



УДК 594.3:591.157

**ОПИСАНИЕ ПОЛИМОРФИЗМА И КЛАССИФИКАЦИЯ  
ПРИЗНАКОВ ОКРАСКИ РАКОВИНЫ  
У БРЮХОНОГИХ МОЛЛЮСКОВ  
НА ПРИМЕРЕ *LITTORINA OBTUSATA*  
(GASTROPODA: LITTORINIDAE)**

© 2021 г. **Е. В. Козминский**

Зоологический институт РАН, Санкт-Петербург, Российская Федерация

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Поступила в редакцию 06.04.2021; после доработки 20.06.2021;  
принята к публикации 01.09.2021; опубликована онлайн 20.09.2021.

Понимание закономерностей микроэволюционных процессов предполагает проведение широкого спектра популяционно-генетических исследований на разных видах. Однако количество видов, изученных в генетическом отношении, ограничено вследствие значительных методических трудностей при проверке генетической обусловленности различных признаков. Выход из этого положения заключается в развитии фенетики популяций, которая позволяет включить в рассмотрение большое количество новых видов при условии разработки обоснованных систем описания изменчивости и классификации фенотипических признаков. Классическим объектом для проведения популяционно-генетических исследований, связанных с полиморфизмом по окраске раковины, служат брюхоногие моллюски. В качестве основы для разработки универсальной для этой группы системы описания и классификации признаков окраски может быть использована параметрическая система классификации, предложенная С. О. Сергиевским с соавторами для моллюсков рода *Littorina*. В связи с появлением в последние годы большого количества новых данных, эта система нуждается в коррекции и пересмотре. Целью нашего исследования было провести ревизию этой системы с учётом новых данных о составе пигментов, особенностях формирования и наследования признаков окраски, их совместной встречаемости и т. д. В настоящей работе на примере беломорских моллюсков *L. obtusata* представлена переработанная система классификации признаков окраски раковины, в основу которой положено представление о формировании фенотипа как совокупности ряда элементарных признаков. К их числу отнесены признаки, связанные с формированием: 1) фоновой окраски раковины (способность к включению в остракум разных пигментов и окраска гипостракума); 2) рисунка из пятен (наличие включений белого и/или коричневого пигмента); 3) широких продольных полос (коричневых, белых и оранжевых). Элементарные признаки выделены с учётом задействованных пигментов, механизмов их формирования и наследования. При описании окраски раковины элементарные признаки сначала используются для описания относительно простых признаков (группы фенотипов «Фоновая окраска раковины», «Окраска гипостракума», «Рисунок из пятен», «Широкие продольные полосы»), которые в последующем комбинируются для описания фенотипа в целом. В работе приведён обзор данных по качественному составу пигментов раковины у литторин и закономерностям формирования и наследования признаков окраски, описаны их возможные варианты и комбинации. Приведены описания выделенных фенотипов с указанием их встречаемости, количественной характеристики цвета в системе МКО RGB, особенностей их формирования с учётом распределения пигментов в толще раковины. Указаны видимые признаки, которые могут быть использованы при оценке распределения пигментов в раковине; описаны особенности изменения признаков в онтогенезе. Несмотря на то, что предложенная система классификации

описана на примере *L. obtusata*, она может быть также использована при описании изменчивости у других видов литторин, а с некоторыми доработками — у самого широкого спектра брюхоногих моллюсков.

**Ключевые слова:** полиморфизм, окраска раковины, система классификации, брюхоногие моллюски, *Littorina*

Понимание закономерностей микроэволюционных процессов предполагает проведение широкого спектра популяционно-генетических исследований на разных видах. В то же время число видов, изученных в генетическом отношении, ограничено из-за значительных трудностей при проверке генетической обусловленности различных признаков (проблем при содержании и разведении животных, длительной смены поколений и т. п.). Именно поэтому выявленные закономерности могут оказаться недостаточно характерными для всей живой природы. Выход из этого положения — развитие фенетики популяций, что позволяет распространить популяционно-генетические методы на виды, непосредственное генетическое изучение которых затруднено или невозможно (Яблоков, 1987; Яблоков и Ларина, 1985). В основе такого подхода должна лежать разработка обоснованных систем описания изменчивости и классификации фенотипических признаков.

Брюхоногие моллюски служат классическим объектом для проведения популяционно-генетических исследований, связанных с полиморфизмом по окраске раковины (Ito & Konuma, 2020; Miura et al., 2007; Scheil et al., 2014). Появление достаточно гибкой и обоснованной системы классификации формирования и наследования признаков окраски раковины позволит включить в рассмотрение большое количество новых видов. Несмотря на лучшую изученность в генетическом отношении лёгочных моллюсков (Козминский, 2014; Backeljau et al., 2001), модельные объекты для разработки такой системы классификации следует искать среди более многочисленных и значительно более разнообразных с точки зрения окраски переднежаберных моллюсков. Перспективным модельным объектом, на основе которого может быть предпринята попытка создания универсальной для гастропод системы классификации, являются моллюски рода *Littorina*, для которых характерен высокий полиморфизм (Reid, 1996) по окраске раковины.

Моллюски этого рода — популярный объект для проведения многочисленных исследований, связанных с изменчивостью окраски раковины (Estévez et al., 2020; Rolán-Alvarez et al., 2015; Sokolova & Berger, 2000). В разное время было предложено несколько систем для её описания. Первой из них, сформулированной ещё в начале XX в., была система описания изменчивости у *Littorina obtusata*, в которой каждому устойчивому сочетанию признаков окраски (варьетету) соответствовало своё название (Dautzenberg & Fischer, 1915, цит. по: Reid, 1996). С некоторыми модификациями этот подход длительное время использовался при популяционно-генетических исследованиях литторин (Reimchen, 1979; Sacchi, 1974). Существенным его недостатком являются проблемы с изучением изменчивости элементарных признаков, входящих в состав варьетета. Попытка решить эти проблемы путём выделения дополнительных варьететов приводит к тому, что система описания изменчивости становится слишком громоздкой (Reid, 1996). По этой причине Петтитом (Pettitt, 1973) была предложена система классификации признаков окраски у литторин, основанная на воображаемой системе генетического контроля, с шестью «локусами» для описания элементарных признаков окраски — фона, числа и окраски полос, рисунка из пятен и т. д. Сходный подход применён при описании изменчивости у *L. obtusata* и положен в основу параметрической системы классификации признаков окраски у *L. saxatilis* (Сергиевский и др., 1995). Из-за отсутствия на тот момент каких-либо данных о механизмах наследования признаков окраски раковины у переднежаберных моллюсков Сергиевский с соавторами (1995) использовали моногенную полиаллельную схему наследования, характерную для лёгочных моллюсков. К сожалению, проведённые позднее исследования (Козминский, 2014) показали, что это предположение не соответствует действительности. К числу преимуществ такого

подхода, благодаря которым он может быть использован как основа для разработки универсальной для брюхоногих моллюсков системы классификации, относятся описание вариантов окраски как комбинации независимых элементарных признаков и попытка учёта механизмов их наследования. Кроме того, были отчасти учтены особенности формирования признаков окраски (Сергиевский и др., 1995).

С момента появления параметрической системы описания изменчивости у литторин прошло значительное время и появилось большое количество новых данных. На примере *L. obtusata* показано, что фоновая окраска у литторин возникает как результат совместной активности нескольких генетических систем, каждая из которых отвечает за включение в раковину определённого пигмента (Козминский, 2014). Изучено наследование широких продольных полос и рисунка из пятен на раковине литторин (Козминский, 2011, 2016 ; Козминский и др., 2010). Существенно дополнены представления о распределении пигментов в раковине и о формировании элементарных признаков окраски у литторин, уточнён состав задействованных пигментов (Козминский и Лезин, 2007). Наконец, проведена оценка эффективности использования признаков окраски раковины при идентификации фенотипов литторин, а также показано, что для точной идентификации необходимо учитывать особенности распределения пигментов в толще раковины (Лезин и Козминский, 2008).

Цель настоящей работы — провести ревизию предложенной ранее системы классификации признаков окраски раковины (Сергиевский и др., 1995) для моллюсков рода *Littorina* с учётом новых данных по составу пигментов, особенностям их распределения в раковине и наследованию признаков окраски.

## РЕЗУЛЬТАТЫ И ОБСУЖДЕНИЕ

В основу работы положены данные, полученные при изучении беломорских моллюсков *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) и в отдельных случаях *Littorina saxatilis* (Olivé, 1792). Развёрнутое изложение использованных методов и результатов исследований приведено в публикациях Козминского с соавторами (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и Лезин, 2006, 2007 ; Козминский и др., 2008, 2010 ; Лезин и Козминский, 2008).

**Пигменты и окраска участков раковины.** Окраска раковины брюхоногих моллюсков складывается из фоновой окраски и рисунка в виде полос или пятен (Сергиевский и др., 1995).

Участки раковины *L. obtusata* могут быть окрашены в пурпурный<sup>1</sup>, оранжевый, жёлтый, белый цвет и быть депигментированными. За пурпурную, оранжевую и жёлтую окраску отвечают различные пигменты. Пурпурный пигмент нерастворим в воде и органических растворителях. При растворении раковины с помощью слабых кислот он остаётся в осадке в виде коричневатых хлопьев. Химическая стабильность и окраска говорят о том, что пурпурным пигментом является, вероятно, меланин. Этот пигмент широко распространён у животных (Бриттон, 1986) и обнаружен в раковинах моллюсков (Lucas, 1974 ; Williams, 2017 ; Williams et al., 2016). Жёлтую и оранжевую окраску обуславливают пигменты, нерастворимые в воде, но экстрагирующиеся органическими растворителями: этанолом, хлороформом, гексаном, толуолом, диэтиловым и петролейным эфирами (Козминский и Лезин, 2007 ; Сергиевский и др., 1995). При проведении бумажной хроматографии эти пигменты ведут себя аналогично каротиноидам (Забеленский, Козминский, неопубликованные данные). По видимой окраске они могут относиться как к каротиноидам, так и к полиенам, также обнаруженным в раковинах моллюсков (Délé-Dubois & Merlin, 1981 ; Hedegaard et al., 2006 ; Williams, 2017). За белую окраску отвечает, по-видимому, гуанин,

<sup>1</sup>Более правильно было бы говорить о коричневом цвете. Последний при высокой интенсивности пигментации выглядит красно-коричневым и даже почти чёрным и был обозначен Сергиевским с соавторами (1995) как пурпурный. В настоящей работе используется исходное обозначение.

который, строго говоря, не является пигментом. Обусловленная его наличием белая окраска является структурной и связана с отражением света упорядоченными микрокристаллами гуанина (Бриттон, 1986). Известно, что гуанин отвечает за формирование белой окраски у многих животных, в том числе у моллюсков (Бриттон, 1986 ; Lucas, 1974). Включением гуанина в раковину литторин можно также объяснить образование более плотной, чем обычно, микроструктуры белых участков (Козминский и Лезин, 2007 ; Сергиевский и др., 1995). Обесцвеченные участки раковины с нормальной микроструктурой являются результатом истинной депигментации.

**Формирование окраски раковины.** Основной вклад в формирование окраски раковины литторин вносит неправильно-призматический слой (остракум) (Козминский и Лезин, 2007). Фоновая окраска может формироваться за счёт включения в раковину одного, двух и трёх пигментов. Элементарными признаками, связанными с формированием фоновой окраски, являются способность к включению в раковину разных пигментов (меланина, двух каротиноидов) и способность к включению в раковину гуанина. В зависимости от того, какие пигменты включаются в раковину, формируются разные варианты фоновой окраски (рис. 1А–М): монохроматические (чисто жёлтая, оранжевая, пурпурная), дихроматические (двухслойные жёлто-пурпурная, жёлто-оранжевая, оранжево-пурпурная, бело-пурпурная) и трихроматические (трёхслойные жёлто-оранжево-пурпурная, жёлто-бело-пурпурная, оранжево-бело-пурпурная). У жёлто-пурпурных моллюсков окраска фона раковины зависит от соотношения жёлтого и пурпурного пигментов во внешней части остракума (рис. 1Н–J). При высокой концентрации жёлтого пигмента видимая окраска раковины практически жёлтая; при его низкой концентрации раковина выглядит коричневой. При промежуточной концентрации пигмента раковина имеет оливковую (зеленоватую) окраску. Следует отметить, что правильное (послойное) распределение пигментов, характерное для *L. obtusata*, не является обязательным. У *L. saxatilis* при наличии тех же элементарных признаков распределение пигментов в раковине нередко является хаотическим. Рисунок из пятен формируется на основе белого или пурпурного пигментов (рис. 1О–R). Отдельные элементы рисунка представляют собой включения пигмента эллипсоидальной формы, расположенные в верхней части остракума. Взаимное расположение элементов рисунка и степень их слияния варьируют. Элементарными признаками, выделенными на данном этапе, являются наличие рисунка из белых или пурпурных пятен или их отсутствие. Принимая во внимание высокую изменчивость рисунка из пятен, необходимы дальнейшее изучение формирования этого признака окраски и выделение дополнительных элементарных признаков, например способности к формированию зигзагообразного рисунка. Широкие продольные полосы формируются как прослойки коричневого, белого и оранжевого пигментов (рис. 1S–U). Как и в предыдущем случае, элементарным признаком является наличие полос разного цвета или их отсутствие. Пластинчатый слой раковины литторин может быть пурпурным или депигментированным (рис. 1N); элементарные признаки — окрашенный или депигментированный гипостракум.

Формирование окраски раковины моллюсков на гистологическом и биохимическом уровнях никем не было изучено. Известно, что в формировании раковины литторин участвуют дорсальная и вентральная железы, а также клетки дорсального эпителия края мантии (Bevelander & Nakahara, 1970). Вентральная и дорсальная железы отвечают за формирование периостракума. В формировании остракума и гипостракума участвуют клетки дорсального эпителия, которые образуются в зоне пролиферации, расположенной на краю мантии, и постепенно смещаются в дорсальном направлении. Логично предположить, что в процессе этого смещения клетки дорсального эпителия в определённые моменты времени обеспечивают синтез разных пигментов и их включение в раковину. Моменты переключения режимов функциональной активности пигментобразующих клеток, очевидно, генетически детерминированы. Как следствие, происходят упорядоченное включение пигментов в раковину и формирование различных элементов окраски.

При формировании монохроматической фоновой окраски клетки дорсального эпителия края мантии синтезируют один и тот же пигмент. По мере смещения от зоны пролиферации функциональная активность этих клеток может снижаться. В таком случае формируется градиент пигментации с падением интенсивности от внешней к внутренней части остракума. Если этого не происходит, призматический слой окрашен равномерно. При формировании ди- и трихроматических вариантов фоновой окраски клетки дорсального эпителия синтезируют один какой-то пигмент. Затем происходит синхронное переключение их функциональной активности с формирования одного пигмента на формирование другого. Поскольку границы между зонами различной пигментации размыты, можно сделать вывод, что функциональная активность пигментобразующих клеток изменяется плавно. По-видимому, можно говорить об определённой закономерности в смене режимов функциональной активности пигментобразующих клеток: сначала синтезируются жёлтый и оранжевый пигменты и гуанин, и только потом — пурпурный пигмент.

При формировании широких продольных полос коричневого (= пурпурного), белого и оранжевого цвета клетки дорсального эпителия, расположенные на определённых участках края мантии, в соответствующий момент времени переключаются на формирование пигмента полос. Интересно отметить, что иногда система даёт сбой: формирование фоновой окраски прекращается, но синтез пигмента полос не происходит. В таком случае формируются депигментированные полосы, отмеченные нами у жёлтых *L. obtusata* и гомологичные фенотипу *hyalozonata* других моллюсков (Cook, 1967 ; Cook & King, 1966). При формировании рисунка из пятен изменение функциональной активности пигментобразующих клеток на определённых участках края мантии происходит периодически. Линейные размеры таких участков существенно меньше, а их количество значительно больше, чем в случае полос. В результате формируется рисунок из пятен пигмента, форма и взаимное расположение которых варьируют (рис. 1O–R).

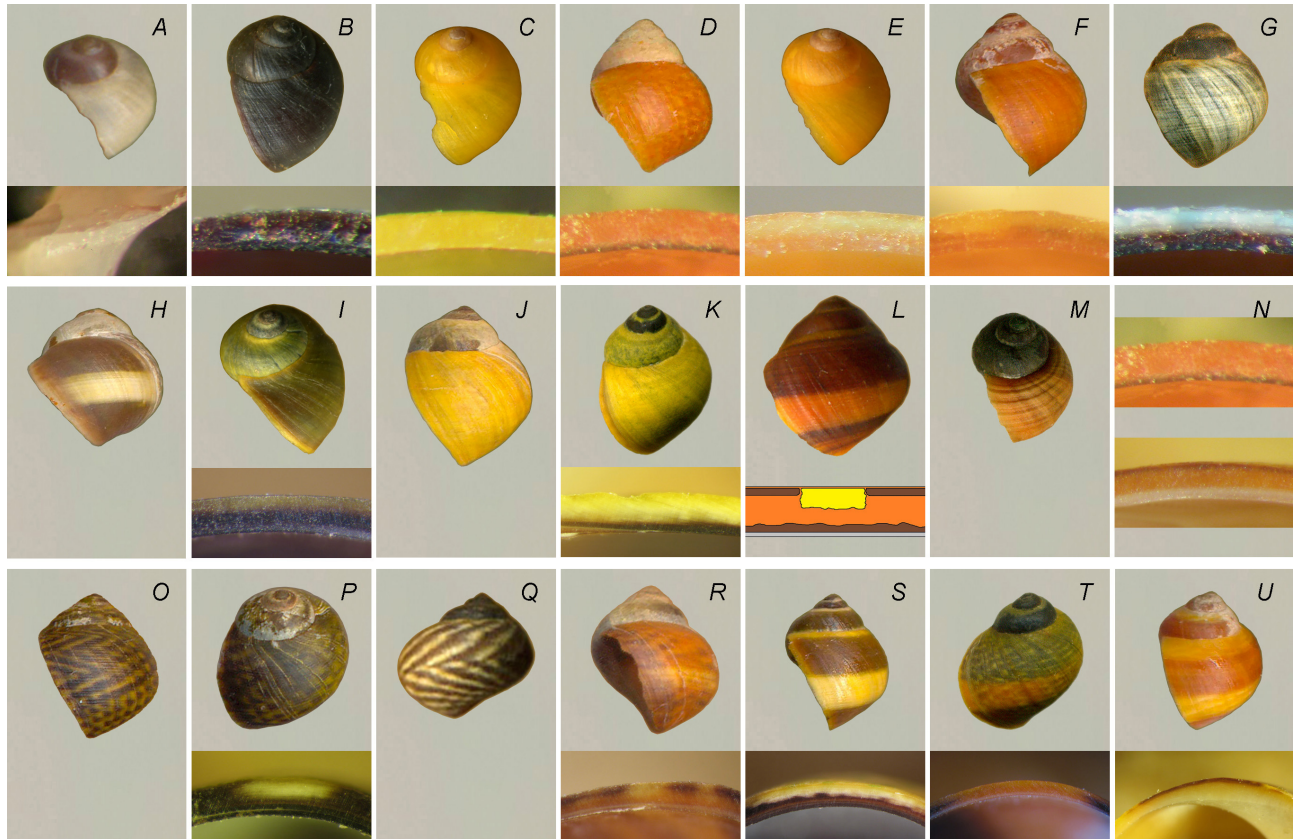
Переключение клеток края мантии с формирования неправильно-призматического на формирование пластинчатого слоя сопряжено, по-видимому, с сужением спектра возможных вариантов функциональной активности пигментобразующих клеток. В зоне формирования остракума клетки могут синтезировать пурпурный, оранжевый, жёлтый пигменты и гуанин, а зоне формирования гипостракума — только пурпурный пигмент (рис. 1N).

**Возможные варианты и комбинации признаков окраски.** В процессе наших исследований выявлено большинство теоретически возможных вариантов фоновой окраски, которые могут формироваться на основе трёх пигментов и гуанина. Особи с депигментированной раковиной получены в условиях эксперимента. В естественных условиях обнаружены три из четырёх возможных монохроматических вариантов окраски (пурпурный, жёлтый и оранжевый), все возможные дихроматические варианты окраски с участием пурпурного, жёлтого, оранжевого пигментов и гуанина, а также три из четырёх возможных трихроматических вариантов окраски. В то же время не выявлены моллюски с монохроматической белой, дихроматической жёлто- или оранжево-белой и трихроматической жёлто-бело-оранжевой фоновой окраской; очевидно, белый пигмент встречается только совместно с пурпурным.

Белые продольные полосы обнаружены у литторин с самой разнообразной фоновой окраской. Коричневые полосы характерны для моллюсков, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента. Реже их можно встретить у литторин с фоновой окраской, образующейся с участием жёлтого пигмента (жёлтых и жёлто-пурпурных), или — только в условиях эксперимента — у депигментированных особей. У *L. saxatilis* коричневые полосы встречаются лишь у бело-пурпурных особей. Оранжевые полосы встречаются в основном у моллюсков с жёлто-пурпурной, изредка с чисто пурпурной фоновой окраской. Полосы разного типа могут встречаться одновременно. Довольно обычны особи с коричневыми и белыми полосами

на раковине. Обнаружены также литторины, несущие одновременно белую и оранжевую полосы. Такой вариант окраски, однако, очень редок. Вероятно, это связано с тем, что белая и оранжевая полосы формируются на одном и том же участке раковины и «мешают» друг другу.

Рисунок из белых пятен свободно сочетается со всеми вариантами фоновой окраски и полос. В то же время рисунок из пурпурных пятен ассоциирован с наличием в фоновой окраске оранжевого пигмента и часто — с наличием продольных коричневых полос. Оба варианта рисунка могут встречаться одновременно.



**Рис. 1.** Варианты фоновой окраски раковины и рисунка из пятен и полос у *Littorina obtusata*. Фоновая окраска раковины: А — депигментированная; В — пурпурная; С — жёлтая; D — оранжевая; E — жёлто-оранжевая; F — оранжево-пурпурная; G — бело-пурпурная; H–J — варианты жёлто-пурпурной окраски; K — жёлто-бело-пурпурная; L — жёлто-оранжево-пурпурная; M — оранжево-бело-пурпурная (на примере *L. saxatilis*). Гипостракум: N — пурпурный и бесцветный. Рисунок: из белых (O–Q) и пурпурных (R) пятен. Широкие продольные полосы: S — белые; T — оранжевые; U — коричневые (пурпурные). Показаны общий вид раковин (вверху) и распределение пигментов в толще раковины (внизу). Представленный иллюстративный материал размещён на сайте Зоологического института РАН, г. Санкт-Петербург: <http://www.zin.ru/projects/litphen/index.html>

**Fig. 1.** Variants of the shell background color and the pattern of spots and bands in *Littorina obtusata*. Shell background color: A – depigmented; B – purple; C – yellow; D – orange; E – yellow-orange; F – orange-purple; G – white-purple; H–J – variants of yellow-purple shell background color; K – yellow-white-purple; L – yellow-orange-purple; M – orange-white-purple (by the example of *L. saxatilis*). Hypostracum: N – purple and depigmented. Pattern: of white (O–Q) and purple (R) spots. Wide longitudinal bands: S – white; T – orange; U – brown. The general view of the shells (top panel) and the distribution of pigments in the shell (bottom panel) are presented. This illustrative material is freely available on the website of the Zoological Institute RAS, Saint Petersburg: <http://www.zin.ru/projects/litphen/index.html>

**Наследование признаков окраски раковины.** Сведения по наследованию признаков окраски раковины у литторин ограничены. О наследственной обусловленности некоторых вариантов окраски свидетельствуют данные Раймхена (Reimchen, 1974, цит. по: Reid, 1996). В работе (Козминский и др., 1995) предпринята попытка объяснить наследование фоновой окраски раковины у литторин на основе однолокусной полиаллельной схемы наследования, характерной для лёгочных моллюсков (Murray, 1975). К сожалению, в указанной работе не было придано должного значения тому факту, что в формировании окраски раковины литторин участвуют несколько различных пигментов, и не учитывалась возможность множественного отцовства, что ставит под сомнение сделанные в ней выводы. В более поздних публикациях (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и др., 2010) эти недостатки устранены; полученные в них результаты положены в основу приведённой ниже схемы наследования признаков окраски раковины у литторин (табл. 1).

При формировании фоновой окраски у *L. obtusata* за включение в раковину пурпурного, жёлтого и оранжевого пигментов отвечают три разные группы генов (Козминский, 2014). Включение пигментов в раковину доминантно. В случае пурпурного и жёлтого пигментов в каждую из групп входит не менее двух комплементарно взаимодействующих генов. Наследование белой окраски у *L. obtusata*, ввиду редкости соответствующих фенотипов в беломорских популяциях, нами не изучалось<sup>2</sup>. Проведя аналогию с пигментами, логично предположить, что за включение в раковину гуанина также отвечает отдельная генетическая система (показана в таблице как отдельный двухаллельный ген). В целом фоновая окраска раковины литторин формируется как результат взаимодействия нескольких групп генов, каждая из которых отвечает за определённый пигмент (синтез, транспорт, включение в раковину).

За формирование коричневых продольных полос у литторин отвечает один ген с двумя аллелями (Козминский, 2011). Наследование белых (Козминский, 2016) и оранжевых (Козминский, неопубликованные данные) полос также согласуется с гипотезой о моногенной схеме наследования. В то время как наличие коричневых и белых продольных полос доминантно, наличие оранжевых полос, скорее всего, рецессивный признак.

За наличие на раковине рисунка из пятен белого пигмента отвечают не менее двух комплементарных генов (Козминский и др., 2010). Высокая изменчивость формы, взаимного расположения и степени слияния элементов рисунка (рис. 1O–Q) позволяет предположить, что количество генов, связанных с его формированием, может быть значительно бóльшим. Не исключено также, что проявление этого признака зависит от факторов внешней среды.

Анализ имеющихся данных свидетельствует о сцеплении локусов, отвечающих за включение в раковину оранжевого пигмента (*O*) и формирование коричневых продольных полос (*B<sup>P</sup>*). В рамках соответствующей гипотезы возможно образование четырёх типов гамет (*OB<sup>P+</sup>*, *OB<sup>P-</sup>*, *oB<sup>P+</sup>*, *oB<sup>P-</sup>*), на основе которых может формироваться 10 уникальных генотипов. Соответствующие им фенотипы особей могут быть объединены в четыре группы («оранжевые полосатые», «не оранжевые полосатые», «оранжевые бесполосые» и «не оранжевые бесполосые»), для каждой из которых должны быть характерны собственные особенности совместного наследования фоновой окраски и полос. В эксперименте в потомстве оранжевых полосатых самок выщеплялись полосатые особи только с оранжевой фоновой окраской. В потомстве жёлтых полосатых самок полосатые особи также имели жёлтую фоновую окраску. В потомстве оранжевых бесполосых самок отмечены только оранжевые бесполосые особи. В потомстве самок, относящихся к четвёртой группе, полосатые особи (если они присутствовали) всегда имели оранжевую фоновую окраску; соответствующие аллели получены, очевидно, от отцов.

<sup>2</sup>Соответствующее исследование проведено на примере *L. saxatilis*.

**Таблица 1.** Наследование признаков окраски раковины у *Littorina obtusata*  
**Table 1.** Inheritance of the shell coloration traits in *Littorina obtusata*

Признак	Ген	Аллели	Соответствие генотип / фенотип
<b>Фоновая окраска (см. Козминский, 2014)</b>			
Пурпурный пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$P_1$	$P_1$ $p_1$	$P_1P_2$ — пигмент включается в раковину ( $C^P, C^{YP}, C^{WP}, C^{OP}, C^{YOP}, C^{OWP}$ )
	$P_2$	$P_2$ $p_2$	$P_1P_1P_2$ ; $P_1P_2P_2$ — нет включения пигмента в раковину
Белый пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$W$	$W$ $w$	$W-$ — пигмент включается в раковину ( $C^{WP}, C^{YWP}, C^{OWP}$ ) $ww$ — нет включения пигмента в раковину
	$Y_1$	$Y_1$ $y_1$	$Y_1Y_2$ — пигмент включается в раковину ( $C^Y, C^{YP}, C^{YO}, C^{YOP}, C^{YWP}$ )
Жёлтый пигмент участвует / не участвует в формировании окраски	$Y_2$	$Y_2$ $y_2$	$y_1y_1Y_2$ ; $Y_1Y_2y_2$ ; $y_1y_1y_2$ — нет включения пигмента в раковину
	$O$	$O$ $o$	$O-$ — пигмент включается в раковину ( $C^O, C^{YO}, C^{OP}, C^{YOP}, C^{OWP}$ ) $oo$ — нет включения пигмента в раковину
<b>Широкие продольные полосы (см. Козминский, 2011, 2016 ; Козминский, неопубликованные данные)</b>			
Наличие/отсутствие коричневых полос	$B^P$	$B^P$ $b^P$	$B^P-$ — коричневые полосы формируются ( $B^P$ ) $b^Pb^P$ — коричневые полосы отсутствуют
	$B^W$	$B^W$ $b^W$	$B^W-$ — белые полосы формируются ( $B^W$ ) $b^Wb^W$ — белые полосы отсутствуют
Наличие/отсутствие оранжевой полосы	$B^O$	$B^O$ $b^O$	$B^O$ — оранжевая полоса отсутствует ( $B^O$ ) $b^Ob^O$ — оранжевая полоса формируется
	<b>Рисунок из белых пятен (см. Козминский и др., 2010)</b>		
Наличие/отсутствие рисунка	$S_1^W$	$S_1^W$ $s_1^W$	$S_1^W - S_2^W$ — рисунок из пятен формируется ( $S^W$ )
	$S_2^W$	$S_2^W$ $s_2^W$	$s_1^W s_1^W S_2^W$ ; $S_1^W - S_2^W$ ; $s_1^W s_1^W s_2^W s_2^W$ — рисунок отсутствует

**Примечание:** обозначения фенотипов и пояснения приведены в тексте; синим цветом показаны пары комплементарных генов, красным — сцепленные гены.

**Notes:** designations of phenotypes and further explanations are given in the text; pairs of complementary genes are shown in blue color, and pairs of linked genes, in red color.



Следует отметить, что в изученных нами случаях в потомстве жёлтых полосатых самок полосатые особи имели только жёлтую фоновую окраску. На первый взгляд, это свидетельствует о появлении в результате кроссинговера новой пары сцепления и указывает на то, что за формирование жёлтой и оранжевой окраски отвечают аллели одного гена, что противоречит данным по наследованию фоновой окраски. Тем не менее это не так. Пусть гены, отвечающие за наследование оранжевого пигмента и полос, и гены, отвечающие за формирование жёлтой и пурпурной фоновой окраски, находятся в разных хромосомах. Тогда кроссоверные гаметы  $oB^{P+}$  могут свободно сочетаться со всевозможными вариантами гамет, дающими разные варианты фоновой окраски с участием жёлтого и пурпурного пигментов (жёлтую, пурпурную, жёлто-пурпурную и депигментированную; гаметами, дающими бело-пурпурную фоновую окраску, можно пренебречь, так как у *L. obtusata* она редка). У пурпурных моллюсков полосы будут незаметны. Депигментированные особи с коричневыми полосами обнаружены нами в эксперименте (в естественных условиях депигментированные особи, скорее всего, не выживают). Реально будут наблюдаться только сочетания гамет  $oB^{P+}$  с вариантами жёлтой фоновой окраски (жёлто-пурпурной и жёлтой), так как они являются самыми распространёнными в популяции, благодаря чему и возникает ощущение кажущегося сцепления жёлтой окраски с коричневыми полосами.

Данные по наследованию рисунка из пятен пурпурного пигмента и окраски гипостракума отсутствуют. Рисунок из пятен пурпурного пигмента встречается только у особей, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента, как полосатых, так и бесполосых. Он может быть как результатом действия отдельного гена, тесно сцепленного с геном коричневых полос, так и побочным результатом активности гена «полосатости». Формирование гипостракума связано со сменой режима функциональной активности клеток края мантии; одновременно может происходить смена программ синтеза и включения пигментов в раковину (рис. 1N). Поэтому логично предположить, что за окраску гипостракума отвечает отдельный ген (или группа генов). Заметим, что за эмбриональную окраску раковины также, вероятно, отвечает отдельная генетическая система, поскольку эмбриональная раковина у литторин всегда пурпурная, даже у депигментированных особей.

### Система описания изменчивости признаков окраски раковины у *Littorina obtusata*

Группа фенотипов «Фоновая окраска раковины» — С.

$C^D$  — «Депигментированные» (рис. 1А). Редкий вариант окраски: два изученных экземпляра получены в лабораторных условиях при анализе наследования признаков окраски раковины. Раковина депигментированная, частично просвечивающая, имеет тускло-белую, роговую окраску ( $RGB^3$ :  $197_{\pm 13}$ :  $180_{\pm 12}$ :  $146_{\pm 14}$ ). Кайма и испод не выражены; микроструктура раковины обычная. Гипостракум депигментирован. Эмбриональная раковина содержит небольшое количество пурпурного пигмента. Этот фенотип можно спутать с очень старыми жёлтыми литторинами, у которых, возможно, прекращается включение пигмента в раковину.

$C^P$  — «Пурпурные» (рис. 1В). Один из наиболее часто встречающихся в беломорских популяциях фенотипов (порядка 40 %). Видимая окраска раковины тёмно-коричневая, почти чёрная ( $77_{\pm 19}$ :  $62_{\pm 15}$ :  $56_{\pm 18}$ ), кайма и испод не выражены. Интенсивность окраски варьирует слабо. Призматический слой окрашен пурпурным пигментом. У одной части особей окраска остракума равномерная, у другой наблюдается градиент с падением интенсивности пигментации от внешней

<sup>3</sup>Цветовые координаты, характеризующие цвет элементов окраски раковины, в международной колориметрической системе МКО RGB (Козминский и Лезин, 2006).

к внутренней части раковины (в некоторых случаях внутренняя часть остракума практически депигментирована). Микроструктура раковины обычная. Гипостракум может быть пурпурным или депигментированным.

$C^Y$  — «Жёлтые» (рис. 1С). Довольно редкий фенотип (0,3 %). Видимая окраска жёлтая ( $195_{\pm 32}$ :  $155_{\pm 31}$ :  $22_{\pm 23}$ ), интенсивность варьирует относительно слабо. Кайма и испод не выражены. Остракум окрашен жёлтым пигментом и имеет обычную микроструктуру. Окраска призматического слоя может быть равномерной, или же может иметь место градиент с падением интенсивности пигментации от внешней к внутренней части раковины. Гипостракум, как правило, депигментирован; изредка бывает пурпурным.

$C^O$  — «Оранжевые» (рис. 1D). Обычный фенотип (2 %). Видимая окраска оранжевая различной интенсивности ( $179_{\pm 27}$ :  $96_{\pm 12}$ :  $21_{\pm 13}$ ); кайма и испод не выражены. Неправильно-призматический слой окрашен оранжевым пигментом, имеет обычную микроструктуру. Возможен градиент с падением интенсивности пигментации от внешней к внутренней части раковины. Гипостракум может быть депигментирован или окрашен пурпурным пигментом (последний вариант обычен у *L. saxatilis*). На раковине может присутствовать рисунок из пурпурных пятен, что делает видимую окраску более тёмной. Напротив, наличие рисунка из белых пятен делает окраску светлее.

$C^{YO}$  — «Жёлто-оранжевые» (рис. 1E). Довольно редкий фенотип (0,3 %). Видимая окраска раковины жёлто-оранжевая ( $176_{\pm 31}$ :  $119_{\pm 28}$ :  $9_{\pm 7}$ ). Выраженная кайма отсутствует, испод имеет ту же окраску, что и другие части раковины. Микроструктура раковины обычная. У некоторых особей внешняя часть призматического слоя окрашена преимущественно жёлтым пигментом, внутренняя — преимущественно оранжевым, но у большинства особей пигменты смешиваются. Окраска жёлто-оранжевых моллюсков варьирует от почти оранжевой до почти жёлтой, что может приводить к проблемам в определении фенотипа (Лезин и Козминский, 2008). Наличие белой шашки осветляет окраску и также может быть причиной затруднения идентификации. Гипостракум обычно бесцветный.

$C^{OP}$  — «Оранжево-пурпурные» (рис. 1F). Довольно редкий фенотип (0,5 %). Видимая окраска раковины оранжевая ( $176_{\pm 16}$ :  $93_{\pm 16}$ :  $38_{\pm 18}$ ); она кажется более тёмной из-за пурпурной окраски внутренней части остракума и нередко включений пурпурного пигмента в виде пятен. По краю устья оранжевая кайма. Испод раковины более тёмный, может иметь отчётливый пурпурный оттенок. Внешняя часть призматического слоя окрашена оранжевым пигментом, внутренняя — пурпурным. Как правило, пурпурный подслой очень тонкий. Идентификация фенотипа затруднена, так как включение в раковину оранжевого пигмента, по-видимому, подавляет включение пурпурного, и сохраняется только тонкий малозаметный пурпурный подслой на границе с гипостракумом. Последний бесцветный или окрашен пурпурным пигментом.

$C^{WP}$  — «Бело-пурпурные» (рис. 1G). Относительно редкий у беломорских *L. obtusata* вариант окраски (0,5 %). В отличие от цвета депигментированных особей, белый цвет насыщенный, блестящий ( $206_{\pm 17}$ :  $181_{\pm 16}$ :  $111_{\pm 24}$ ). Раковина плотная, непрозрачная. Кайма по краю устья белая, испод раковины пурпурный. Внешняя часть призматического слоя окрашена в белый цвет, внутренняя часть пурпурная. Толщина белого подслоя варьирует; соответственно, можно выделить несколько различающихся интенсивностью вариантов бело-пурпурной фоновой окраски. На шлифах и сколах раковина в зоне белого подслоя имеет более плотную, чем обычно, микроструктуру с голубоватым отливом. Гипостракум всегда окрашен пурпурным пигментом.

$C^{YP}$  — «Жёлто-пурпурные» (рис. 1H–J). Самый распространённый в беломорских популяциях вариант фоновой окраски (55 %). Видимая окраска варьирует от коричневой ( $116_{\pm 8}$ :  $88_{\pm 9}$ :  $60_{\pm 8}$ ) до насыщенно-жёлтой ( $219_{\pm 28}$ :  $181_{\pm 17}$ :  $61_{\pm 12}$ ), но для большинства особей характерна оливковая

окраска раковины ( $123_{\pm 25}$ ;  $101_{\pm 23}$ ;  $51_{\pm 23}$ ) с жёлтой каймой по краю устья и с пурпурным исподом. Внешняя часть остракума окрашена жёлтым пигментом, внутренняя — пурпурным. Микроструктура раковины обычная. Окраска зависит от толщины подслоя жёлтого пигмента и интенсивности его пигментации. У коричневых особей жёлтый пигмент включается в раковину в следовых количествах, внешняя часть остракума содержит следы пурпурного пигмента и кажется обесцвеченной<sup>4</sup>. У оливковых особей жёлтого пигмента относительно много, и при его наложении на следы пурпурного пигмента во внешней части остракума формируется видимая зеленоватая окраска. У особей с насыщенно-жёлтой окраской интенсивность пигментации и толщина жёлтого подслоя очень велики, пурпурный пигмент заметен только в нижней части призматического слоя и гипостракуме. Коричневые моллюски имеют бесцветную, а оливковые и жёлтые — жёлтую кайму по краю устья. Гипостракум, как правило, пурпурный.

$C^{YWP}$  — «Жёлто-бело-пурпурные» (рис. 1К). Очень редкий вариант фоновой окраски (0,01 %). Видимая окраска варьирует от бело-пурпурной со слабой примесью жёлтого пигмента до лимонной ( $209_{\pm 34}$ ;  $179_{\pm 28}$ ;  $33_{\pm 14}$ ). Кайма по краю устья белая или желтоватая, испод пурпурный. Распределение белого и пурпурного пигментов соответствует таковому у бело-пурпурных особей. Белый подслой имеет более плотную микроструктуру. Во внешней части остракума заметна отчётливая примесь жёлтого пигмента. Гипостракум пурпурный.

$C^{YOP}$  — «Жёлто-оранжево-пурпурные» (рис. 1Л). По-видимому, довольно редкий фенотип (0,5 %), но его идентификация затруднена, так как пурпурный подслой обычно очень плохо выражен. Видимая окраска раковины ( $173_{\pm 30}$ ;  $116_{\pm 29}$ ;  $16_{\pm 10}$ ) соответствует таковой у жёлто-оранжевых моллюсков (если пурпурный подслой слабо выражен) или несколько более тёмная (если пурпурный подслой достаточно мощный). В последнем случае становятся заметны жёлто-оранжевая кайма по краю устья и тёмный испод раковины. Микроструктура раковины обычная. Этот вариант фоновой окраски характерен для литторин с коричневыми продольными полосами. Интересно, что в данном случае также наблюдается достаточно чёткое разделение жёлтого и оранжевого пигментов: внешняя часть призматического слоя на участках вне коричневых полос отчётливо жёлтая, средняя часть призматического слоя оранжевая и на границе с гипостракумом пурпурная. Гипостракум может быть бесцветным или окрашенным пурпурным пигментом.

$C^{OWP}$  — «Оранжево-бело-пурпурные» (рис. 1М). Этот вариант фоновой окраски выявлен только у *L. saxatilis* (0,01 %). Обнаружение подобных *L. obtusata* также возможно, но их встречаемость должна быть очень низкой, так как бело-пурпурные обтузаты крайне редки. Видимая окраска ( $220_{\pm 21}$ ;  $148_{\pm 25}$ ;  $40_{\pm 36}$ ) варьирует от бело-пурпурной с разводами оранжевого пигмента до красновато-кремовой. Кайма белая, испод раковины пурпурный. Распределение гуанина и пурпурного пигмента соответствует таковому у бело-пурпурных особей; во внешней части остракума присутствует примесь оранжевого пигмента. Призматический слой в месте расположения белого подслоя имеет более плотную, чем обычно, микроструктуру с голубоватым отливом. Гипостракум пурпурный.

*Группа фенотипов «Окраска гипостракума»* — Н.

Пластинчатый слой раковины литторин (рис. 1N) может быть пурпурным ( $H^P$ ; 66 %) или бесцветным ( $H^D$ ; 34 %). Обесцвечивание гипостракума не связано с формированием более плотной микроструктуры, которая характерна для участков раковины, окрашенных в белый цвет. На видимую окраску гипостракума влияет окраска неправильно-призматического слоя: например, у моллюсков с жёлтой и оранжевой окраской остракума бесцветный пластинчатый слой кажется желтоватым и оранжеватым. Влияние окраски гипостракума на фоновую окраску раковины невелико: у жёлтых и оранжевых литторин он делает видимую окраску раковины более тёмной.

<sup>4</sup>По-видимому, это связано с тем, что активность гена (или генов), обеспечивающего включение в раковину жёлтого пигмента, одновременно ингибирует включение в раковину пурпурного пигмента.

Однозначной связи окраски пластинчатого слоя с окраской остракума не обнаружено. Если окраска призматического слоя жёлтая или оранжевая, гипостракум, как правило, бесцветный; если она пурпурная, пластинчатый слой окрашен в пурпурный цвет.

*Группа фенотипов «Рисунок из пятен» — S.*

$S^W$  — «Рисунок из белых пятен» (рис. 1O–Q). Для большинства литторин (55 %) характерно наличие на раковине рисунка из белых пятен ( $198_{\pm 31}$ ;  $158_{\pm 32}$ ;  $90_{\pm 31}$ ). Отдельные элементы пятнистого рисунка представляют собой включения белого пигмента эллипсоидальной формы, соединённые между собой тонкими прослойками-анастомозами. Элементы рисунка расположены в верхней части призматического слоя раковины. В месте расположения элементов рисунка раковина имеет более плотную, чем на иных участках, микроструктуру. Форма, взаимное расположение и степень слияния элементов пятнистого рисунка очень изменчивы. Признаки встречаются у моллюсков, имеющих самые разнообразные фенотипы. Связи между наличием рисунка из белых пятен, полос и фоновой окраской раковины не обнаружено. У литторин с жёлтой и оранжевой фоновой окраской раковины пятна приобретают желтоватую окраску. Рисунок из белых пятен не формируется в месте расположения коричневых полос, но может формироваться в месте расположения оранжевой полосы.

$S^P$  — «Рисунок из пурпурных пятен» (рис. 1R). Как и в случае рисунка из белых пятен, отдельные элементы представляют собой включения пурпурного пигмента эллипсоидальной формы, соединённые между собой тонкими прослойками-анастомозами ( $125_{\pm 43}$ ;  $66_{\pm 27}$ ;  $22_{\pm 29}$ ). Элементы рисунка расположены в верхней части остракума. Микроструктура неправильно-призматического слоя в месте расположения элементов рисунка обычная. Признак характерен для литторин, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента и коричневые продольные полосы на раковине. Встречается также у оранжевых и оранжево-пурпурных бесполовых моллюсков (0,4 %). Проявляется значительно позже коричневых полос и заметен только на последних оборотах раковины.

$S_0$  — «Рисунок из пятен отсутствует».

*Группа фенотипов «Широкие продольные полосы» — В.*

$V^W$  — «Белые полосы» (рис. 1S). Обычный вариант окраски (2 %). На раковине присутствует одна или две широкие полосы белого цвета ( $232_{\pm 20}$ ;  $203_{\pm 21}$ ;  $110_{\pm 42}$ ). Основная полоса расположена по периферии оборота, более узкая — в пришовной части раковины. Полосы представляют собой прослойки дополнительного пигмента, расположенные во внешней части неправильно-призматического слоя. В месте расположения полос раковина имеет более плотную, чем на других участках, микроструктуру. Признак встречается у литторин с жёлтой, оранжевой, пурпурной и жёлто-пурпурной фоновой окраской. Благодаря тому, что полосы погружены в остракум, их видимая окраска может отличаться от чисто-белой: у литторин с жёлто-пурпурным и жёлтым остракумом она желтоватая, а у оранжевых и оранжево-пурпурных моллюсков она оранжеватая. Изменчивость признака проявляется в изменении интенсивности пигментации полос (вплоть до полной депигментации) и в сужении или полном исчезновении добавочной полосы. В случае полной депигментации у моллюсков с жёлтой фоновой окраской раковины на просвет заметны силуэты полос в местах их обычного расположения.

$V^O$  — «Оранжевые полосы» (рис. 1T). Относительно редкий вариант окраски (0,8 %). На раковине присутствует одна широкая оранжевая полоса ( $155_{\pm 44}$ ;  $95_{\pm 30}$ ;  $29_{\pm 24}$ ), расположенная на периферии оборота. Полосы представляют собой прослойки оранжевого пигмента с чётко очерченными краями. Расположение полос в толще раковины характеризуется выраженной онтогенетической изменчивостью. В момент появления (на первом году жизни моллюска) они расположены во внутренней части остракума, в последующем распространяются практически на весь остракум и исчезают на четвёртом-пятом году жизни, смещаясь в гипостракум.

В месте расположения полос раковина имеет обычную микроструктуру. Оранжевые полосы характерны для моллюсков с жёлто-пурпурной раковиной, иногда признак наблюдался у особей с пурпурной фоновой окраской.

$V^P$  — «Коричневые (пурпурные) полосы» (рис. 1U). Редкий вариант окраски (0,2 %). На раковине присутствуют две широкие полосы различных оттенков коричневого, иногда почти чёрного цвета ( $81_{\pm 35}$ :  $50_{\pm 23}$ :  $23_{\pm 20}$ ), расположенные в верхней и нижней части оборота. Полосы могут либо быть организованы как прослойки пурпурного пигмента в верхней части остракума, ниже которых тянется в той или иной степени выраженный пигментный «шлейф», либо занимать всю толщу раковины. В месте расположения полос раковина имеет обычную микроструктуру. Коричневые полосы зачастую встречаются у *L. obtusata*, имеющих фоновую окраску с участием оранжевого пигмента. Реже этот признак наблюдается у жёлтых и жёлто-пурпурных моллюсков, в редких случаях — у литторин с депигментированной раковиной<sup>5</sup>. Изменчивость признака проявляется в изменении интенсивности окраски полос (вплоть до полной депигментации) и их ширины, в редукции отдельных полос, слиянии и распространении полос на всю или часть поверхности раковины. У жёлто-оранжевых моллюсков депигментация полос приводит к появлению варианта окраски, при котором особи внешне выглядят как жёлтые моллюски с двумя продольными оранжевыми полосами. Рисунок из пятен белого или пурпурного пигмента, если он присутствует, всегда формируется вне зоны расположения полос.

$V_0$  — «Широкие продольные полосы отсутствуют».

**Отличия двух систем классификации.** Основным отличием от предыдущей версии системы классификации признаков окраски (Сергиевский и др., 1995) является соответствие между выделенными фенотипами и реально существующими группами генов, отвечающих за формирование разных элементарных признаков. Ранее существовавшие группы фенов «белая окраска» и «пигментная окраска остракума» объединены в одну группу «фоновая окраска раковины», так как фоновая окраска возникает как результат взаимодействия ряда веществ, часть из которых (меланин и каротиноиды) является пигментами, а часть (гуанин) служит основой для формирования структурной окраски. Количественные градации признаков — аналогичные ранее выделенным вариантам  $W_1$ – $W_3$  — в предложенной нами системе классификации специально не выделяются. Тем не менее они могут быть полезны, и при необходимости соответствующие числовые индексы могут быть без труда введены в модель.

В группе фенов «широкие полосы» выделен ряд новых фенов, так как результаты морфологических и генетических исследований показали, что коричневые, белые и оранжевые полосы — самостоятельные структуры, различающиеся с точки зрения организации, онтогенеза и наследования. Фенотип «бесполосые особи» теперь является общим для всех вариантов полосатости и означает, что генетические системы, ответственные за формирование трёх типов полос, не активны.

Относительно небольшие изменения претерпела группа фенов, связанных с формированием пятнистого рисунка. Однако данные по генетике (Козминский и др., 2010) показывают, что механизм наследования признака сложнее, чем предполагалось ранее: за наличие/отсутствие рисунка из белых пятен отвечают по крайней мере два гена. Чрезвычайно высокая изменчивость признака позволяет предположить, что его формирование подвержено влиянию со стороны значительно большего числа генов. Появление новых генетических данных потребует уточнения или даже существенного пересмотра этой группы фенов с привлечением новых элементарных признаков. Кроме того, в данную группу введён ранее не описанный фенотип «рисунок из пурпурных пятен». Следует подчеркнуть следующее: хотя механизмы формирования двух вариантов рисунка аналогичны, за их наследование отвечают, скорее всего, разные гены.

<sup>5</sup>У *L. saxatilis* признак всегда ассоциирован с бело-пурпурной фоновой окраской.

**Заключение.** Несмотря на широкое распространение молекулярно-биологических методов, популяционно-фенетические исследования сохраняют свою актуальность, в частности в случаях, когда речь идёт об изучении микроэволюционных процессов, непосредственно связанных с окраской (например, когда последняя выполняет защитную или терморегуляторную функцию). Необходимым условием для проведения подобных исследований является знание механизмов формирования и наследования признаков окраски. Включение в анализ новых видов, изучение которых в генетическом отношении по тем или иным причинам затруднено, возможно только на основе обобщения имеющейся информации по видам, исследованным в морфологическом и генетическом отношении, то есть с использованием методов популяционной фенетики. Молекулярно-биологические маркеры при проведении такого рода анализа выполняют, скорее, вспомогательную функцию, так как наши представления о молекулярно-генетических механизмах, лежащих в основе формирования и наследования сложных признаков, таких как окраска, пока недостаточны для полноценной замены популяционно-генетических и фенетических методов молекулярно-биологическими. Кроме того, принимая во внимание высокое разнообразие пигментов, участвующих в формировании окраски раковины (Comfort, 1950, 1951 ; Hedegaard et al., 2006 ; Lucas, 1974 ; Williams, 2017), едва ли можно говорить о существовании какой-то единственной «модели» её формирования и наследования. Для выявления общих закономерностей также необходимы использование методов популяционной фенетики и их совместный анализ с молекулярно-биологическими данными.

Важным условием для развития популяционно-фенетического направления исследований является разработка обоснованных систем описания и классификации признаков окраски. Предложенная нами система классификации признаков окраски у моллюсков рода *Littorina* может служить хорошей основой для разработки таких систем.

Как отмечено выше, разнообразие пигментов, задействованных при формировании окраски раковины у моллюсков, велико (Comfort, 1950, 1951 ; Hedegaard et al., 2006 ; Lucas, 1974 ; Williams, 2017). Как и у литторин, у многих переднежаберных моллюсков фоновая окраска раковины формируется с участием нескольких пигментов. Сомнительно, чтобы включение в раковину разных пигментов контролировалось единственным геном. Значительно более вероятной представляется реализация полигенной схемы наследования (Козминский, 2014), при которой за включение в раковину каждого пигмента отвечает отдельный (и, возможно, полиаллельный) ген. Характерная для лёгочных моллюсков моногенная полиаллельная схема наследования (Backeljau et al., 2001) является, очевидно, частным случаем этой более общей и универсальной схемы наследования. Именно поэтому в основе любой системы классификации признаков окраски, претендующей на универсальность, должна лежать полигенная схема формирования и наследования фоновой окраски.

Окраску раковины брюхоногих моллюсков можно представить как совокупность ряда элементарных признаков. Элементарные признаки, выделенные у литторин, обычны для моллюсков. Каждому признаку окраски соответствует определённое распределение пигментов в раковине, являющееся следствием закономерного изменения функциональной активности пигментобразующих клеток края мантии (Сергиевский и др., 1995). Обнаруженные у литторин особенности распределения пигментов при формировании фоновой окраски, полос и рисунка из пятен достаточно обычны для моллюсков.

С учётом разнообразия окраски раковины гастропод очевидно, что выделенные у литторин элементарные признаки окраски и соответствующие им варианты функциональной активности хроматофоров не исчерпывают всего возможного разнообразия. В частности, для описания высокого разнообразия вариантов рисунка из пятен на раковине необходимы выделение дополнительных элементарных признаков и соответствующих им режимов функциональной активности пигментобразующих клеток, а также изучение механизмов их наследования. Другими возможными

направлениями исследований являются изучение онтогенетических изменений признаков окраски и анализ связи между возможными режимами функциональной активности пигментобразующих клеток и формированием разных кальциевых слоёв раковины. Ввод в рассмотрение новых элементарных признаков окраски позволит в перспективе существенно расширить возможности предложенной нами системы классификации.

Описанная выше система классификации признаков окраски успешно опробована при изучении наследования признаков окраски раковины у литторин (Козминский, 2011, 2014, 2016 ; Козминский и др., 2010) и распределения пигментов в раковине моллюсков (Козминский и Лезин, 2007 ; Лезин и Козминский, 2008), а также при проведении популяционно-биологического мониторинга в Кандалакшском государственном природном заповеднике в 2005–2019 гг. (Козминский, 2006, 2020). Благодаря использованию универсальных принципов классификации элементов окраски (анализ разнообразия пигментов, выделение элементарных признаков, изучение механизмов их формирования и наследования), разработанная система может быть использована при описании окраски раковины не только у литторин, но и у самого широкого круга брюхоногих моллюсков.

*Работа выполнена при частичной финансовой поддержке РФФИ (проект № 05-04-48056), Программ фундаментальных исследований РАН «Динамика генофондов растений, животных и человека» и «Биологическое разнообразие: инвентаризация, функции, сохранение» и государственного задания ЗИН РАН № АААА-А19-119022690122-5.*

**Благодарности.** Я выражаю глубокую признательность П. А. Лезину и М. В. Фокину за помощь, оказанную при изучении наследования признаков окраски раковины, и П. А. Лезину — за помощь при изучении формирования признаков окраски и проведении цветковых измерений. Я искренне признателен С. А. Забеленскому за помощь в идентификации пигментов раковины литторин. Я глубоко благодарен администрации Беломорской биологической станции Зоологического института РАН, и в частности В. Я. Бергеру и А. А. Сухотину, за поддержку при проведении исследований. Я благодарю Ю. Н. Курзикова за бесценную техническую помощь, а также других лиц, оказавших ту или иную помощь и поддержку при проведении исследований.

#### СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ / REFERENCES

1. Бриттон Г. *Биохимия природных пигментов*. Москва : Мир, 1986. 422 с. [Britton G. *The Biochemistry of Natural Pigments*. Moscow : Mir, 1986, 422 p. (in Russ.)]
2. Козминский Е. В. Состояние популяций и зараженность *Littorina saxatilis* (Oliv, 1792) и *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) в Южной губе о. Ряжков в 2005 г. / *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2005 год*. Т. 2 / ред. А. С. Корякин. Кандалакша, 2006. С. 100–114. [Kozminskii E. V. Conditions of *Littorina saxatilis* (Oliv, 1792) and *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) populations and structure of parasite invasions in these species in Yuznaya inlet of Ryashkov Island in 2006. In: *The Chronicle of Nature by the Kandalaksha Reserve for 2005*. Vol. 2 / A. S. Koryakin (Ed.). Kandalaksha, 2006, pp. 100–114. (in Russ.)]
3. Козминский Е. В. Изучение наследования продольных полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* и *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2011. Т. 47, № 8. С. 1112–1119. [Kozminsky E. V. Inheritance of longitudinal shell bands in the snails *Littorina obtusata* and *Littorina saxatilis* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2011, vol. 47, no. 8, pp. 987–993. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1022795416080068>
4. Козминский Е. В. Особенности наследования фоновой окраски раковины у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae) // *Генетика*. 2014. Т. 50, № 10. С. 1177–1187. [Kozminsky E. V. Inheritance of the background shell color in the snails *Littorina obtusata* (Gastropoda, Littorinidae). *Russian Journal of Genetics*, 2014, vol. 50, no. 10, pp. 1038–1047. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0016675814100051>

5. Козминский Е. В. Наследование продольных белых полос на раковине у моллюсков *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2016. Т. 52, № 8. С. 991–995. [Kozminsky E. V. Inheritance of longitudinal white stripes on the shell of mollusks *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2016, vol. 52, no. 8, pp. 882–886. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.7868/S0016675816080063>
6. Козминский Е. В. Состояние популяций и зараженность *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) и *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) в Южной губе о. Рязжков в 2017 и 2018 гг. // *Летопись природы Кандалакшского заповедника за 2019 год*. Т. 2 / ред. Е. Л. Толмачева. Кандалакша, 2020. С. 62–79. [Kozminsky E. V. Conditions of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1792) and *L. obtusata* (Linnaeus, 1758) populations and structure of parasite invasions in these species in Yuznaya inlet of Ryashkov Island in 2017 and 2018. In: *The Chronicle of Nature by the Kandalaksha Reserve for 2019*. Vol 2 / E. L. Tolmacheva (Ed.). Kandalaksha, 2020, pp. 62–79. (in Russ.)]
7. Козминский Е. В., Лезин П. А. Методика цветных измерений элементов окраски раковины у брюхоногих моллюсков // *Биология моря*. 2006. Т. 32, № 5. С. 371–373. [Kozminskii E. V., Lezin P. A. Method of color measurements of the elements of color in gastropod shell. *Russian Journal of Marine Biology*, 2006, vol. 32, no. 5, pp. 316–318. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074006050105>
8. Козминский Е. В., Лезин П. А. Распределение пигментов в раковине брюхоногого моллюска *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758) // *Биология моря*. 2007. Т. 33, № 4. С. 284–290. [Kozminsky E. V., Lezin P. A. Distribution of pigments in the shell of the gastropod *Littorina obtusata* (Linnaeus, 1758). *Russian Journal of Marine Biology*, 2007, vol. 33, no. 4, pp. 238–244. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1063074007040062>
9. Козминский Е. В., Гранович А. И., Сергиевский С. О. Наследование признаков окраски раковины у *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia) // *Труды Зоологического института*. 1995. Т. 264. С. 19–34. [Kozminsky E. V., Granovitch A. I., Sergievsky S. O. Inheritance of shell colour morphs of *Littorina saxatilis* (Olivi) (Gastropoda: Prosobranchia). *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 1995, vol. 264, pp. 19–34. (in Russ.)]
10. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Методика изучения наследования признаков окраски раковины у моллюсков рода *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 5. С. 614–619. [Kozminsky E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A methodology of studying the inheritance of shell color in mollusks of the genus *Littorina* (Gastropoda, Prosobranchia). *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 5, pp. 614–619. (in Russ.)]
11. Козминский Е. В., Лезин П. А., Фокин М. В. Изучение наследования рисунка из белых пятен на раковине у *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) // *Генетика*. 2010. Т. 46, № 12. С. 1652–1659. [Kozminskii E. V., Lezin P. A., Fokin M. V. A study of inheritance of white spots on the shell of *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia). *Russian Journal of Genetics*, 2010, vol. 46, no. 12, pp. 1455–1461. (in Russ.)]. <https://doi.org/10.1134/S1022795410120082>
12. Лезин П. А., Козминский Е. В. Цветовые характеристики элементов окраски раковины *Littorina obtusata* (Gastropoda: Prosobranchia) и эффективность их использования при выделении фенотипических групп // *Зоологический журнал*. 2008. Т. 87, № 1. С. 29–35. [Lezin P. A., Kozminskii E. V. Color characteristics of *Littorina obtusata* (Gastropoda, Prosobranchia) shells and their use for distinguishing its phenotypic groups. *Zoologicheskii zhurnal*, 2008, vol. 87, no. 1, pp. 29–35. (in Russ.)]
13. Сергиевский С. О., Гранович А. И., Козминский Е. В. Полиморфизм окраски раковины *Littorina saxatilis* (Olivi): принципы классификации // *Труды Зоологического института*. 1995. Т. 264. С. 3–18. [Sergievsky S. O., Granovitch A. I., Kozminsky E. V. Shell colour polymorphism of *Littorina saxatilis* (Olivi): Classification principles. *Trudy Zoologicheskogo instituta*, 1995, vol. 264, pp. 3–18. (in Russ.)]
14. Яблоков А. В. *Популяционная биология*. Москва : Высшая школа, 1987. 303 с. [Yablokov A. V. *Populyatsionnaya biologiya*. Moscow : Vysshaya shkola, 1987, 303 p. (in Russ.)]
15. Яблоков А. В., Ларина Н. И. *Введение в фенетику популяций*. Москва : Высшая школа, 1985. 159 с. [Yablokov A. V., Larina N. I. *Vvedenie v fenetiku populyatsii*. Moscow : Vysshaya shkola, 1985, 159 p. (in Russ.)]



16. Backeljau T., Baur A., Baur B. Population and conservation genetics. In: *The Biology of Terrestrial Molluscs* / G. M. Barker (Ed.). Wallingford, UK : CAB International Publishing, 2001, pp. 383–412.
17. Bevelander G., Nakahara H. An electron microscope study of the formation and structure of the periostracum of a gastropod, *Littorina littorea*. *Calcified Tissue Research*, 1970, vol. 5, no. 1, pp. 1–12. <https://doi.org/10.1007/BF02017528>
18. Comfort A. Biochemistry of molluscan shell pigments. *Journal of Molluscan Studies*, 1950, vol. 28, iss. 2-3, pp. 79–85. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064570>
19. Comfort A. Observations on the shell pigments of land pulmonates. *Journal of Molluscan Studies*, 1951, vol. 29, pp. 35–44. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a064598>
20. Cook L. M. The genetics of *Cepaea nemoralis*. *Heredity*, 1967, vol. 22, no. 3, pp. 397–410. <https://doi.org/10.1038/hdy.1967.49>
21. Cook L. M., King J. M. B. Some data on the genetics of shell-character polymorphism in the snail *Arianta arbustorum*. *Genetics*, 1966, vol. 53, iss. 3, pp. 415–425. <https://doi.org/10.1093/genetics/53.3.415>
22. Délé-Dubois M.-L., Merlin J.-C. Étude par spectroscopie Raman de la pigmentation du squelette calcaire du corail. *Revue de Gemmologie*, 1981, vol. 68, pp. 10–13.
23. Estévez D., Kozminsky E., Carvajal-Rodríguez A., Caballero A., Faria R., Galindo J., Rolán-Alvarez E. Mate choice contributes to the maintenance of shell color polymorphism in a marine snail via frequency-dependent sexual selection. *Frontiers in Marine Science*, 2020, vol. 7, art. no. 614237 (15 p.). <https://doi.org/10.3389/fmars.2020.614237>
24. Hedegaard G., Bardeau J.-F., Ghatignier D. Molluscan shell pigments: An *in situ* resonance raman study. *Journal of Molluscan Studies*, 2006, vol. 72, no. 2, pp. 157–162. <https://doi.org/10.1093/mollus/eyi062>
25. Ito S., Konuma J. Disruptive selection of shell colour in land snails: A mark–recapture study of *Euhadra peliomphala simodae*. *Biological Journal of the Linnean Society*, 2020, vol. 129, no. 2, pp. 323–333. <https://doi.org/10.1093/biolinnean/blz168>
26. Lucas M. Pigments in Mollusca. *Conchiglia*, 1974, vol. 6, pp. 5–10.
27. Miura O., Nishi S., Chiba S. Temperature-related diversity of shell colour in the intertidal gastropod *Batillaria*. *Journal of Molluscan Studies*, 2007, vol. 73, no. 3, pp. 235–240. <https://doi.org/10.1093/mollus/eym019>
28. Murray J. The genetics of the Mollusca. In: *Handbook of Genetics*. Vol. 3. *Invertebrates of Genetic Interest* / R. C. King (Ed.). New York : Plenum Press, 1975, pp. 3–31.
29. Pettitt C. W. A proposed new method of scoring the colour morphs of *Littorina saxatilis* (Olivi, 1772) (Gastropoda: Prosobranchia). *Journal of Molluscan Studies*, 1973, vol. 40, no. 6, pp. 531–538. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.mollus.a065247>
30. Reid D. G. *Systematics and Evolution of Littorina*. Dorchester, England, UK : Dorset Press, 1996, 463 p.
31. Reimchen T. E. Substratum heterogeneity, cryptic, and colour polymorphism in an intertidal snail (*Littorina mariae*). *Canadian Journal of Zoology*, 1979, vol. 57, no. 5, pp. 1070–1085. <https://doi.org/10.1139/z79-135>
32. Rolán-Alvarez E., Austin C. J., Boulding E. G. The contribution of the genus *Littorina* to the field of evolutionary ecology. In: *Oceanography and Marine Biology: An Annual Review* / D. J. Hughes, A. C. Dale, R. N. Hughes, I. P. Smith (Eds.). Boca Raton : CRC Press, 2015, vol. 53, pp. 157–214. <https://doi.org/10.1201/b18733>
33. Sacchi C. F. Le polychromatisme des littorines (Gastropodes, Prosobranches) d'Europe: points de vue d'un écologiste. *Mémoires de la Société zoologique de France*, 1974, vol. 37, pp. 75–84.
34. Scheil A. E., Hilsmann S., Triebkorn R., Köhler H.-R. Shell colouration and parasite tolerance in two helicoid snail species. *Journal of Invertebrate Pathology*, 2014, vol. 117, pp. 1–8. <https://doi.org/10.1016/j.jip.2014.01.003>
35. Sokolova I. M., Berger V. Ja. Physiological variation related to shell colour polymorphism in White Sea *Littorina saxatilis*. *Journal of Experimental Marine Biology and Ecology*, 2000, vol. 245, iss. 1, pp. 1–23. [https://doi.org/10.1016/S0022-0981\(99\)00132-X](https://doi.org/10.1016/S0022-0981(99)00132-X)
36. Williams S. T. Molluscan shell colour. *Biological Reviews*, 2017, vol. 92, iss. 2, pp. 1039–1058. <https://doi.org/10.1111/brv.12268>

37. Williams S. T., Ito S., Wakamatsu K., Goral T., Edwards N. P., Wogelius R. A., Henkel T., de Oliveira L. F. C., Maia L. F., Strekopytov S., Jeffries T., Speiser D. I., Marsden J. T. Identification of shell colour pigments in marine snails *Clanculus pharaonius* and *C. margaritarius* (Trochoidea; Gastropoda). *PLoS ONE*, 2016, vol. 11, no. 7, art. no. e0156664 (25 p.). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0156664>

**SPECIFICATION OF POLYMORPHISM  
AND CLASSIFICATION OF SHELL COLORATION IN GASTROPODS  
BY THE EXAMPLE OF *LITTORINA OBTUSATA* (GASTROPODA: LITTORINIDAE)**

**E. V. Kozminsky**

Zoological Institute RAS, Saint Petersburg, Russian Federation

E-mail: [ekozminsky@gmail.com](mailto:ekozminsky@gmail.com)

Understanding the patterns of microevolutionary processes involves a wide range of population genetic studies on different species. However, the number of genetically studied species is limited due to significant methodological difficulties in testing the genetic conditionality of various traits. Developing population phenetics may become an alternative, which allows considering a large number of new species subject to development of morphologically and genetically-based system to describe the variability and classification of phenotypic traits. Gastropods are a classic object for carrying out population genetic studies based on the analysis of polymorphism of shell coloration. The parametric classification system proposed by S. Sergievsky *et al.* (1995) for periwinkles of the genus *Littorina* may serve as a basis for the developing of a universal system for classifying color traits for that taxonomic group. Since a large amount of new data has been published in recent years, this system requires correction and revision. The study aims to revise the system, taking into account new material on the pigment composition, as well as on the peculiarities of the formation and inheritance of color traits, their joint occurrence, *etc.* A revised and modified classification system for shell coloration traits is presented by the example of the White Sea gastropods *L. obtusata*; this system considers the idea of the formation of a phenotype as a combination of several elementary traits. These are traits associated with the formation of: 1) a shell background color (the ability to include different pigments in the ostracum and the hypostracum color); 2) a pattern of spots (the presence of inclusions of white and/or brown pigment); and 3) wide longitudinal bands (brown, white, and orange). Elementary traits are highlighted taking into account the pigments involved, as well as the mechanisms of their formation and inheritance. When describing the shell coloration, elementary traits are first used to describe relatively simple traits (groups of phenes “Shell background color”, “Hypostracum color”, “Pattern of spots”, and “Wide longitudinal bands”), which are subsequently combined to describe the phenotype as a whole. Our study provides an overview of the available data on the qualitative composition of shell pigments in periwinkles and patterns of formation and inheritance of color traits; their possible combinations are described. The phenes isolated by us are described together with their occurrence, color specification in the RGB system, and the peculiarities of the formation, taking into account the distribution of pigments in the shell. Visible traits, that may be used to assess the distribution of pigments in the shell, are indicated. The ontogenetic changes in traits are described. Despite the fact that the proposed classification system is developed by the example of *L. obtusata*, it can be used for same purposes for other periwinkle species and, with some modifications, for a wide range of gastropod species.

**Keywords:** polymorphism, shell coloration, classification system, gastropods, *Littorina*