine põhjustatud üksteist mõjutavate evolutsiooniliste protsesside poolt. Sterni *et al.* (2021) uuring ei leidnud enda arvutuste kohaselt, et juuste pigmentatsioon oleks otsese valiku all (*direct selection*), vaid sellel on seos teiste valiku all olevate tunnustega. Mingi tunnuse selge selektsioon võib põhjustada kaudset selektsiooni tunnusele, mis on esialgsega geneetilises seoses (Stern *et al.*, 2021). Juuste värvus on seotud mitmete erinevate geenidega, mistõttu võib olla keeruline öelda, missugused seosed on otsesed ja missugused kaudsed. Sterni *et al.* (2021) uuringus järelitati, et pigmentatsiooni tunnused nagu juuste-, silma- ja nahavärv on väga varieeruvad erinevates inimpopulatsioonides ja peegeldavad ajaloolisi migratsiooni mustreid, kohastumusi erinevate keskkonnatingimustega kui ka geneetilist mitmekesisust (Stern *et al.*, 2021). Järgnevas peatükis tutvustan täpsemalt neid mõjureid, mis võisid põhjustada juuste värvuse varieerumist inimeste seas.

3.1 UV-kiirgus

Pigmenteerumise mehhanismid, nii nahas kui juustes, on omavahel seotud, niisiis juuste värvuse varieerumise uurimisel on kasulik vaadelda pigmenteerumise välja kujunemist. Inimeste seas aset leidev pigmentatsiooni varieeruvus võis välja kujuneda UV-kiirguse mõjul – viimase maapinnani jõudev hulk on globaalselt erinev ning sõltub geograafilisest laiuskraadist ja aastaajast. Üheks võimalikuks põhjuseks, miks pigmentatsiooni erinevuse evolutsiooniliselt tekkis, võis olla organismis sobiva D-vitamiini ja foolhappe tasakaalu hoidmiseks (Jablonski & Chaplin, 2010; Parra, 2007). Nii D-vitamiin kui foolhape on organismis mitmete bioloogiliste funktsioonide jaoks, sealhulgas viljakuse seisukohalt, olulised keemilised ühendid, mistõttu võis looduslik valik soosida nende ühendite sobiva taseme hoidmist (Jablonski & Chaplin, 2010). D-vitamiini ja foolhappe sisaldus organismis on seotud UV-kiirgusega – foolhape on tundlik UV-kiirguse poolt põhjustatud lagunemisele ning D-vitamiini toodetakse nahas UV-kiirguse mõjul, täpsemalt UVB-kiirguse kindlatel

lainepikkustel (Lalueza-Fox *et al.*, 2007; Parra, 2007; Jablonski & Chaplin, 2010). Kuna D-vitamiini tootmine nahas sõltub päikesekiirguse langemise nurgast maale (päikese seniidi nurk), on viimane mõjutatud osades piirkondades tugevasti ka aastaajast, eriti kuna UVB-kiirgus varieerub globaalselt rohkem kui UVA-kiirgus (Jablonski & Chaplin, 2010). Selle tulemusena võis välja areneda võime suurendada eumelaniini produktsiooni vastavalt hooajalisele UVB-kiirguse muutustele ehk tekkis päevitumisvõime (Jablonski & Chaplin, 2010). Erinevad päevitumisvõimelised fenotüübid arenesid inimajaloos välja mitmel korral ning ilmselt iseseisvate pigmentatsiooni kontrollivate mutatsioonide ja geenivoolu tulemusena (Jablonski & Chaplin, 2010). Samuti võis naiste suurem D-vitamiini vajadus suurendada pigmenteerumise seksuaalset dimorfismi (naised on meestest heledamad) ning on spekulieritud, et osades populatsioonides võis see viia isegi sugulise valikuni (Jablonski & Chaplin, 2010). Seega, oli inimese naha suurenenud pigmentide tase loodusliku valiku poolt soositud intensiivsema UV-kiirgusega aladel ning vastupidiselt, vähese intensiivsusega aladel oli eelis vähem pigmenteerunud nahal (Norton *et al.*, 2006; Parra, 2007; Jablonski & Chaplin, 2010). Ent füsioloogilised mehhanismid (vajadus hoida D-vitamiini või foolhappe taset), mis põhjustasid heleda või tumeda fenotüübi välja kujunemist, töötasid erinevalt (Norton *et al.*, 2006; Parra, 2007; Jablonski & Chaplin, 2010).

On ka välja pakutud, et tugevamalt pigmenteerunud nahk võis olla valiku all ekvatoriaalsetel ja troopilistel aladel (kus on suurem UV-kiirguse intensiivsus), kuna see aitas ennetada nahavähki (Parra, 2007). Samas Jablonski & Chaplin (2010) töid välja, et nahavähk on pigem nüüdisaja inimeste probleem, mis on põhjustatud naha pigmentatsiooni ja geograafilise asukoha või elustiili mitte kokkulangevusest. Tume pigmentatsioon kui kaitse nahavähi eest, ei olnud ilmtingimata loodusliku valiku all, kuna sellel puudus otsene mõju inimese sigimisvõimele (Jablonski & Chaplin, 2010). Arvestades ka asjaolu, et nahavähk diagnoositakse inimestel tavaliselt peale kõige reproduktiivsema ea möödumist (Jablonski & Chaplin, 2010). Samuti valmistaks väljaspool troopikat aset leidev hooajaline järkjärguline UV-kiirguse tõus organismi keskkonna muutusteks ette ning päikesepõletuse oht oleks olnud pigem haruldane ega olnud riskifaktoriks ellujäämise seisukohalt (Jablonski & Chaplin, 2010).

Füsioloogilised ja geneetilised mehhanismid, mis põhjustasid heledaid või tumedaid fenotüüpe, arenesid erinevates populatsioonides iseseisvalt välja ja kuigi tulemused võivad olla mõnikord fenotüübiliselt sarnased, on protsessis osalevad geenid erinevad (Jablonski & Chaplin, 2010; Lalueza-Fox *et al.*, 2007). Järgnevalt vaatleme, mis geenid täpsemalt on pigmenteerumist eri populatsioonides mõjutanud.

Hominiinid ja nüüdisaegsed inimesed lahknesid teineteisest mitte-troopilistele laiuskraadidele iseseisvalt mitmel erineval korral. Seetõttu toimus inimese pigmentatsiooni vähenemise fenomen erinevate geneetiliste muutuste kaudu, millest kõik ei ole veel tänini teada (Jablonski & Chaplin, 2010). Harding *et al.* (2000) uuring leidis, et Aafrika populatsioonides puudub nii mitmekesine geeni MC1R variatsioonide hulk. See näitab, et nendel aladel looduslik valik elimineeris mittesünonüümsed geeni MC1R variatsioonid, säilitades tumedat fenotüüpi (Harding *et al.*, 2000). Ehk Aafrikas oli tume pigmentatsioon geeni MC1R polümorfismide vähesuse tõttu loodusliku valiku all (Harding *et al.*, 2000; Jablonski & Chaplin, 2010). Ent inimeste migreerudes Aafrikast välja muutus nende keskkond, sealhulgas ka UV-kiirguse režiim ning vähenes võimalus D-vitamiini sünteesiks. Selle tulemusena kujunes keskmiste laiuskraadide asutamisel välja osaliselt pigmenteerunud fenotüüp (mis oli võimeline päevituma) ja madalama UV-kiirgusega aladel hakkas looduslik valik eelistama pigmendi vähenemist (Jablonski & Chaplin, 2010). Geeni MC1R suur polümorfism esineb enam just põhjamaistel laiuskraadidel (Ito & Wakamatsu, 2011; Harding *et al.*, 2000), ent ei tuvastatud, et antud geen oleks olnud loodusliku valiku all (Bonilla *et al.*, 2005; Norton *et al.*, 2006; Harding *et al.*, 2000). Geeni MC1R variatsioone on kõige enam uuritud Euroopa populatsioonide seas, ent näiteks Nakayama *et al.* (2006) uuring leidis geeni MC1R variatsioonid (Phe147Delta, Thr157Ile, Pro159Thr), mis on Aasia päritolu ning esinesid kõrgetel laiuskraadidel. Eelmainitu toetab väidet, et UV-kiirguse intensiivsus mõjutab geeni MC1R variatsioonide geograafilist paiknemist (Nakayama *et al.*, 2006). Samuti tuvastati, et neandertaali päritolu geeni MC1R variatsioon (Val92Met) esines ka paljudes Kagu-Aasia populatsioonides ning on välja pakutud, et seda võis põhjustada mingisugune demograafiline sündmus, mitte looduslik valik (Nakayama *et al.*, 2006). Lalueza-Fox *et al.* (2007) uuringu

kohaselt leiti geeni MC1R analüüsimise põhjal, et neandertaallaste pigmenteerumine võis varieeruda sama palju kui nüüdisaegsetel inimesel ning geeni MC1R inhibeerivad variatsioonid kujunesid nüüdisaegsel inimesel ja neandertallastel välja iseseisvalt. Kusjuures Aafrikast väljaspool asuvate inimpopulatsioonide genoomist on neandertaali päritolu ligikaudu 1-3% (Green *et al.*, 2010). Aafrikast väljaspool kogutud geneetiliste andmete põhjal läbi viidud uuringud viitavad väikesele Euraasiat asutanud populatsioonile, hilisemale rahvastiku laienemisele ning võimalikule pudelikaela efektile (Harding *et al.*, 2000). Kõik see on mõjutanud geeni MC1R levikut inimpopulatsioonide vahel.

Inimese naha pigmentatsiooni muutused globaalses mastaabis on vähemalt osaliselt põhjustatud loodusliku valiku tõttu geenide ASIP ja OCA2 (HERC2) variatsioonidele (Norton *et al.*, 2006). Ent eurooplaste nahk muutus heledamaks variatsioonide tõttu geenides SLC45A2 (MATP), SLC24A5 ja TYR, millest kõik on näidanud seost ka juuste värvusega (Norton *et al.*, 2006). Lamasoni *et al.* (2005) uuringus tuvastati geeni SLC24A5 variatsioon, mis on peaaegu fikseerunud Euroopa populatsioonis (muutes naha heledamaks). Samuti tuvastati geeni SLC24A5 vanem variatsioon, mis on levinud Aafrikas ja Ida-Aasia populatsioonides (Lamasoni *et al.*, 2005). Selline polümorfismide jaotus toetab samuti väidet, et Euroopa ja Ida-Aasia populatsioonides toimus naha helenemine ehk pigmentatsiooni vähenemine iseseisvalt erinevate mehhanismide kaudu.

Analüüsides teisi piirkondi maailmas, siis Adhikari *et al.* (2019) uuring leidis geeni MFSD12 variatsiooni, mille puhul on tegemist Ida-Aasiast alguse saanud pigmenteerumise geeniga. Uuritud geeni MFSD12 variatsioon sattus valiku alla peale eurooplastest lahknemist, kandus inimeste migreerudes Ameerikasse ning on ainulaadne põlisameeriklaste populatsioonidele (Adhikari *et al.*, 2019). Kuigi Ameerika kontinendil on suur UV-kiirguse varieeruvus, ei esine seal nõnda suurt pigmenteerumise varieeruvust kui Vana Maailma populatsioonides, kes elavad sarnasel laiuskraadidel (Adhikar *et al.*, 2019). Eelmainitud on põhjendatud sellega, et UV-kiirguse mõjutustel kujunenud uute geneetiliste adaptatsioonide teke võib olla seotud inimesepoolse hiljutise asustamisega Uues Maailmas, mis toimus umbes 15 000 aastat tagasi (Adhikar *et al.*, 2019). Hiljutine asustamine limiteerib ajaakent, mil oleksid võinud uued

geneetilised variandid tekkida, kinnituda populatsioonis ja muuta valiku suunda, arvestades pigmentatsiooniga seotud geenide suurt ulatust (Adhikar *et al.*, 2019). Lisaks on välja pakutud, et kontinentide erinevused on seotud kultuuriliste adaptatsioonide, keskkonna faktorite ja teiste bioloogiliste adaptatsioonide mehhanismidega (Adhikar *et al.*, 2019).

Aafrikast välja rännates on toimunud inimese evolutsioonis UV-kiirguse režiimi muutused. Kuna UV-kiirgus on seotud füsioloogiliste protsessidega, mis mõjutavad inimese viljakust, siis võis looduslik valik suunata pigmentatsiooni varieerumist – soodustades olenevalt piirkonnast, kas tumedat või heledat fenotüüpi. Pigmentatsiooniga seotud geenide uuringud demonstreerivad populatsioonide vahelist suurt varieeruvust. Osad nendest geenidest on näidanud seoseid ka juuste värvusega, mistõttu võib pigmentatsiooniga seotud geenide varieerumine põhjustada ka juuste värvuse varieerumist.

3.2 Suguline valik

Loomad kasutavad enda suhtluses erinevaid kommunikatsioonikanaleid, sealhulgas ka värve. Üheks juuste värvuse varieerumise põhjuseks võib olla, et tegemist on evolutsiooni käigus välja arenenud tunnusega, mida kasutatakse isendite omavahelises suhtluses millegi signaliseerimiseks. Kuna pigmentatsiooni, sealhulgas juuste värvust määravad geenid on mõjutatud ka inimese vanusest ja naha pigmentatsioon indikeerib naise nooruslikkust (Fink *et al.*, 2006), siis on võimalik, et ka juuste värvus töötab inimestevahelises kommunikatsioonis biosignaalina, signaliseerides näiteks nooruslikkust. Eelnev võis sugulise valiku korral naistele kasuks tulla.

Darwini (1859) definitsiooni kohaselt on suguline valik loodusliku valiku erijuht, kus esineb eristav valik ühele sugupoole. Suguline valik soosib silmapaistvaid signaaltunnuseid ning tavaliselt esineb looduses konkurents isaste vahel. Primaatide seas on sugulise valiku näiteks mandrillid (*Mandrillus sphinx*), kellel esinev suur suguline dimorfism (isased on emastest ligi kolm korda suuremad) ja isastele omased erksad värvid (kusjuures dominantsemad isased on erksamad värvi) võivad olla põhjustatud sugulise valiku poolt (Abernethy *et al.*, 2002). Seda

seetõttu, et mandrillide ühiskond koosneb (võrreldes teistest primaatidest) väga suurtest gruppidest, kus isased ja emased on üksteisest enamus aega eraldatud ning isaste kaitse ei ole emaste ja nende järglaste ellujäämiseks enam nii oluline, andes emastele rohkem valikuvabadust, mistõttu konkureerivad isased omavahel (Abernethy et al., 2002). Ent suguline konkurents võib esineda ka emaste vahel. Loomaliigid, kelle emasloomad omavad mõnda erksat värvi tunnust, on isaste poolt ka soositud seisus (Fink et al., 2006; Clutton-Brock, 2009). Kuigi sugulise valiku mõju emastele isenditele nõuab veel täiendavaid uuringuid, siis tundub, et emastevaheline konkurents on rohkem seotud ressursside jaotuse ja kättesaadavusega ning pakutava kaitsega järglastele (Clutton-Brock, 2009).

Eurooplaste juuste värvuse mitmekesisus võib olla põhjustatud sugulise valiku poolt. Juuste värvuse varieerumist on tuvastatud erinevates inimpopulatsioonides, ent Euroopa siseselt on variatsioon suurim ja märkimisväärselt erinev ka visuaalselt (Norton *et al.*, 2015). Naiste seas varieerub juuste värvus rohkem ning ka punased juuksed esinevad sagedamini (Shekar *et al.*, 2007). Samuti esineb naiste hulgas rohkem keskmist-tooni värvuseid ning kõige tumedam (musta värvi juuksed) fenotüüp avaldub harvem (Shekar *et al.*, 2007). Fröst (2006; 2014) on enda töödes põhjendanud seda sugulise valikuga. Kaasaegsed inimesed on olnud Euroopas umbes 35 000 aastat ning on tõenäoline, et Euraasia elanikkond killustus 20 000 – 15 000 aastat tagasi geograafiliste barjääride tõttu, mis põhjustasid regionaalseid muutusi, sealhulgas juuste pigmenteerumise mitmekesistumist (Fröst, 2006). Nimelt on kõige mitmekesistem juuste värvuse varieeruvus piirkonnas, kus ajalooliselt varem asus tundra ning sellised keskkonnatingimused võisid tõenäoliselt viia selleni, et mehi oli ühiskonnas vähem (Fröst, 2006; 2014). Jahil käies pidid mehed pikemaid vahemaid läbima, muutes nad rohkem ohustatuks ning piirkonnas valitsenud kliima tõttu (tundra) oli naistel, kes olid korilased, väiksem panustamise võimalust toidulauale (Fröst, 2006; 2014). Piiratud ressursid ei võimaldanud meestel üleval pidada mitut naist, mille tulemusena esines vähem polügüüniat ehk mitmenaisepidamist (Fröst, 2006; 2014). See viis omakorda naiste sugulise valikuni, mille üheks kõrvalnähtuseks võis olla juuste värvuse (kui silmatorkava signaaltunnuse) varieerumine (Fröst, 2006; 2014). Erksa pigmendi tootmine võib signaliseerida head tervist ja olla pilkupüüdvaks stiimuliks (Fröst, 2006; 2014). Samuti signaliseerib hele juuksevärv

nooruslikkust ja viljakust, mis on meeste poolt partneri valikul eelistatud (Hinsz *et al.*, 2001). Eurooplaste eellaste asutatud aladel puudus ilmselt ka kõrge kisklussurve, mille tõttu oli võimalik erksamate värvuste kandmine, kuna tegemist on kuluka nähtusega ning loodus soosib pigem krüptilisi värve (Fröst, 2006; 2014). Juuste värvuse varieerumine võis evolutsiooniliselt välja kujuneda regionaalselt, arvestades, et osades tingimustes võib suguline valik rikastada liigi värvipaletti ka ühe populatsiooni siseselt (Fröst, 2006).

Sugulise valiku toimimist juuste värvuse varieerumise kujunemisel toetab Frösti sõnul Theleni *et al.* (1983) uuring, kus mehed hindasid blondide ja brünettide atraktiivsust. Uuringus selgus, et hinnatud naise ilu seisnes selles, kui haruldane oli naise välimus statistiliselt – pruunid juuksed hinnati atraktiivsemaks, kui pruun värv muutus grupis haruldaseks. Ent sama tulemus ei replitseerunud blondide peal. Tänapäeval on läbi viidud uuringuid erinevates populatsioonides, ent ei ole tuvastatud, et haruldased juuksevärvid oleksid meeste poolt eelistatud (Hinsz *et al.*, 2013; Janif *et al.*, 2014). Ent mõne teistsuguse fenotüübilise omaduse juures võib selle haruldane esinemissagedus kandjale soosivat mõju avaldada (andes sugulisel valikul eelis), mistõttu tuleks meeste eelistuste hindamiseks teha täiendavaid uuringuid (Janif *et al.*, 2014). Samuti tuleb silmas pidada, et kõik tänapäevased käitumuslikud uuringud on läbi viidud teistsuguses sotsiaalses-kultuurilises keskkonnas kui küttide-korilaste-aegne Euroopa, mis võib samuti tulemusi mõjutada.

Frösti (2014) sõnul on naha pigmenteerumises esinev sooline dimorfism samuti põhjustatud sugulise valiku poolt – naised on kõikides inimpopulatsioonides heledamalt pigmenteerunud, nende nahas leidub vähem melaniini ja perifeerset vereringet. Kuigi naha pigmentatsiooni soolist dimorfismi on tõlgendatud osade autorite poolt kui sugulise valiku tulemust, siis on ka neid, kes viitavad looduslikule valikule (Parra, 2007; Fröst, 2014). Ent tuleb meeles pidada, et kumbki neist pole teineteisest täiesti eraldiseisev mehhanism, vaid on mõjutatud üksteise poolt.

Toon ka välja, et probleemiks juuste värvuse varieerumise põhjuste uurimisel on asjaolu, et leidub palju eurotsentrilisi uuringuid, kus juuste värvuse klassifitseerime käib enamasti

fenotüübiliste ilmingute järgi. Eelnev on küll oluline visuaalsete tunnuste (sealhulgas sugulise valiku signaaltunnuste) uurimiseks, kus juuste värvide kategoriseerimine kirjeldab nähtavat fenotüüpi. Ent melaniini sidaldus, melaniinide erinev suhe, melanosoomide suurus ja paiknemine on samuti olulised tegurid, mida tuleks arvestada, kui tahame hinnata evolutsiooniliste protsesside mõju juuste värvuse varieeruvusele (Lasisi *et al.*, 2016). Juukseid keemiliselt analüüsides on võimalik tuvastada erinevusi, mida visuaalselt ei tajuta. Näiteks on tihti tumedate juuste spektri äärmus ühiselt klassifitseeritud kui mustad juuksed, ent keemilised analüüsid tõestavad, et ka nende vahel leidub võrreldatav melaniinide erinevus (Lasisi *et al.*, 2016). Lisaks mõõtevahendid, mis mõõdavad juustes olevate pigmentide taset, ei ole nii osavad tumedal spektril erinevusi detekteerima, mis on aga oluline Euroopast väljaspool oleva juuste värvuse varieerumise uurimisel (Lasisi *et al.*, 2016).

4 Juuste värvuse varieerumise tagajärjed

4.1 Seosed tervisenäitajatega

Feomelaniin ja eumelaniin erinevad üksteisest sünteesiradade ja keemilise koostise poolest, mistõttu avaldavad need organismile mõnevõrra teistsugust mõju. Juuste värvuse varieerumine mõjutab inimese tervist kaudselt läbi melanogeneesi biokeemiliste radade. Seega on asjakohane analüüsida võimalikke seoseid juuksevärvide ja tervisenäitajate vahel, et tuvastada, millised võivad olla juuste värvuse varieerumise kaudsed tagajärjed indiviidide tervisele.

Loomade peal läbi viidud eksperimendis leidsid Mitra *et al.* (2012), et kollase värvusega hiirtel, kes sünteesid ainult feomelaniini, oli kõige rohkem oksüdatiivseid DNA kahjustusi võrreldes mustade hiirtega (eumelaniin) ja albiino hiirtega (pigmentid puuduvad). Seega on feomelaniinil UV-kiirgusest eraldiseisev kantserogeenne mõju. Mitra *et al.* (2012) uuringus mõjutati hiirte pigmentatsiooni läbi geeni MC1R mutatsiooni (analoog inimese punapea fenotüübile, st hele nahk ja punased juuksed). Mainin siinkohal, et katses olnud punased hiired sünteesisid eksklusiivselt feomelaniini, samas kui inimese punaste juuste fenotüüp toodab ka eumelaniini, mistõttu ei ole feomelaniini negatiivsed mõjud nii drastilised. Swope & Abdel-Malek (2018) pakkusid välja, et feomelaniinis sisalduv väävel võib olla põhjuseks, miks ROS ühendeid toodetakse rohkem kui eumelaniinis, avaldades seeläbi organismile negatiivset mõju. Samuti leidsid ka Ito *et al.* (2017), et feomelaniini puudumine albiino hiirtel kaitses neid melanoomi tekkimise eest. Seega seosed erisuguste tervisenäitajate ja punase juuksevärvi vahel on tõenäoliselt põhjustatud feomelaniini poolt, näiteks läbi suurenenud toksiliste ühendite sünteesi.

Erinevate terviseprobleemide ja punase juuksevärvi seosed on veel väljaselgitamisel, kuna eri uuringud on andnud vastakaid tulemusi. On uuringuid, mis viitavad sellele, et punase juuksevärviga inimestel on seos kehvema tervisega (võrreldes teiste juuksevärvi kandjatega). Fröst *et al.* (2017) Tšehhi ja Slovakkia inimeste peal läbi viidud uuring leidis, et punaste

juustega naistel on suurem oht jämesoole-, emakakaela-, emaka- ja munasarjavähi tekkeks, aga kusjuures mitte suurem nahavähi oht. Punaste juustega naised näitasid eelsoodumust probleemidele mitmetes terviseiga seotud kategooriates ning ainuke valdkond, kus punaste juustega mehed ja naised näitasid teistest juuksevärvidest paremaid tulemusi, oli järglaste arv (Fröst *et al.*, 2017). Kusjuures tervisenäitajatest olid punaste juustega mehed stabiilsemad ja ei erinenud teistest juuste värvidest nii palju kui punaste juustega naised (Fröst *et al.*, 2017). Samuti tuvastati, et naistel esinenud probleemid terviseiga on seotud just nimelt punaste juustega, mitte lihtsalt heleda nahatooniga, sest näiteks siniste silmade puhul (mis on samuti seotud heleda nahatooniga) ei tuvastatud samasuguseid seoseid tervisenäitajatega (Fröst *et al.*, 2017). Antud nähtust võib naiste-spetsiifiliseks teha see, et punaste juustega naistel on arengu algstaadiumis emaülas suurem kokkupuude naissuguhormoonide östrogeenidega (Fröst *et al.*, 2017). Kuid Flegri & Sýkorová (2019) uuringu tulemustes leiti, et tegelikult on naha heledus see näitaja, mis on seotud punaste juuste negatiivsete tervisenäitajatega (Flegr & Sýkorová, 2019). Seda D-vitamiini ja foolhappe vähesuse tõttu, mis võib heledama nahaga inimestel esineda ja põhjustada erinevaid terviseprobleeme (Flegr & Sýkorová, 2019). Ent vastupidiselt Fröst *et al.* tööle, siis Lindqvist *et al.* (2020) Rootsisis läbi viidud uuringus ei tuvastatud samu seoseid punase juuksevärvi ja naissuguorganitega seotud vähivormide suhtes. Samas tuvastati, et heleda fenotüübiga naistel (punased juuksed või tedretähnid) on suurem nahavähi risk võrreldes mitte heleda (ei ole punaseid juukseid ega tedretähne) fenotüübiga naistest (Lindqvist *et al.*, 2020). Cheni *et al.* (2017) uuringu kohaselt on punase juuksevärvi kandjatel suurem Parkinsoni tõve risk, mida põhjustab variatsioon geenis MC1R, mis on lisaks juuste pigmentatsioonile seotud ka teiste rakuliste funktsioonidega (Chen *et al.*, 2017). Eelmainitu üheks võimalikuks seletuseks on pakutud, et inimese ajus leidub ka kolmas melaniin, neuromelaniin, mis sisaldada endas ka eumelaniini ja feomelaniini (Chen *et al.*, 2017). Ent neuromelaniini funktsioon ja sünteesirada on hetkel veel ebaselged. Seost punase juuksevärvi ja Parkinsoni tõvega Fröst *et al.* (2017) uuringus ei leitud, ent nende valimisse ei kuulunud ka potentsiaalselt Parkinsoni tõve riskirühma kuuluvaid inimesi. Viimaks, Sýkorová *et al.* (2022) Tšehhis toimunud uuringus ei leitud seoseid punase juuksevärv ja halvemate tervisenäitajate vahel. Samas toodi uuringus välja, et punase juuksevärviga seotud tervisehädad esinevad pigem vanematel inimestel, ent uuritud valimisse kuulusid noored (Sýkorová *et al.*, 2022).

Kõigi käsitletud uuringu tulemused on varieeruvad, mistõttu on keerukas kindlaid seoseid punase juuksevärvi ja tervisenäitajate vahel välja tuua, ent tundub, et punaste juustega naised on mõnevõrra seotud suurema vähi riskiga. See võib olla põhjustatud feomelaniini mõjust organismile, selle sünteesiga seotud geenidest või ka loote arengu ajal suurenenud kokkupuutest östrogeenidega (mis on vajalik punaste juuste fenotüübi avaldumiseks). Samuti pakuti välja, et kuna punane juuksevärv on inimese värvipaletti lisandunud ilmselt kõige hiljem, siis ei ole evolutsioon jõudnud korrekture veel teha, st eemaldada alleelid, millel on palju negatiivseid kõrvalnähte (Fröst *et al.*, 2017). Edaspidi oleks vajalik teha täiendavaid ja suuremahulisi uuringuid eri vanuses inimeste peal.

Seosed punase juuksevärviga viitavad selle kohastumuslikule eelisele põhjamaistel laiuskraadidel. Fleger *et al.* (2020) uuringus leiti, et kõikide teiste juuksevärvide puhul (ehk mitte punased juuksed) on organismi D3 sisaldus, mis on D-vitamiini prekursoriks, seotud sellega, kui palju aega veedetakse õues päikese käes. Ent punase juuksevärvi puhul leiti teistsugune seos. Uuringus tuvastati, et punase juuksevärviga inimeste organismis on suurem D3 tase, mis tulenes pigem punase juuksevärviga kaasas käivatest biokeemilistest iseärasustest kui mingisugusest käitumuslikust erinevusest (nagu näiteks õues veedetud aeg) (Fleger *et al.*, 2020). On võimalik, et punane juuksevärv on evolutsiooniliselt olnud kasulikuks kohastumuseks, et toime tulla piirkondades, kus on madal UV-kiirgus, tagades organismile piisavas koguses D-vitamiini (Fleger *et al.*, 2020). Punase juuksevärviga inimesed saavutavad piisava D3 sisalduse päikese käes viibides kiiremini, mistõttu saavutatakse ka vajalik D-vitamiini tase kergemini (Flegr *et al.*, 2020). Ka Lindqvist *et al.* (2020) uuringus jõuti järelduseni, et madala UV-kiirgusega piirkondades on heleda fenotüübiga naistel (punased juuksed või tedretähnid) märkimisväärselt madalam suremuse risk võrreldes mitte heleda fenotüübiga naistest (ei ole punaseid juukseid ega tedretähne) ning eelised kaaluvad üle ka nahavähi riski (Lindqvist *et al.*, 2020). Punaste juuste madalat stabiilset arvukust põhjendati Flegr *et al.* (2020) töös sellega, et looduslik ja suguline valik tasakaalustavad teineteist. Eelnevad seosed viitavad võimalikule evolutsioonilisele kohastumisele madala UV-kiirgusega piirkondades, kus punase juuksevärviga inimestel on

eelis, kuna organismi jaoks tervislik D-vitamiini tase saavutatakse kergemini, võrreldes teiste juuksevärvidega.

Uuritud on ka juuste värvuse seoseid vaimse tervisega. Flegr & Sýkorová (2019) tuvastasid (võrreldes teiste juuste värvustega) punaste juustega naiste puhul suurema seose maania ja obsessiivse käitumisega ning punaste juustega meestel depressiooni ja ärevusega. Kuid toodi välja, et eelmainitud seosed võivad olla põhjustatud sotsiaalsete tagajärgede poolt. Nimelt käivad punaste juustega kaasas mitmed negatiivsed stigmad. Punaste juustega on seotud stereotüübid nagu näiteks veidrik, kloun ja temperamentne (Heckert & Best, 1997). On võimalik, et punaste juustega mehed ja naised kogevad lapseas eakaaslaste poolt negatiivsemat kohtlemist ning kogetud negatiivne tagasiside võib põhjustada täiskasvanueas madalamat enesehinnangut (Heckert & Best, 1997). Lisaks tuvastati seos tumedate juustega meeste ja depressiooni vahel (Flegr & Sýkorová, 2019). Seda põhjendati asjaoluga, et ilmselt tuleneb seos sellest, et inimestel on hoopiski D-vitamiini puudus, kuna ei veedeta piisavalt aega õues (päikese käes viibimine muudaks juuksed heledamaks, kuna osa melaniini laguneb) (Flegr & Sýkorová, 2019). Seega tundub, et seosed juuksevärvide ja vaimse tervisega on põhjustatud inimeste sotsiaalsete ja käitumuslike iseärasuste poolt.

Sýkorová *et al.* (2022) uuringus leiti punaste juustega naistel seos kõrgema seksuaaliha ja -tegevusega ning seksuaalpartnerite arvuga. Autorid spekuleerisid, et seda võib põhjustada punapeade sünnieelne kõrgem kokkupuude östrogeenidega või see, et punaste juustega kaasnevate sotsiaalsete stereotüüpide tõttu lähenevad potentsiaalsed partnerid punaste juustega naistele tihedamini (Sýkorová *et al.*, 2022). Punaste juuste puhul esineb stigmatiseerimises sooline iseärasus – naisi seksualiseeritakse, ent meeste puhul toimub pigem vastupidine efekt (Heckert & Best, 1997). Samas ei ole ükski tänapäeval läbiviidud uuring (millega järgnevas alapeatükis tutvume) näinud punaste juustega naiste eelistamist meeste poolt. Ent Sýkorová *et al.* (2022) tööga on kooskõlas Fröst *et al.* (2017) uuring, mis leidis samuti, et punaste juustega naistel on suurem seksuaalpartnerite arv kui ka rohkem järglasi. Samas Flegr & Sýkorová (2019) uuringus ei leitud, et punaste juustega inimestel oleks olnud rohkem järglasi, ega et punaste juustega inimestel oleks olnud suurem seksuaalne

iha. Kuigi punased juuksed kui haruldane fenotüüp võib paista silma, siis selle seosed seksuaaliha ja -tegevusega on ebaselged.

Juuksevärvide ja terviseprobleemide seoste analüüsimise teeb problemaatiliseks asjaolu, et eri uuringutes kasutatav metoodika ei pruugi alati kõige pädevam olla. Mitmes käsitletud uuringus toimus juuksevärvi hindamine küsimuste kaudu, mis tuginesid inimese enda hinnangutele. Selline lähenemine võib kaasa tuua subjektiivseid tulemusi ning on oht, et palju statistiliselt olulist teavet läheb kaotsi. Samuti ei saa seoste analüüsimisel alati kindlalt öelda, mis protsessid on seost põhjustanud või on tegemist hoopiski juhuslikkusega. Seetõttu oleks oluline koguda nii kvalitatiivseid kui ka kvantitatiivseid andmeid, et teha selgemaid üldistusi ja anda põhjendusi seoste kohta erinevate juuksevärvide ja tervisenäitajate vahel.

4.2 Sotsiaalsed ja käitumuslikud mõjud

Inimese välimusel on mõju indiviidi elukäigule. Langlois *et al.* (2000) metauuring näitas, et atraktiivsemad inimesed hinnati suurema tõenäosusega oma alal kompetentsemateks, kogesid edukat karjääri ning koheldi teiste inimeste poolt paremini. Kuna juuste värv on silmapaistev osa inimese fenotüübist, võib see mõjutada seda, millise sotsiaalse kohtlemise osaks inimene satub.

Kui vaadelda üldiselt, mis tooni juukseid eelistatakse naistel, siis on punane juuksevärv tavaliselt pingerea lõpus, samas kui teiste värvitoonide vahel esineb varieeruvust. Tänapäeval on läbi viidud mitmeid päris elulises kontekstis katseid, kus on uuritud, kuidas mõjutab juuksevärv kogetavat sotsiaalset kohtlemist. Näiteks Swami & Barrett (2011) eksperiment, kus uuriti Briti meeste juuksevärvi eelistust naistel, viidi läbi ööklubis. Katses kasutati sama katseisikut, kelle juuksed värviti vastavalt blondiks, punaseks või brünetiks. Kuigi enamik mehi vastasid, et neil ei ole romantilise partneri juuste värvi suhtes eelistusi, siis tulemustes olid erinevused märgata (Swami & Barrett, 2011). Kõige rohkem läheneti meeste poolt blondile (Swami & Barrett, 2011). Samuti hinnati blond kõige hädalisemaks (*needy*) ning pakuti välja, et see võis mõjutada lähenemiste rohkust, kuna naise hädalisemana tajumine võis

vähendada meestes hirmu saada enda lähenemiskatsele negatiivset tagasisidet (Swami & Barrett, 2011). See on vastavuses ka Weir & Fine-Davise (1989) uuringuga, kus mehed (ent mitte teised naised) hindasid blondide juustega naisi vähem agressiivsemaks. Tulles tagasi Swami & Barrett (2011) katse juurde, siis brünett hinnati meeste poolt kõige atraktiivsemaks ja intelligentsemaks (kusjuures blondi ja punaste juuste vahel ei olnud suurt erinevust). Punaste juustega naist hinnati kõige temperamentsemaks, kõige vähem ülbeks ning talle läheneti kõige vähem (Swami & Barrett, 2011). Sarnase uuringu viis läbi ka Guéguen (2012) Prantsusmaal, kus selgus samuti, et blondide juustega naisele läheneti öökclubis enim (võrreldes pruunide, mustade ja punaste juustega naistest). Guéguen & Lamy (2013) uurisid jalakäijate valmisolekut vastata küsimustikule, ning leiti, et mehed olid suurema tõenäosusega nõus intervjuuks, kui läbiviija naine oli blond. Kõige vähem vastuseid õnnestus koguda punaste juustega naisel (pruuni ja musta värvi juuste vahel ei olnud suurt erinevust). Punaste juuste ebapopulaarsust võib põhjustada see, et punase juuksevärviga naisi peetakse temperamentsemateks ja punaste juuste kohta on levinud negatiivsed stigmad (Weir & Fine-Davise, 1989; Swami & Barrett, 2011; Guéguen & Lamy, 2013). Kõikide eelnevates katsetes tuvastatud juuksevärvide eelistused on vastavuses ka Weir & Fine-Davise (1989) uuringuga, kus leiti, et nii mehed kui naised hindasid blondide juustega naisi kõige populaarsemateks. Samuti on eelnevaga kooskõlas Janif *et al.* (2014) uuring, kus mehed hindasid kõige atraktiivsemateks blonde ja kõige vähem atraktiivseks punaste juustega naisi. Kokkuvõtvalt on näha, et erinevad uuringud peegeldavad läbivalt blondi juuksevärvi sotsiaalset eelistust naistel.

Meeste eelistust blondi juuksevärvi osas on bioloogiliselt põhjendatud sellega, et hele värv signaliseerib nooruslikkust ja head tervist (seeläbi signaliseerides viljakust), mis on oluliseks tunnuseks paarilise valikul (Hinsz *et al.*, 2001; Hinsz *et al.*, 2013). Eelneva fenomeniga on kooskõlas ka Matzi & Hinszi (2017) uuring – brünetid ja blondid hinnati nooruslikumaks kui musta juuksevärviga naised. Samuti Sorokowski (2008) Poolas läbiviidud uuringus leiti, et blondid juuksed mõjusid meestele nooruslikumana võrreldes pruunide ja mustade juustega (ent huvitaval kombel, kehtis see ainult 20ndates ja 30ndates blondi naise kohta ning 40ndates blondide juuste noorendav mõju kadus). See on kooskõlas ka juba eelnevas peatükis välja

toodud asjaoluga, et juuste värvuse varieeruvus võis olla osaliselt põhjustatud sugulise valiku poolt, kus eelistati heledamaid toone. Seega on võimalik, et heledat värvi juustega naiste eelistamine meeste poolt on seotud sellega, et neid tajutakse nooruslikumana kui muid juuksevärve.

Kuna mehed ja naised hindavad kaaslase valikul erinevaid aspekte (Buss, 1989), siis on spekulieritud, et meeste puhul tumedad juuksed signaaliseerivad küpsust ja stabiilsust, mis võivad omakorda olla seostatud ressursidega ning kuna naised valivad mehi, kes suudavad neile (ja nende tulevastele lastele) pakkuda enda oskuste ja ressursidega tuge, siis eelistavad naised tumedamate juustega mehi (Feinman & Gill, 1978; Hinsz *et al.*, 2013). Kuigi Hinsz *et al.* (2013) uuringu tulemused toetavad teooriat, et mehed eelistavad heledamate juustega naisi ja naised eelistavad tumedamate juustega mehi, siis tundub, et üldine juuste värvuse eelistus meestel ei ole nii tugevalt välja kujunenud. Üldiselt on vähem uuritud seda, mis värvi juukseid naised eelistavad meestel. Kuid tundub, et kõikidest juuksevärvidest kogevad negatiivset sotsiaalset kohtlemist punaste juustega mehed. Guégueni (2012) ööklubi uuringus selgus, et punaste juustega mehed said kõige rohkemate äraütlemiste osaliseks. Ka Janif *et al.* (2014) tuvastas oma uuringus, et naised eelistasid punaste juustega meestele pruunide ja blondide juustega mehi. Tuginedes inimeste stereotüüpsetele hinnangutele, siis on punaste juustega mehed madala staatusega ja kõige ebaatraktiivsemad (Clayson & Maughan, 1976; Clayson & Klasseni, 1989). Clayson & Maughan (1976) põhjendasid seda asjaoluga, et punaseid juukseid kandvad inimesed on ühiskonnas pigem klounid ja teised madalamatel positsioonidel olevad inimesed (Clayson & Maughan, 1976). Eelmainitu tõttu võivad punase juuksevärviga mehed olla naiste poolt vähem eelistatud.

Kuigi ühelt poolt võib erk ja eriline juuksevärv mõjuda pilkupüüdva tunnusena (mis tundub kasulik potentsiaalse partneri ligimeelitamiseks), siis on ka tõendeid selle kohta, et inimesed eelistavad tuttavaid juuksevärve. Wortham *et al.* (2018) Ameerikas läbiviidud uuring leidis, et nii mehed kui naised eelistasid vastassool enim brünetti värvi juukseid, ent naiste juuste värvieelistus näitas märkimisväärseid erinevusi erinevate regioonide vahel (kusjuures meeste eelistusel ei olnud regioonide vahel suuri erinevusi). Naised eelistasid neid juuksevärve, mis

olid populatsioonis ja perekonnas levinud (Wortham *et al.*, 2018). Seda, et inimesed eelistavad tuttavaid juuksevärve on näidanud ka Štěrbová *et al.* (2019) uuring. Nimelt leiti, et inimesed valivad pika- ja lühiajalistes suhetes sama juuste- ja silmavärviga partnereid, kusjuures pikaajaliste suhete puhul oli seos tugevam (Štěrbová *et al.*, 2019). Paistab, et inimestel on oma tüpaaž, keda eelistatakse (Štěrbová *et al.*, 2019). Üks võimalus, millega tüpaaži esinemist põhjendada, oleks sarnasuse printsipi kaudu, mis viitab sellele, et tuttavaid objekte tajutakse positiivsemalt, neid peetakse meeldivamaks ja turvalisemaks (Štěrbová *et al.*, 2019). See tähendaks, et mittetuttavaid objekte hinnatakse rohkem ohtlikumaks, mis sama juuksevärvi eelistuse seisukohast töötaks kui adaptiivne käitumine, suunates inimesi tuttavatesse ja ohututesse situatsioonidesse, suurendades seeläbi ellujäämist (Štěrbová *et al.*, 2019). Hinsz *et al.* (2013) uuringu tulemused viitavad sellele, et korduv kokkupuude (mõne kindla juuksevärviga) ja evolutsioonilised põhjused, täiendavad üksteist ning üheskoos selgitavad potentsiaalse kaaslase juuksevärvi eelistusi. Kuigi erk ja populatsioonis haruldane värv võib mõjuda uudsena ja seeläbi inimeste tähelepanu haarata, siis võivad inimesed partneri valikul eelistada hoopiski tuttavaid ja kindlat tüüpi juuksevärve.

Erinevate juuksevärvidega seotud sotsiaalsete tagajärgede uurimisel võib leida ka kitsaskohti. Ainult juuste värvusega manipuleerimine katsetes võib luua mitte kokkusobivuse teiste näos olevate tunnustega (Janif *et al.*, 2014). See ei ole aga bioloogiliselt väga valiidne, kuna juuksevärv on vaid osa inimese fenotüübi tunnustest. Ehk kõiki tegureid võib olla raske iseseisvalt kontrollida. Näiteks leidis Swami *et al.* (2008) uuring, et kuigi naha värv, juuste värv ja juuste pikkus on eraldi manipuleeritavad tegurid, siis neil on tugev koosmõju, mida peaks hindamisel arvesse võtma. Samuti võivad juuste värvide visuaalsel hindamisel esineda kultuurilised mõjutused. Näiteks Sorokowski (2008) uuringus jagati juuste värvused vastavalt blondiks, brünetiks ja pruuniks, millest viimased kaks võivad esmapilgul sama kategooriana tunduda. Antud uuringu kontekstis on pruunile värvile eestikeelne vaste “šataän” (blondi ja brüneti vahepealne), ent näiteks inglise keeles on antud juuste värvust kirjeldatud lihtsalt kui pruunid juuksed. See võib aga tekitada segadust tulemuste tõlgendamisel erinevates kultuuriruumides. Samuti peab olema ettevaatlik üldistavate järelduste tegemisel, kuna juuste

värvuse eelistus võib olla mõjutatud regionaalsete erinevuste poolt, mistõttu ei saa tulemusi alati ühelt populatsioonilt teisele üle kanda.

Kokkuvõte

Selles bakalaureusetöös andsin ülevaate juuste värvuse varieerumise põhjustest ja tagajärgedest. Juuste värvuse varieerumine inimeste seas on mitmekesine. Juuste värvus sõltub kahe melaniini pigmendi – eumelaniin (pruunikasmust) ja feomelaniin (kollakaspunane) – vahekorrast. Kuigi juuste värvuse varieerumine inimeste seas on ilmselge, siis kõik täpsed mehhanismid, mis kindlaid muutusi põhjustavad, ei ole tänini veel teada.

Pigmentide eumelaniini ja feomelaniini vahekorrad on määratud erinevate geenide poolt. Juuste värvuse varieerumise uurimise teeb keeruliseks asjaolu, et pigmentatsiooni eest vastutavad geenid on mõjutatud nii keskkonna poolt kui ka inimese vanusest ja soost. Lisaks on pigmentatsiooniga seotud geenid arenenud eri populatsioonide vahel iseseisvalt välja, kuna inimese evolutsioon on olnud eri piirkondades erisuguste mõjurite all. Punaste juuste värvuse eest (suurenenud feomelaniini sisaldus) vastutavad kõige rohkem variatsioonid geenis MC1R. Teiste värvuste puhul (madal feomelaniini sisaldus, eumelaniini sisaldus varieeruv) vastutavad enam variatsioonid geenides HERC2 (OCA2), TPCN2, SLC45A2, SLC24A5. Blondidest kuni musta värvi juuste puhul töötavad geenide variatsioonid justkui lülitina heleda ja tumeda värvi spektri vahel. Erinevad geeni variatsioonid viivaid väikeste muutusteni geeni ekspressioonis või toodetud valkude funktsioonis, mis omakorda mõjutavad melaniinide produktsiooni ja jaotumist rakus. On tõendeid, et juuste värvusega seotud geenid pole olnud otsese valiku all, vaid geenid on seotud teiste valiku all olevate tunnustega.

Inimese naha pigmentatsiooni muutused on tekkinud bioloogilise vastusena muutuvatele keskkonna tingimustele. On võimalik, et pigmentatsiooni vähenemine tekkis vastusena UV-kiirguse muutustele erinevatel laiuskraadidel. Eurooplaste naha helenemist mõjutanud geenid (SLC45A2, SLC24A5 ja TYR) on seotud ka juuste värvusega. Üks globaalselt inimese naha pigmenteerumisega seotud geen on OCA2 (HERC2), mis on samuti näidanud tugevaid seoseid juuste värvusega. Üldiselt saab järeldada, et muutused nahavärvi pigmentatsioonis on seotud juuste värvuse varieeruvusega. Et paremini mõista inimese pigmenteerumise varieerumise väljakujunemist ja selle põhjuseid, oleks vaja teha täiendavaid uuringuid. Eriti

väljaspool Euroopat asuvates populatsioonides, kus hinnata pigmenteerumist nii keemiliselt kui ka läbi viia suuremahulisi genotüpeerimisi.

Kõige suurem juuste värvuse varieeruvus leiab aset eurooplaste seas. Eurooplaste eellaste evolutsioonis on toimunud geneetilised muutused, mis on loonud mitmekesise juuste värvuse varieeruvuse, ent ühese vastuseni, mis on seda põhjustanud, ei ole veel jõutud. On võimalik, et üheks juuste värvuse varieeruvuse suunajaks on olnud suguline valik. Kuna pigmentatsiooni geenid arenesid eri populatsioonides iseseisvalt välja ning eurooplaste eellased olid osadest Euraasia populatsioonidest geograafiliselt eraldatud, võis suguline valik lokaalselt eurooplaste eellaste populatsiooni mõjutada. Piiratud ressursside tõttu võis naiste seas esineda konkurents, mille tõttu olid erinevad ja pilkupüüdvad värvid soositud. Kuid peab arvestama, et looduses toimub kõikide evolutsiooni käiku mõjutavate tegurite ja mehhanismide omavaheline pidev interaktsioon.

Eumelaniini ja feomelaniini sünteesirajad ja keemiline koostis avaldavad inimese organismile erinevat mõju. Inimeste puhul on leitud vastakaid tulemusi punaste juuste ja tervisenäitajate vahel, ent mitmed uuringud on näidanud seost punase juuksevärviga naiste ja halvemate tervisenäitajate vahel. Punaste juustega seostatud terviseprobleemid võivad olla põhjustatud nii feomelaniini ja selle sünteesiradade eripärade tõttu, feomelaniini fototoksilisusest, pigmentatsiooniga seotud geenidest kui ka suurenenud östrogeenide kokkupuute tõttu emaisas. Punaste juustega inimestel on suurem D-vitamiini prekursori sisaldus, andes neile madala UV-kiirgusega piirkondades ellujäämusliku eelise. Teema vajab täiendavaid uuringuid ning seoste tugevuse hindamiseks oleks oluline läbi viia suuremahulisi uuringuid eri vanusegruppide peal. Seoste analüüsi raskendab see, et need võivad olla põhjustatud lisaks feomelaniini omapäradele ka inimese käitumuslike või sotsiaalsete eripärade tõttu.

Kuna juuksevärv on silmapaistev tunnus, siis on uuritud selle mõju inimese sotsiaalsele kohtlemisele. Kui vaadelda partneri valikut, siis erksate juuste värvustega, sealjuures blondidel naistel, võib olla teatud eelis teist värvi juustega sookaaslaste ees. Mitmetes eksperimentides selgus, et kõige rohkem eelistavad mehed blonde ja kõige vähem punaste

juustega naisi. Piirkondades, kus naiste puhul võis esineda ajalooliselt konkurents ja suguline valik, toimus juuste värvuse rikastumine heledal spektri osal. Bioloogiliselt võib heledate juuste eelistamise fenomeni põhjendada sellega, et heledad juuksed on seostatud nooruslikkuse ja viljakusega. Sotsiaalselt on kõige vähem eelistatud punaste juustega mehed, kelle hulgas on levinud negatiivne stigmatiseerimine. Samuti on võimalik, et inimestel on kindel juuste värvuse eelistus enda partneri suhtes. Edaspidistes uuringutes oleks oluline koguda taustainfot kõikide pigmentatsiooni tunnuste kohta; jälgima, et katsetes ei kasutata ebaloomulikke inimese mudeleid; koguda andmeid ka selle kohta, kui suur on erinevate juuksevärvide sagedus uuritavas populatsioonis.

Kokkuvõtvalt võib öelda, et juuste värvuse mõju avaldub inimese elus mitmeti – melaniinide keemilised erinevused mõjutavad organismi raku tasandil ning visuaalselt nähtav juuksevärv avaldab mõju indiviidi sotsiaalsele kohtlemisele. Selles bakalaureusetöös andsin ülevaate hetkel teadaolevast teadusinfost juuste värvuse mehhaismide, selle väljakujunemise ja varieeruvuse kohta ning pakkusin täiendusi, mida tulevastes uuringutes silmas pidada.

Summary

This bachelor thesis provides an overview of the causes and consequences of hair color variability in humans. The color of hair depends on the ratio of two melanin pigments – eumelanin (brownish-black) and pheomelanin (yellowish-red). While the variations in hair color among individuals is visually evident, the precise mechanisms underlying specific changes are not yet fully understood.

The ratio of eumelanin and pheomelanin is determined by various genes. The genes that are responsible for human pigmentation are influenced by many factors, including an individual's age and gender. Additionally, during human evolution, pigment-related genes have evolved independently among different populations. Evolutionary processes in different regions have led to the development of distinct pigment variations. The gene MC1R plays a crucial role in determining red hair color (increased pheomelanin content), while variations in genes HERC2 (OCA2), TPCN2, SLC45A2, SLC24A5 are associated with other hair colors – they act as a switch, regulating the spectrum between light (blond) and dark (black) hair colors. Small changes in gene expression or protein function, influenced by various gene variations, impact melanin production and distribution within cells. Evidence suggests that genes related to hair color have not undergone direct selection but are associated with other selectively advantageous traits.

Changes in human skin pigmentation have evolved as a biological response to changing environments, including changes in UV radiation at different latitudes. Genes responsible for skin color changes (SLC45A2, SLC24A5, TYR, OCA2 (HERC2)) are also associated with hair color. Consequently, changes in skin pigmentation appear to be partly responsible for the diverse variability in hair color. Further studies are needed, especially in non-European populations, to assess pigmentation quantitatively and conduct extensive genotyping.

The greatest hair color variation is observed among European women. The precise reasons for this diversity remain elusive, but sexual selection may have played a role. Geographical

isolation and limited resources may have prompted localized sexual selection, potentially influencing the distinctive hair color spectrum observed among Europeans.

The synthesis pathways and chemical compositions of eumelanin and pheomelanin have different effects for the human organism. Unlike eumelanin, pheomelanin's phototoxic nature raises considerations of potential carcinogenic effects. Red-haired women have shown more associations with various health problems, but further research is needed to determine the exact relationship between causes and consequences. Health issues associated with red hair may be due to the properties of pheomelanin or higher prenatal exposure to estrogen. On a positive note, red-haired individuals have been found to have a higher precursor content of vitamin D. This has led to individuals with red hair gaining a survival advantage in areas with low UV radiation. In future studies, it will be important to gather more data to gain a clearer understanding and make more accurate generalizations about associations with different hair colors and human health.

The social and behavioral consequences of different hair colors have been studied, but results may vary. Hair color is a prominent feature that can affect a person's physical attractiveness. In many analyzed studies, blonde women were the most preferred by men, while red-haired women were the least preferred. In regions where there may have been competition and sexual selection among women, hair color enrichment occurred in the light spectrum. The biological preference for light hair could be explained by its association with youthfulness and fertility. On the other hand, individuals with red hair, particularly men, are least preferred as partners. This can be due to negative stereotypes associated with red hair. Although people seem to have a specific preference for hair color in a potential partner, it is essential to remember that hair color is just one characteristic of an individual's overall phenotype. Future research should prioritize comprehensive background information on all pigmentation traits, try using holistic models and also collect demographic data on the frequency of hair colors studied within the population.

In summary, the exploration on the influence of hair color unfolds at multiple levels – chemical differences in melanins affect the body at the cellular level, and visually observable hair color influences social perception. This bachelor's thesis provided an overview of the current scientific information on the mechanisms, development, and variability of hair color and suggested additions to consider in future research.

Kasutatud kirjandus

- Abernethy, K., White, L., & Wickings, E. J. (2002). Hordes of mandrills (*Mandrillus sphinx*): extreme group size and seasonal male presence. *Journal of Zoology*, 258(1), 131–137. <https://doi.org/10.1017/s0952836902001267>
- Adhikari, K., Mendoza-Revilla, J., Sohail, A., Fuentes-Guajardo, M., Lampert, J., Chacón-Duque, J. C., Hurtado, M., Villegas, V., Granja, V., Acuña-Alonzo, V., Jaramillo, C., Arias, W., Lozano, R. J. B., Everardo, P., Gómez-Valdés, J., Villamil-Ramírez, H., De Cerqueira, C. C. S., Hünemeier, T., Ramallo, V., . . . Ruiz-Linares, A. (2019). A GWAS in Latin Americans highlights the convergent evolution of lighter skin pigmentation in Eurasia. *Nature Communications*, 10(1). <https://doi.org/10.1038/s41467-018-08147-0>
- Arck, P. C., Overall, R. W., Spatz, K., Liezman, C., Handjiski, B., Klapp, B. F., Birch-Machin, M. A., & Peters, E. M. (2006). Towards a “free radical theory of graying”: melanocyte apoptosis in the aging human hair follicle is an indicator of oxidative stress induced tissue damage. *The FASEB Journal*, 20(9), 1567–1569. <https://doi.org/10.1096/fj.05-4039fje>
- Bonilla, C., Boxill, L. A., Donald, S. a. M., Williams, T., Sylvester, N., Parra, E. J., Dios, S., Norton, H. L., Shriver, M. D., & Kittles, R. A. (2005). The 8818G allele of the agouti signaling protein (ASIP) gene is ancestral and is associated with darker skin color in African Americans. *Human Genetics*, 116(5), 402–406. <https://doi.org/10.1007/s00439-004-1251-2>
- Branicki, W., Brudnik, U., Draus-Barini, J., Kupiec, T., & Wojas-Pelc, A. (2008). Association of the SLC45A2 gene with physiological human hair colour variation. *Journal of Human Genetics*, 53(11–12), 966–971. <https://doi.org/10.1007/s10038-008-0338-3>
- Branicki, W., Liu, F., Van Duijn, K., Draus-Barini, J., Pośpiech, E., Walsh, S., Kupiec, T., Wojas-Pelc, A., & Kayser, M. (2011). Model-based prediction of human hair color using DNA variants. *Human Genetics*, 129(4), 443–454. <https://doi.org/10.1007/s00439-010-0939-8>

- Breuer, T. (2008). Male reproductive success in wild western gorillas (*Gorilla gorilla*) [Doktoritöö, University of Leipzig].
https://www.researchgate.net/profile/Thomas-Breuer-10/publication/259322611_Male_reproductive_success_in_wild_western_gorillas_Gorilla_gorilla/links/0deec52aff1a71a9ac000000/Male-reproductive-success-in-wild-western-gorillas-Gorilla-gorilla.pdf
- Buss, D. M. (1989). Sex differences in human mate preferences: Evolutionary hypotheses tested in 37 cultures. *Behavioral and Brain Sciences*, 12(1), 1–14.
<https://doi.org/10.1017/s0140525x00023992>
- Caro, T. (2005). The adaptive significance of coloration in mammals. OUP Academic.
[https://doi.org/10.1641/0006-3568\(2005\)055](https://doi.org/10.1641/0006-3568(2005)055)
- Caro, T. (2013). The colours of extant mammals. *Seminars in Cell & Developmental Biology*, 24(6–7), 542–552. <https://doi.org/10.1016/j.semcd.2013.03.016>
- Caro, T., & Mallarino, R. (2020). Coloration in mammals. *Trends in Ecology and Evolution*, 35(4), 357–366. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2019.12.008>
- Chen, X., Feng, D., Schwarzschild, M. A., & Gao, X. (2017). Red hair, *MC1R* variants, and risk for Parkinson's disease - a meta-analysis. *Annals of Clinical and Translational Neurology*, 4(3), 212–216. <https://doi.org/10.1002/acn3.381>
- Choi, H., Choi, G., Kim, E., Choi, Y. J., Sohn, K., Lee, Y., Kim, C., Yoon, T. J., Sohn, H. J., Han, S., Kim, S., Lee, J. H., & Lee, Y. (2011). Hair greying is associated with active hair growth. *British Journal of Dermatology*, 165(6), 1183–1189.
<https://doi.org/10.1111/j.1365-2133.2011.10625.x>
- Clayson, D. E., & Klassen, M. L. (1989). Perception of attractiveness by obesity and hair color. *Perceptual and Motor Skills*, 68(1), 199–202.
<https://doi.org/10.2466/pms.1989.68.1.199>
- Clayson, D. E., & Maughan, M. R. (1976). Blond is Beautiful: Status and Preference by Hair Color. <https://eric.ed.gov/?id=ED136161>
- Clutton-Brock, T. (2009). Sexual selection in females. *Animal Behaviour*, 77(1), 3–11.
<https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.08.026>
- Darwin, C. (1859). *The origin of species*, (1872). London: reprinted by D. Appleton and Company.

- Ding, Q., Hu, Y., Xu, S., Wang, C., Li, H., Zhang, R., Yan, S., Wang, J., & Jin, L. (2014). Neanderthal origin of the haplotypes carrying the functional variant VAL92MET in the MC1R in modern humans. *Molecular Biology and Evolution*, *31*(8), 1994–2003. <https://doi.org/10.1093/molbev/msu180>
- Erdoğan, B. (2017). Anatomy and physiology of hair. Kutlubay, Z., & Serdaroglu, S. (toim.), *Hair and Scalp Disorders*. InTech eBooks. <https://doi.org/10.5772/67269>
- Feinman, S., & Gill, G. W. (1978). Sex differences in physical attractiveness preferences. *The Journal of Social Psychology*, *105*(1), 43–52. <https://doi.org/10.1080/00224545.1978.9924089>
- Fink, B., Grammer, K., & Matts, P. J. (2006). Visible skin color distribution plays a role in the perception of age, attractiveness, and health in female faces. *Evolution and Human Behavior*, *27*(6), 433–442. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2006.08.007>
- Flegr, J., & Sýkorová, K. (2019). Skin fairness is a better predictor for impaired physical and mental health than hair redness. *Scientific Reports*, *9*(1). <https://doi.org/10.1038/s41598-019-54662-5>
- Flegr, J., Sýkorová, K., Fiala, V., Hlaváčová, J., Bičíková, M., Máčová, L., & Kaňková, Š. (2020). Increased 25(OH)D3 level in redheaded people: Could redheadedness be an adaptation to temperate climate? *Experimental Dermatology*, *29*(7), 598–609. <https://doi.org/10.1111/exd.14119>
- Fröst, P. (2006). European hair and eye color. *Evolution and Human Behavior*, *27*(2), 85–103. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2005.07.002>
- Fröst, P. (2014). The puzzle of European hair, eye, and skin color. *Advances in Anthropology*, *04*(02), 78–88. <https://doi.org/10.4236/aa.2014.42011>
- Fröst, P., Kleisner, K., & Flegr, J. (2017). Health status by gender, hair color, and eye color: Red-haired women are the most divergent. *PLOS ONE*, *12*(12), e0190238. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0190238>
- Graf, J. T., Hodgson, R., & Van Daal, A. (2005). Single nucleotide polymorphisms in the MATP gene are associated with normal human pigmentation variation. *Human Mutation*, *25*(3), 278–284. <https://doi.org/10.1002/humu.20143>

- Green, E., Krause, J., Briggs, A. W., Maričić, T., Stenzel, U., Kircher, M., Patterson, N., Li, H., Zhai, W., Fritz, M. H. Y., Hansen, N. F., Durand, É., Malaspinas, A., Jensen, J. D., Marquès-Bonet, T., Alkan, C., Prüfer, K., Meyer, M., Burbano, H. A., . . . Pääbo, S. (2010). A draft sequence of the Neandertal genome. *Science*, *328*(5979), 710–722. <https://doi.org/10.1126/science.1188021>
- Guéguen, N. (2012). Hair color and courtship: Blond women received more courtship solicitations and redhead men received more refusals. *Psychological Studies*, *57*(4), 369–375. <https://doi.org/10.1007/s12646-012-0158-6>
- Guéguen, N., & Lamy, L. (2013). Women’s Hair Color and survey Response Rate: A field experiment. *Journal of Human Behavior in the Social Environment*, *23*(3), 383–387. <https://doi.org/10.1080/10911359.2013.764210>
- Harding, R. M., Healy, E., Ray, A., Ellis, N. S., Flanagan, N., Todd, C., Dixon, C., Sajantila, A., Jackson, I. J., Birch-Machin, M. A., & Rees, J. (2000). Evidence for variable selective pressures at MC1R. *American Journal of Human Genetics*, *66*(4), 1351–1361. <https://doi.org/10.1086/302863>
- Heckert, D. M., & Best, A. L. (1997b). Ugly Duckling to Swan: Labeling Theory and the Stigmatization of red hair. *Symbolic Interaction*, *20*(4), 365–384. <https://doi.org/10.1525/si.1997.20.4.365>
- Hinsz, V. B., Matz, D. C., & Patience, R. A. (2001). Does women’s hair signal reproductive potential? *Journal of Experimental Social Psychology*, *37*(2), 166–172. <https://doi.org/10.1006/jesp.2000.1450>
- Hinsz, V. B., Stoesser, C. J., & Matz, D. C. (2013). The intermingling of social and evolutionary psychology influences on hair color preferences. *Current Psychology*, *32*(2), 136–149. <https://doi.org/10.1007/s12144-013-9169-2>
- Hirt, P. A., & Paus, R. (2019). Healthy Hair (Anatomy, Biology, Morphogenesis, Cycling, and Function). M. Miteva, *Alopecia* (1k. 1–22). Elsevier Health Sciences. <https://doi.org/10.1016/b978-0-323-54825-0.00001-6>
- Hollis, B., Day, F. R., Busch, A., Thompson, D. J., Soares, A. L. G., Timmers, P. R. H. J., Kwong, A. S. F., Easton, D., Joshi, P. K., Timpson, N. J., Ong, K. K., & Perry, J. R. B. (2020). Genomic analysis of male puberty timing highlights shared genetic basis with

- hair colour and lifespan. *Nature Communications*, *11*(1).
<https://doi.org/10.1038/s41467-020-14451-5f>
- Ito, S., & Wakamatsu, K. (2003). Quantitative Analysis of Eumelanin and Pheomelanin in Humans, Mice, and Other Animals: a Comparative Review. *Pigment Cell Research*, *16*(5), 523–531. <https://doi.org/10.1034/j.1600-0749.2003.00072.x>
- Ito, S., & Wakamatsu, K. (2011). Diversity of human hair pigmentation as studied by chemical analysis of eumelanin and pheomelanin. *Journal of the European Academy of Dermatology and Venereology*, *25*(12), 1369–1380.
<https://doi.org/10.1111/j.1468-3083.2011.04278.x>
- Ito, S., Wakamatsu, K., & Sarna, T. (2017). Photodegradation of eumelanin and pheomelanin and its pathophysiological implications. *Photochemistry and Photobiology*, *94*(3), 409–420. <https://doi.org/10.1111/php.12837>
- Jablonski, N. G., & Chaplin, G. (2010). Human skin pigmentation as an adaptation to UV radiation. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, *107*(supplement_2), 8962–8968. <https://doi.org/10.1073/pnas.0914628107>
- Janif, Z. J., Brooks, R., & Dixon, B. J. (2014). Are preferences for women’s hair color Frequency-Dependent? *Adaptive Human Behavior and Physiology*, *1*(1), 54–71.
<https://doi.org/10.1007/s40750-014-0008-y>
- Jones, L. (2001). Hair structure anatomy and comparative anatomy. *Clinics in Dermatology*, *19*(2), 95–103. [https://doi.org/10.1016/s0738-081x\(00\)00120-6](https://doi.org/10.1016/s0738-081x(00)00120-6)
- Kawaguchi, Y., Nakamura, K., & Tomonaga, M. (2020). Colour matters more than shape for chimpanzees’ recognition of developmental face changes. *Scientific Reports*, *10*(1).
<https://doi.org/10.1038/s41598-020-75284-2>
- Lalueza-Fox, C., Römpler, H., Caramelli, D., Stäubert, C., Catalano, G., Hughes, D. A., Rohland, N., Pilli, E., Longo, L., Condémi, S., De La Rasilla Vives, M., Fortea, J., Rosas, A., Stoneking, M., Schöneberg, T., Bertranpetit, J., & Hofreiter, M. (2007). A melanocortin 1 receptor allele suggests varying pigmentation among neanderthals. *Science*, *318*(5855), 1453–1455. <https://doi.org/10.1126/science.1147417>
- Lamason, R., Mohideen, M. a. P., Mest, J. R., Wong, A., Norton, H. L., Aros, M. C., Juryneec, M. J., Mao, X., Humphreville, V. R., Humbert, J. E., Sinha, S., Moore, J. L.,

- Jagadeeswaran, P., Zhao, W., Ning, G., Makalowska, I., McKeigue, P., O'Donnell, D., Kittles, R. A., . . . Cheng, K. C. (2005). SLC24A5, a putative cation exchanger, affects pigmentation in zebrafish and humans. *Science*, *310*(5755), 1782–1786.
<https://doi.org/10.1126/science.1116238>
- Langlois, J. H., Kalakanis, L., Rubenstein, A. J., Larson, A., Hallam, M., & Smoot, M. (2000). Maxims or myths of beauty? A meta-analytic and theoretical review. *Psychological Bulletin*, *126*(3), 390–423. <https://doi.org/10.1037/0033-2909.126.3.390>
- Lasisi, T., Ito, S., Wakamatsu, K., & Shaw, C. N. (2016). Quantifying variation in human scalp hair fiber shape and pigmentation. *American Journal of Physical Anthropology*, *160*(2), 341–352. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22971>
- Lindqvist, P. G., Epstein, E., Landin-Olsson, M., Åkerlund, M., & Olsson, H. (2020). Women with fair phenotypes seem to confer a survival advantage in a low UV milieu. A nested matched case control study. *PLOS ONE*, *15*(1), e0228582.
<https://doi.org/10.1371/journal.pone.0228582>
- Matz, D. C., & Hinsz, V. B. (2017). Women's hair as a cue to desired relationship and parenting characteristics. *Journal of Social Psychology*, *158*(5), 558–573.
<https://doi.org/10.1080/00224545.2017.1395791>
- Mengel-From, J., Wong, T. H., Morling, N., Rees, J., & Jackson, I. J. (2009). Genetic determinants of hair and eye colours in the Scottish and Danish populations. *BMC Genomic Data*, *10*(1). <https://doi.org/10.1186/1471-2156-10-88>
- Miller, G. S. (1931). Human hair and primate patterning (with five plates). *Smithsonian miscellaneous collections*, *85*(10). <https://repository.si.edu/handle/10088/23905>
- Mitra, D., Luo, X., Morgan, A. M., Wang, J., Hoang, M. P., Lo, J. A., Guerrero, C. R., Lennerz, J. K., Mihm, M. C., Wargo, J. A., Robinson, K. C., Devi, S. P., Vanover, J. C., D'Orazio, J. A., McMahon, M., Bosenberg, M. W., Haigis, K. M., Haber, D. A., Wang, Y., & Fisher, D. E. (2012). An ultraviolet-radiation-independent pathway to melanoma carcinogenesis in the red hair/fair skin background. *Nature*, *491*(7424), 449–453. <https://doi.org/10.1038/nature11624>

- Nagl, W. (1995). Different growth rates of pigmented and white hair in the beard: differentiation vs. proliferation? *British Journal of Dermatology*, *132*(1), 94–97. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2133.1995.tb08631.x>
- Nakayama, K., Soemantri, A., Jin, F., Dashnyam, B., Ohtsuka, R., Duanchang, P., Isa, M. N., Settheetham-Ishida, W., Harihara, S., & Ishida, T. (2006). Identification of novel functional variants of the melanocortin 1 receptor gene originated from Asians. *Human Genetics*, *119*(3), 322–330. <https://doi.org/10.1007/s00439-006-0141-1>
- Norton, H. L., Edwards, M., Krithika, S., Johnson, M., Werren, E., & Parra, E. J. (2015). Quantitative assessment of skin, hair, and iris variation in a diverse sample of individuals and associated genetic variation. *American Journal of Physical Anthropology*, *160*(4), 570–581. <https://doi.org/10.1002/ajpa.22861>
- Norton, H. L., Kittles, R. A., Parra, E. J., McKeigue, P., Mao, X., Cheng, K. C., Canfield, V. A., Bradley, D. G., McEvoy, B., & Shriver, M. D. (2006). Genetic evidence for the convergent evolution of light skin in Europeans and East Asians. *Molecular Biology and Evolution*, *24*(3), 710–722. <https://doi.org/10.1093/molbev/msl203>
- Panhard, S., Lozano, I., & Loussouarn, G. (2012). Greying of the human hair: a worldwide survey, revisiting the ‘50’ rule of thumb. *British Journal of Dermatology*, *167*(4), 865–873. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2133.2012.11095.x>
- Praetorius, C., Grill, C., Stacey, S., Metcalf, A. M., Gorkin, D. U., Robinson, K. C., Van Otterloo, E., Kim, R. S., Bergsteinsdóttir, K., Ögmundsdóttir, M. H., Magnúsdóttir, E., Mishra, P. J., Davis, S., Guo, T., Zaidi, M. R., Helgason, A., Sigurdsson, M. I., Meltzer, P. S., Merlino, G., . . . Steingrímsson, E. (2013). A Polymorphism in IRF4 Affects Human Pigmentation through a Tyrosinase-Dependent MITF/TFAP2A Pathway. *Cell*, *155*(5), 1022–1033. <https://doi.org/10.1016/j.cell.2013.10.022>
- Randall, V. A. (1994). Androgens and human hair growth. *Clinical Endocrinology*, *40*(4), 439–457. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2265.1994.tb02483.x>
- Roosalu, M. (2010). Nahk. *Inimese anatoomia* (lk 241-245). Koolibri.
- Shekar, S. N., Duffy, D. L., Frudakis, T., Montgomery, G. W., James, M. R., Sturm, R. A., & Martin, N. G. (2007). Spectrophotometric Methods for Quantifying Pigmentation in

- Human Hair—Influence of MC1R Genotype and Environment. *Photochemistry and Photobiology*, 84(3), 719–726. <https://doi.org/10.1111/j.1751-1097.2007.00237.x>
- Siewierska-Górska, A., Sitek, A., Żądzińska, E., Bartosz, G., & Strapagiel, D. (2017). Association of five SNPs with human hair colour in the Polish population. *Homo-journal of Comparative Human Biology*, 68(2), 134–144. <https://doi.org/10.1016/j.jchb.2017.02.002>
- Sitek, A., Rosset, I., ŻADZIŃSKA, E., & ANTOSZEWSKI, B. (2017). Variability of skin and hair melanin indices and of erythema index in Polish prepubertal children. *Anthropologie (1962-)*, 55(3), 297-304. <https://www.jstor.org/stable/26272578>
- Sitek, A., Rosset, I., Żądzińska, E., Siewierska-Górska, A., Pietrowska, E., & Strapagiel, D. (2016). Selected gene polymorphisms effect on skin and hair pigmentation in Polish children at the prepubertal age. *Anthropologischer Anzeiger*, 73(4), 283–293. <https://doi.org/10.1127/anthranz/2016/0632>
- Sorokowski, P. (2008). Attractiveness of blonde women in evolutionary perspective: Studies with two Polish samples. *Perceptual and Motor Skills*, 106, 737–744. doi:10.2466/PM.106.3.737-744
- Sulem, P., Guðbjartsson, D. F., Stacey, S., Helgason, A., Rafnar, T., Jakobsdottir, M., Steinberg, S., Gudjonsson, S. A., Pálsson, A., Þorleifsson, G., Pálsson, S., Sigurgeirsson, B., Thorisdottir, K., Ragnarsson, R., Benediktsdóttir, K. R., Aben, K. K., Vermeulen, S. H., Goldstein, A. M., Tucker, M. A., . . . Stefánsson, K. (2008). Two newly identified genetic determinants of pigmentation in Europeans. *Nature Genetics*, 40(7), 835–837. <https://doi.org/10.1038/ng.160>
- Sulem, P., Guðbjartsson, D. F., Stacey, S., Helgason, A., Rafnar, T., Magnússon, K. P., Manolescu, A., Kárason, A., Pálsson, A., Þorleifsson, G., Jakobsdottir, M., Steinberg, S., Pálsson, S., Jónasson, F., Sigurgeirsson, B., Thorisdottir, 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(12), 1443–1452. <https://doi.org/10.1038/ng.2007.13>

- Swami, V., & Barrett, S. (2011). British men's hair color preferences: An assessment of courtship solicitation and stimulus ratings. *Scandinavian Journal of Psychology*, 52(6), 595–600. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.2011.00911.x>
- Swami, V., Furnham, A., & Joshi, K. (2008). The influence of skin tone, hair length, and hair colour on ratings of women's physical attractiveness, health and fertility. *Scandinavian Journal of Psychology*, 49(5), 429–437. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.2008.00651.x>
- Swope, V. B., & Abdel-Malek, Z. (2018). MC1R: front and center in the bright side of dark eumelanin and DNA repair. *International Journal of Molecular Sciences*, 19(9), 2667. <https://doi.org/10.3390/ijms19092667>
- Sýkorová, K., Fiala, V., Hlaváčová, J., Kaňková, Š., & Flegr, J. (2022). Redheaded women are more sexually active than other women, but it is probably due to their suitors. *Frontiers in Psychology*, 13. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2022.1000753>
- Štěrbová, Z., Tureček, P., & Kleisner, K. (2019). Consistency of mate choice in eye and hair colour: Testing possible mechanisms. *Evolution and Human Behavior*, 40(1), 74–81. <https://doi.org/10.1016/j.evolhumbehav.2018.08.003>
- Thelen, T. (1983). Minority type human mate preference. *Biodemography and Social Biology*, 30(2), 162–180. <https://doi.org/10.1080/19485565.1983.9988531>
- Tobin, D. J. (2008). Human hair pigmentation biological aspects. *International Journal of Cosmetic Science*, 30(4), 233–257. <https://doi.org/10.1111/j.1468-2494.2008.00456.x>
- Valenzuela, R. K., Henderson, S., Walsh, H., Garrison, N. A., Kelch, T. B. S. J., Cohen-Barak, O., Erickson, D. T., Meaney, F. J., Walsh, J. B., Cheng, K. C., Ito, S., Wakamatsu, K., Frudakis, T., Thomas, M., & Brilliant, M. H. (2010). Predicting Phenotype from Genotype: Normal Pigmentation. *Journal of Forensic Sciences*, 55(2), 315–322. <https://doi.org/10.1111/j.1556-4029.2009.01317.x>
- Voisey, J., Imbeault, P., Hutley, L. J., Prins, J., & Van Daal, A. (2002). Body Mass Index-Related Human Adipocyte *agouti* Expression Is Sex-Specific but Not Depot-Specific. *Obesity Research*, 10(6), 447–452. <https://doi.org/10.1038/oby.2002.62>

- Weir, S., & Fine-Davis, M. (1989). 'Dumb Blonde' and 'Temperamental redhead': The effect of hair colour on some attributed personality characteristics of women. *Irish Journal of Psychology*, *10*(1), 11–19. <https://doi.org/10.1080/03033910.1989.10557730>
- West, P. M., & Packer, C. (2002). Sexual selection, temperature, and the lion's mane. *Science*, *297*(5585), 1339–1343. <https://doi.org/10.1126/science.1073257>
- Wortham, J., Miller, A., & Delvescovo, D. (2018). Male and female hair color preferences: influences of familiarity, geographic region of origin, and environment on mate attraction in University of Tampa students. *Florida Scientist*, *81*(1), 33–54. <https://www.jstor.org/stable/26477962>

Lihtlitsents lõputöö reprodutseerimiseks ja üldsusele kättesaadavaks tegemiseks

Mina, Ann Mari Kivimägi

1. annan Tartu Ülikoolile tasuta loa (lihtlitsentsi) minu loodud teose
“Juuste värvuse varieerumise 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
Commonsi 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.

Ann Mari Kivimägi

23.01.2024