

Памяти Кира Несиса – большого ученого и человека
To the memory of Kir Nesis – great scientist and man

Кальмары семейства Gonatidae Северной Пацифики: генетическая дифференциация и проблемы систематики и филогении

Олег Николаевич КАТУГИН

*Тихоокеанский научно-исследовательский рыбохозяйственный центр (ТИНРО-Центр),
перулок Шевченко 4, Владивосток 690950, РОССИЯ*

Squids of the family Gonatidae from the North Pacific Ocean and their genetic differentiation: controversial issues in the systematics and phylogeny

Oleg N. KATUGIN

*Pacific Research Fisheries Centre (TINRO-Centre), 4
Shevchenko Alley, Vladivostok 690950, RUSSIA, e-mail:
okatugin@mail.ru*

ABSTRACT. There has been much controversy about the number of species and generic composition of the family Gonatidae. As a contribution to stabilizing the systematics of this group of squids, electrophoretic analysis of proteins (allozymes) was used to determine genetic relationships among the nominal species of the Gonatidae from the North Pacific Ocean. Eight species in three genera were analyzed: *Gonatus tinro*, *Gonatus pyros*, *Gonatus berryi*, *Gonatus kamtschaticus*, *Gonatopsis octopedatus*, *Gonatopsis borealis*, *Berryteuthis anonychus* and *Berryteuthis magister*. A scheme of genetic divergence among species was produced from pair-wise comparisons using an array of 17-21 enzyme-coding genetic loci, and that scheme was in good agreement with the known schemes of the family systematics and evolution. Analysis of interspecific genetic relationships revealed several basic morphogenic events during the evolution of the family. These were: first, divergence of the *B. magister* ancestor from the family stem; then, divergence of the ancestors of *B. anonychus* and *G. borealis*; and finally, radiation of gonatids possessing a five-toothed radula. A new version of the family phylogeny is suggested, based on data from interspecific genetic divergence and morphology. The family Gonatidae includes two subfamilies: Gonatinae (those with a five-toothed radula) and

Berryteuthinae subfam. nov. (species with a seven-toothed radula). The **Berryteuthinae** include three genera: *Berryteuthis* (type species *Gonatus magister* Berry, 1913), *Boreoteuthis* (type species *Gonatopsis borealis* Sasaki, 1923) and ***Okutania*** gen. nov. (type species *Gonatus anonychus* Percy et Voss, 1963). The Gonatinae are composed of two genera: *Gonatus* (type species *Onychoteuthis fabricii* Lichtenstein, 1818) and *Gonatopsis* (type species *Gonatopsis octopedatus* Sasaki, 1920). The analysis of allozyme divergence among eight squid species from the North Pacific was successful in revealing clear genetic relationships among these taxa.

Введение

Кальмары семейства Gonatidae – холодноводные головоногие моллюски, обитающие преимущественно в субполярных и умеренных широтах Мирового Океана [Несис, 1973; Jefferts, 1983; Okutani et al., 1988; Nesis, 1997]. В бореальной области Атлантики обитают два вида этого семейства, в Южном Океане циркумполярно встречается предположительно один единственный вид, но наибольшее видовое разнообразие кальмаров-гонатид выявлено в бореальной Пацифике [Несис, 1982, 1985]. Здесь обитают как наиболее древние, так и наиболее продвинутые представители семейства, и, по всей видимости, именно в этом протяженном регионе гонатиды обособились как самостоятельная филетическая ветвь кальмаров. Этому способствовало разнообразие океанологических условий обитания и сложная география региона, включающего как

This paper was presented on the malacological meeting, dedicated to the memory of Kir Nesis, held in Zoological Institution of Russian Academy of Sciences (St.-Petersburg) on January 12-14, 2004.

Эта статья была представлена на малакологическом совещании, посвященном памяти К. Н. Несиса, проведенном в Зоологическом институте РАН (С.-Петербург) 12-14 января 2004.

открытые океанические воды, так и в разной степени изолированные морские бассейны: Японское, Охотское и Берингово моря, — а также залив Аляска, зоны субарктических круговоротов, Северо-тихоокеанского дрейфа и Калифорнийского течения.

В семействе Gonatidae традиционно различают около 20 видов, но, несмотря на столь небольшое число таксонов видового ранга, систематика семейства разработана слабо, постоянно меняется и вряд ли может считаться устоявшейся на современном этапе исследований. Это связано с целым рядом причин, некоторые из которых и будут рассмотрены в настоящей работе.

В целом эволюция взглядов на систему семейства шла вполне стандартным для систематики путем. Долгое время число видов, включаемых в семейство, было сравнительно небольшим. Первым был описан вид *Gonatus fabricii* (Lichtenstein, 1818). Несколькими позже были описаны *Gonatus kamtschatica* (Middendorff, 1849) из северо-западной Пацифики и *Gonatus antarcticus* Lönnberg, 1898. В начале 20 века были описаны представители другого рода, *Gonatopsis*: *Gonatopsis octopedatus* Sasaki, 1920 и *Gonatopsis borealis* Sasaki, 1923, а также *Gonatus magister* Berry, 1913, который позже был помещен в самостоятельный род *Berryteuthis* Naef, 1921, и *Gonatus berryi* Naef, 1923. После значительного перерыва видовой состав семейства существенно увеличился, главным образом за счет описания новых видов из северной Пацифики. В 1960-х годах были описаны *Berryteuthis anonychus* (Pearcy et Voss, 1963) из северо-восточной Пацифики, *Gonatopsis makko* Okutani et Nemoto, 1964 из района Алеутских островов и залива Аляска, а также *Gonatopsis japonicus* Okiyama, 1969 из Японского моря. Существенное пополнение семейства новыми таксонами видового ранга произошло благодаря работам К.Н. Несиса, который дал первоописания двух видов из Охотского моря: *Gonatus tinro* Nesis, 1972 и *Gonatopsis okutani* Nesis, 1972, а также благодаря исследованию Р.Э. Янга, который описал три новых вида рода *Gonatus* из района Калифорнийского течения: *Gonatus onyx* Young, 1972, *Gonatus pyros* Young, 1972 и *Gonatus californiensis* Young, 1972. Чуть позже был описан *Gonatus madokai* Kubodera et Okutani, 1977 из северо-западной Пацифики, а также *Gonatus steenstrupi* Kristensen, 1981 из северной Атлантики. Кроме того, была предпринята попытка переписать уже известный вид *G. kamtschatica* под новым названием *Gonatus middendorffi* Kubodera et Okutani, 1981. Японские авторы, ссылаясь на якобы неясность и недостаточность первоописания и отсутствие типовых экземпляров, классифицировали *G. kamtschatica* как “*species dubius*” (“*nomen dubium*” согласно таксономической терминологии) и перевели его в младшие синонимы. Однако К.Н.

Несис [1973], через 124 года после описания этого вида кальмара А.Ф. Миддендорффом, впервые использовал название *Gonatus kamtschatica* (изменив первую букву видового названия “k” на “с”), показав его валидность. По нашему мнению, видовое название “*kamtschaticus*” [по Несис, 1982] можно считать пригодным, так как в первоописании перечислены основные отличительные особенности этого кальмара от других близкородственных форм.

Наряду с видами, валидность которых не вызывала сомнений и была подтверждена разными исследователями, статус самостоятельного таксона видового ранга получали, подчас не вполне обоснованно, кальмары на ранних стадиях развития, у которых еще не оформились характерные признаки взрослых особей, а также экземпляры с плохой сохранностью. Еще с 1960-х годов система семейства Gonatidae запестрела следующими провизорными названиями, которые стали вносить изрядную путаницу: *Gonatidae* type α , β , γ [Okutani, 1966], *Gonatopsis* type A и *Gonatus* type A [Kubodera, 1977, цит. по: Кубодера, 1993]; *Gonatus* type C [Kubodera, 1978], *Gonatus* type A [Kubodera, Okutani, 1981], *Gonatus* sp. [Bublitz, 1981], *Gonatus* sp. A, *Gonatus* sp. E [Jefferts, 1983] и т.д. Последние два вида были подробно описаны по ранним онтогенетическим стадиям и позже получили названия, соответственно, *Gonatus ursabrunae* Jefferts, 1985 и *Gonatus oregonensis* Jefferts, 1985, однако, кроме автора, их никто более не встречал. К.Н. Несис высказал предположение, что первый может быть ранней стадией *G. kamtschaticus*, тогда как второй внешне близок к *G. californiensis* [Nesis, 1997].

Неопределенность возникла также с названием *G. makko* Okutani et Nemoto, 1964. Этот кальмар был впервые описан в качестве подвида *Gonatopsis borealis makko* [Okutani, Nemoto, 1964], а видовой статус для него был предложен позже [Young, 1972]. Первоописание было составлено по трем в разной степени переваренным экземплярам из желудков кашалотов из района Алеутских островов. Так, голотип был с частично переваренными покровами, паратип авторы составляли из двух частей, а от третьего экземпляра осталась только голова и руки; у всех экземпляров отсутствовали буккальные комплексы. Позже оказалось, что некоторые характерные признаки данного вида сходны с таковыми другого вида, *G. japonicus*, который был описан позже из Японского моря, но по хорошо сохранившемуся экземпляру (голотип) [Okiyama, 1969]. Плохая сохранность типовых экземпляров *G. makko*, а также отсутствие у них клювов и радул (строение радулы – базовый признак в систематике гонатид!) привели к таксономической путанице, которая не разрешена до сих пор. По всей видимости, есть достаточные основания для перевода *G. makko* в разряд сомнительных,

Таблица 1. Видовой состав семейства Gonatidae из Северной Пацифики по данным разных авторов.

Автор	Несис, 1973	Bublitz, 1981	Несис, 1982	Jefferts, 1985	Okutani et al., 1988	Nesis, 1997	Sweeney and Roper, 1998
Род (подрод)	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>	<i>G. onyx</i>
	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>	<i>G. pyros</i>
	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>	<i>G. berryi</i>
		<i>G. madokai</i>	<i>G. madokai</i>	<i>G. madokai</i>	<i>G. madokai</i>	<i>G. madokai</i> (? = <i>G. okutanii</i>)	<i>G. madokai</i>
	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>	<i>G. californiensis</i>
	<i>Gonatus</i> sp. A = <i>Gonatidae</i> type γ Okutani 1966						
				<i>Gonatus</i> type A Kubodera et Okutani 1981	<i>Gonatus</i> type A Kubodera et Okutani 1981 = <i>Gonatus</i> type C Kubodera 1978		
				<i>G. ursabrunae</i>	<i>G. ursabrunae</i>		<i>G. ursabrunae</i>
				<i>G. oregonensis</i>	<i>G. oregonensis</i>		<i>G. oregonensis</i>
			<i>Gonatus</i> sp.	<i>Gonatus</i> sp. Bublitz, 1981	<i>Gonatus</i> sp. Bublitz, 1981		
<i>Gonatus</i> (<i>Eogonatus</i>) <i>Eogonatus</i>	<i>G. (E.) tinro</i>	<i>G. tinro</i>	<i>G. (E.) tinro</i>	<i>G. tinro</i>	<i>E. tinro</i>	<i>G. (E.) tinro</i>	<i>E. tinro</i>
<i>Gonatopsis</i> s.str.	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>	<i>G. octopedatus</i>
	<i>G. japonicus</i>	<i>G. japonicus</i>	<i>G. japonicus</i>	<i>G. japonicus</i>	<i>G. japonicus</i>	<i>G. japonicus</i> = <i>G. makko</i> partim)	<i>G. japonicus</i>
	<i>G. okutanii</i>	<i>G. okutanii</i>	<i>G. okutanii</i>	<i>G. okutanii</i>	<i>G. okutanii</i>		<i>G. okutanii</i>
					<i>G. makko</i> (= <i>G. japonicus</i> ?)		<i>G. makko</i>
<i>Gonatopsis</i> (<i>Boreoteuthis</i>)	<i>G. (B.) makko</i>	<i>G. makko</i>	<i>G. (B.) makko</i>	<i>G. makko</i>			
	<i>G. (B.) borealis</i>	<i>G. borealis</i>	<i>G. (B.) borealis</i>	<i>G. borealis</i>	<i>G. borealis</i>	<i>G. (B.) borealis</i>	<i>G. borealis</i>
<i>Berryteuthis</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>	<i>B. magister</i>
	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>	<i>B. anonychus</i>
Число видов	14	15	14	18	18	12	16

а также считать, что, по крайней мере, *G. makko* из Японского моря и *G. japonicus* – это один и тот же вид, как предполагал К.Н. Несис [Nesis, 1997].

Основные разногласия между разными авторами возникают в отношении видовой состава северотихоокеанских гонатид. Имеется целый ряд работ, где указан видовой состав семейства Gonatidae (табл. 1), однако подробных сводок мало, и составлены они, прежде всего, К.Н. Несисом [Несис, 1973, 1982; Nesis, 1997] и рядом зарубежных авторов [Bublitz, 1981; Jefferts, 1983; Okutani et al., 1988]. От 12 до 18 северотихоокеанских видов семейства обычно объединяют в три рода: *Gonatus*, *Gonatopsis* и *Berryteuthis*.

Предполагалось, что отличительные признаки родов следующие: крючья на булаве определяют род *Gonatus*, отсутствие крючьев на булаве – род *Berryteuthis*, а отсутствие самих ловчих щупалец в дефинитивном состоянии – род *Gonatopsis*. По мере описания новых видов выяснилось, что перечисленные признаки не являются в строгом смысле диагностическими для этих родов. К.Н. Несис [1972] дал описание новому виду *G. tinro*, у которого был признак рода *Berryteuthis* – булава без крючьев. Это послужило автору основанием для помещения нового вида в отдельный подрод *Eogonatus* Nesis, 1972, возводимый некоторыми исследователями в ранг рода [Okutani,

1995; Sweeney, Roper, 1998]. В роде *Gonatopsis* К.Н. Несис предложил ввести самостоятельный подрод *Boreoteuthis* Nesis, 1971, представители которого имеют семирядную радулу, как и у кальмаров из рода *Berryteuthis*, в отличие от представителей номинативного подрода *Gonatopsis* s. str. с пятирядной радулой, как у всех видов рода *Gonatus*. Интересно, что спорный вид *G. makko* сначала был отнесен (предположительно) к подроду *Boreoteuthis* [Несис, 1971], хотя у типовых экземпляров не было буккальных комплексов и, соответственно, клювов и радул. Однако позже японские авторы включили этот вид в группу с пятирядными радулами [Okutani, Satake, 1978]. В целом, по морфологическим признакам более или менее четко отличается только род *Berryteuthis*, виды которого имеют булаву без крючков вкуче с семирядной радулой. Что же касается родов *Gonatus* и *Gonatopsis*, то морфологические границы между ними расплывчатые, на что указывалось ранее [Young, 1972].

В качестве независимого подхода, альтернативного традиционному сравнительно-морфологическому, в таксономических работах регулярно используют сравнительный анализ строго наследственных признаков, таких как ДНК (ядерная и митохондриальная) и белки, в частности, ферменты [Ferguson, 1980; Hills, Moritz, 1990; Avise, 1994]. Использование разных типов генетических маркеров в систематических целях имеет свои объективные достоинства и недостатки [Avise, 1974; Moritz et al., 1987; Ward, Grewe, 1994; Grant, Waples, 2000]. Эффективность применения того или иного типа маркера зависит, в частности, от того, на каком таксономическом уровне (подвидовой, видовой, родовой и т.д.) и на какой предполагаемой временной шкале дивергенции их применяют [Avise, 1994; Grant, Waples, 2000; Grant, 2002]. Что касается ферментов и неферментных белков, фенотипическое проявление которых при гель-электрофорезе детерминируется генетически, то их таксономическая ценность была по достоинству оценена еще на первых этапах электрофоретических работ, когда выяснилось, что белки могут быть хорошими индикаторами видовой принадлежности и удовлетворительно работать при систематических сравнениях в пределах семейств [Avise, 1974; Thorpe, 1979]. Работ по головоногим моллюскам, где рассматривались бы таксономические связи видов в родах и семействах по данным о степени дивергенции генов, кодирующих структурные белки, сравнительно мало [Woodruff et al., 1987; Brierley, 1993; Brierley, Thorpe, 1994; Yokawa, 1994; Perez-Losada et al., 1996]. Тем не менее, в этих работах прослеживается общая с аналогичными работами на других группах животных тенденция: аллозимы позволяют с высокой точностью различать близкородственные виды, выявляют родственные связи

между видами в пределах семейств, хорошо согласующиеся с традиционными системами, и позволяют уточнять положение видов в системе семейств. В связи с этим нами была предпринята первая попытка использовать генетическую информацию, извлекаемую на аллозимном уровне, для выявления родственных связей между морфологически хорошо различимыми и таксономически валидными видами кальмаров семейства *Gonatidae* из северной части Тихого океана. Кроме того, нашей задачей было соотнести данные по генетической дивергенции видов и родов одного семейства с “традиционными” воззрениями на систему семейства с целью верификации имеющихся филогенетических схем и уточнения положения отдельных таксонов видового и родового рангов.

Материал и методы

Видовой состав. Для лабораторного электрофоретического анализа было собрано, заморожено при -20°C и доставлено в ТИНРО-Центр в общей сложности 200 особей кальмаров восьми видов всех трех родов семейства *Gonatidae*: *Gonatus* (*G. tinro*, *G. pyros*, *G. berryi*, *G. kamtschaticus*), *Gonatopsis* (*G. octopedatus*, *G. borealis*), *Berryteuthis* (*B. anonychus*, *B. magister*). Все виды родов *Gonatus* и *Gonatopsis* были выловлены разноглубинными тралами в Тихом океане восточнее Курильских островов и полуострова Камчатка ($48^{\circ}00' - 53^{\circ}43'$ с.ш., $161^{\circ}16' - 167^{\circ}58'$ в.д.) в декабре 1991 года. Выборка *B. anonychus* взята в восточном секторе северной Пацифики ($52^{\circ}32'$ с.ш., $159^{\circ}48'$ з.д.) в декабре 1991 года. Выборка *B. magister* представлена кальмарами, пойманными донным тралом у центральных Курильских островов ($47^{\circ}18'$ с.ш., $152^{\circ}36'$ в.д.) в октябре 1990 года. Межвидовые сравнения по набору ферментов проводили в несколько этапов. Сначала изучали общую картину изменчивости ферментов для всех восьми видов гонатид одновременно по следующей схеме (N – число особей): *G. tinro* (N=4), *G. pyros* (N=2), *G. berryi* (N=2), *G. kamtschaticus* (N=4), *G. octopedatus* (N=3), *G. borealis* (N=3), *B. anonychus* (N=2), *B. magister* (N=2), всего 22 особи. Далее, электрофоретический анализ проводили для двух пар видов: *B. anonychus* (N=15) – *B. magister* (N=132) и *G. borealis* (N=20) – *B. magister* (N=132).

Определение кальмаров проводили по таксономическим ключам “Краткого определителя головоногих моллюсков Мирового океана” [Несис, 1982]. Вид *G. borealis* представлен особями “мелкоразмерной группировки” [Naito et al., 1977; Kubodera et al., 1983; Nesis, Nezhlin, 1993]. Для одного из видов рода *Gonatus*, вслед за К.Н. Несисом [1982], мы использовали название *G. kamtschaticus*, а не *G. middendorffi*. Мы также придерживались “стандартного” трехчастного

варианта подразделения семейства на роды (*Gonatus*, *Goanopsis* и *Berryteuthis*), и не использовали деление родов *Gonatus* и *Gonatopsis* на подроды.

Электрофорез. Генетико-биохимический анализ гонатид проводили методом электрофореза тканевых водорастворимых белков в крахмальном геле (КГ) и в полиакриламидном геле (ПАГ) по стандартным методикам. Для большинства ферментов применяли горизонтальный электрофорез в 14% КГ в трис-малеиновой рН=7,4 [Spencer et al., 1964], цитрат-морфолиновой рН=7,0 [Clayton, Tretiak, 1972] и трис-ЭДТА*Na₂-боратной рН=8,7 [Markert, Faulhaber, 1965] непрерывных буферных системах, а также в прерывистой системе буферов по прописям Риджуэя рН=8,5 [Ridgeway et al., 1970]. Электрофоретическое разделение некоторых ферментов было более четким при использовании в качестве носителя вертикальных пластин 5% ПАГ в непрерывной трис-ЭДТА*Na₂-боратной рН=8,4 [Peacock et al., 1965] и прерывистой трис-НСl/трис-глициновой рН=8,9 [Davis, 1964] буферных системах. В опытах использовали индивидуальные гомогенаты зрительных ганглиев. Примерно 300-500 мг нервной ткани гомогенизировали в дистиллированной воде в отношении 1:1. Гомогенат центрифугировали при 9000 g в течение 5 минут при 5°C. Супернатант, содержащий водорастворимые белки зрительных ганглиев, смешивали с маркерным красителем (0,001% профильтрованный раствор бромфенолового синего в 60% водном растворе сахарозы) и вносили в гели для последующего разделения макромолекул под действием электрического поля. Для трис-малеиновой системы буферов устанавливали напряжение 180 V в течение 6 часов. Для цитрат-морфолиновой системы буферов устанавливали напряжение 100 V в течение 4 часов. Для трис-ЭДТА*Na₂-боратной (рН=8,7) системы буферов устанавливали напряжение 100 V в течение 6 часов. Для системы буферов по Риджуэю устанавливали напряжение 200 V в течение 6 часов. При проведении электрофореза в ПАГ ток во избежание перегрева геля устанавливали не более 30 mA на одну пластину геля; напряжение при этом составляло около 300 V в системе буферов Дэвиса [Davis, 1964] и около 200 V в системе буферов Пикока [Peacock et al., 1965]. Активность ферментов в гелях после электрофореза выявляли методами гистохимического окрашивания, следуя стандартным рецептам [Shaw, Prasad, 1970; Harris, Hopkinson, 1976; Morizot, Schmidt, 1990].

Обозначения ферментов и генных локусов.

Наименования ферментов проводили в соответствии с классификацией, рекомендованной Комиссией по Ферментам (Enzyme Committee, E.C.) при Международном Совете по Биохимической Номенклатуре [IUBNC, 1984]. Генетическую интерпретацию белковой изменчивости у гонатид

проводили на основании общеизвестных схем монолокусного кодоминантного наследования выявленных фенотипов [Buth, 1990] и согласно многочисленным данным по субъединичной структуре и генетическому контролю аналогичных белковых систем у других зоологических таксонов. Информация по генетическому контролю биохимической изменчивости, полученная при электрофоретическом анализе тканевых белков у различных видов животных, позволила заключить, что использование специфических субстратов при гистохимическом окрашивании выявляет, как правило, продукты синтеза гомологичных систем [Buth, 1990]. Иными словами, генные локусы разных таксонов, продуцирующие одинаковые (= аналогичные) полипептиды, гомологичны (= общего происхождения) [Avisé, 1974]. Аббревиатура генных локусов соответствует наименованиям ферментов. В случаях, когда в спектрах изоферментов обнаруживали несколько зон активности, принимали гипотезу о мультилокусном наследовании (один локус – одна зона ферментативной активности), а локусы обозначали в порядке увеличения электрофоретической подвижности генных продуктов к аноду, причем локус, кодирующий самую медленную зону активности, обозначали 1. Исключения составляют обозначения локусов, кодирующих пептидазы. В этом случае медленная зона пептидазной активности при первоначальном описании была обозначена цифрой 2, а быстрая зона – цифрой 1 [Katugin et al., 1992]. Обе зоны пептидазной активности проявляются при использовании одного из двух специфических субстратов: лейцил-лейцин (LL) или лейцил-глицил-глицин (LGG), а быстрая зона проявляется еще и при специфическом окрашивании с фенилаланин-пролином (PP) в качестве субстрата. Аллели обозначали в соответствии с их электрофоретической подвижностью к аноду по отношению к наиболее частому аллелю, обозначаемому 100. В качестве стандартов на электрофореграммах при межвидовых сравнениях принимали обозначения локусов и аллелей наиболее изученного методом электрофореза вида гонатид *B. magister* [Katugin, 1993, 1995, 1999, 2000]. При этом полокусные значения относительных электрофоретических подвижностей аллелей у различных видов вычисляли по отношению к преобладающим аллелям соответствующих (гомологичных) локусов вида *B. magister*.

Статистика. Для каждого из изученных видов гонатид вычисляли частоты электрофоретических аллелей. Из общеизвестных алгоритмов для оценки генетического сходства и генетического расстояния между парами сравниваемых таксонов по набору аллоферментных локусов мы использовали нормализованную идентичность генов, или генетическую идентичность I_N и стандартное генетическое расстояние D_N

Таблица 2. Ферменты, их аббревиатура и номенклатурный (Е.С.) номер (IUBNC, 1984), генные локусы, ткани и буферные системы, использованные при систематическом анализе кальмаров семейства Gonatidae.

Ткани, в которых обнаружена ферментативная активность: G — глазной ганглий, M — мантия. Буферные системы: TM — трис-малеиновая pH=7,4 [Spencer et al., 1964]; CA — цитрат-морфолиновая pH=7,0 [Clayton, Treliak, 1972]; MF — трис-ЭДТА*Na₂-боратная pH=8,7 [Markert, Faulhaber, 1965]; R — по Риджью [Ridgway et al., 1970]; PC — трис-ЭДТА*Na₂-боратная pH=8,4 [Peacock et al., 1965]; DA — трис-HCl/трис-глициновая pH=8,9 [Davis, 1964].

Обозначения видов. Род *Gonatus*: *tin* (*G. tinro*), *pyr* (*G. pyros*), *ber* (*G. berryi*), *kam* (*G. kamtschaticus*). Род *Gonatopsis*: *oct* (*G. octopedatus*), *bor* (*G. borealis*). Род *Berryteuthis*: *ano* (*B. anonychus*), *mag* (*B. magister*).

Фермент (аббревиатура)	Е.С. номер	Локус	Ткань	Буфер	Вид
Фруктозобифосфат альдозаза (FBALD)	Е.С.4.1.1.13	Fbald	M, G	CA	ano, mag
Аспаргат аминотрансфераза (ААТ)	Е.С.2.6.1.1	Aat-2	M, G	CA, PC	все виды
Глицеральдегид-3-фосфат дегидрогеназа (GAPD)	Е.С.1.2.1.12	Gapd	G	MF	bor, mag
Глицерол-3-фосфат дегидрогеназа (AGP)	Е.С.1.1.1.8	Agp	M	PC	bor, mag
Глюкозо-6-фосфат дегидрогеназа (G6PD)	Е.С.1.1.1.49	G6pd	M, G	PC, DA	все виды
Изоцитрат дегидрогеназа (IDH)	Е.С.1.1.1.42	Idh-1 Idh-2	G M, G	TM TM	все виды <i>tin, kam, oct, bor,</i> <i>ano, mag</i>
Кислая фосфатаза (ACP)	Е.С.3.1.3.2	Acp	M	CA, DA	все виды
Креатин киназа (CK)	Е.С.2.7.3.2	Ck	M, G	CA	все виды
Лактат дегидрогеназа (LDH)	Е.С.1.1.1.27	Ldh-2	G	TM	<i>tin, pyr, ber, kam,</i> <i>oct, bor, mag</i>
Малат дегидрогеназа (MDH)	Е.С.1.1.1.37	Mdh	M, G	TM, CA	все виды
Малик энзим (ME)	Е.С.1.1.1.40	Me	M, G	R, CA	все виды
Маннозофосфат изомеразы (MPI)	Е.С.5.3.1.8	Mpi-1 Mpi-2	M, G M, G	CA, TM CA, TM	все виды все виды
Пептидаза (PEP)	Е.С.3.4.-.-	Pep-1 Pep-2	M, G M, G	CA, MF CA, MF	все виды все виды
Пурин-нуклеозид фосфорилаза (PNP)	Е.С.2.4.2.1	Pnp	M, G	CA	все виды
Супероксид дисмутаза (SOD)	Е.С.1.15.1.1	Sod	M, G	DA, PC	все виды
Триозофосфат изомеразы (TPI)	Е.С.5.3.1.1	Tpi-2	M, G	CA, TM	bor, ano, mag
Фосфоглюкомутаза (PGM)	Е.С.5.4.2.2	Pgm-1 Pgm-2	M, G M	TM, CA TM, CA	все виды <i>ano, mag</i>
Фосфоглюконат дегидрогеназа (PGD)	Е.С.1.1.1.44	Pgd	M, G	CA, PC	все виды
Фумараза (FH)	Е.С.4.2.1.2	Fh-1 Fh-2	M G	CA CA	bor, mag, ano все виды
Эстераза (EST)	Е.С.3.1.1.1	Est-1 Est-2	G M, G	DA DA	<i>tin, pyr, ber, kam</i> <i>pyr, ber, oct, ber,</i> <i>ano, mag</i>

[Nei, 1972]. I_N принимает значение от 0 (отсутствие общих аллелей у двух сравниваемых таксонов) до 1 (идентичность аллельных частот двух сравниваемых таксонов). D_N изменяется, соответственно, от 0 до ∞ и численно равняется количеству нуклеотидных замен, зафиксированных в гомологичных участках двух геномов сравниваемых таксонов за время их дивергенции от общего предка [Nei, 1972, 1987]. Кроме того, при условии относительного постоянства числа аминокислотных (кодонных) замен в белках (генах) в единицу времени данная мера генетического расстояния пропорциональна скорости эволюции и может быть использована в оценках времени дивергенции сравниваемых таксонов [Nei, 1987].

Дендрограмму по матрице стандартных генетических дистанций Неи строили невзвешенным парно-групповым методом, UPGMA (unweighted pair-group method with arithmetic means) [Sokal, Michener, 1958].

Генетическую дифференциацию всех видов гонатид оценивали F -статистикой Райта [Wright, 1965; 1978], используя иерархию вид-род-общая дифференциация, а также группируя виды по оценкам генетического сходства. Общая межвидовая (межвидовая) дифференциация измеряется средневзвешенной статистикой F по всем изученным генным локусам и эквивалентна оценке общего генного разнообразия G_{ST} [Nei, 1977], которая также часто используется в исследованиях по молекулярной систематике в качестве меры общей дифференциации выборков (таксонов).

Результаты

Методом белкового электрофореза было проанализировано 8 видов кальмаров семейства Gonatidae, что составляет 100% родового и примерно 50% видового состава семейства. Все кальмары были неполовозрелыми, но с хорошо выра-

Таблица 3. Значения генетического сходства (I_N) и генетического расстояния (D_N) [Nei, 1972] при попарных сравнениях генных частот восьми видов семейства Gonatidae (аббревиатура видовых названий указана в таблице 2; N — число особей; в скобках указано число генных локусов, по которым сравнивали каждую пару видов).

I_N D_N	<i>tin</i>	<i>pyr</i>	<i>ber</i>	<i>kam</i>	<i>oct</i>	<i>bor</i>	<i>ano</i>	<i>mag</i>
<i>tin</i> N=4		0,89 (18)	0,74 (18)	0,70 (19)	0,64 (18)	0,41 (18)	0,36 (17)	0,16 (18)
<i>pyr</i> N=2	0,11		0,83 (19)	0,74 (18)	0,73 (18)	0,33 (18)	0,38 (17)	0,13 (18)
<i>ber</i> N=2	0,31	0,18		0,90 (18)	0,83 (18)	0,33 (18)	0,43 (17)	0,22 (18)
<i>kam</i> N=4	0,36	0,30	0,10		0,68 (18)	0,29 (18)	0,36 (17)	0,22 (18)
<i>oct</i> N=3	0,44	0,32	0,19	0,38		0,46 (19)	0,42 (18)	0,22 (19)
<i>bor</i> N=3	0,89	1,10	1,12	1,24	0,78		0,38 (19)	0,24 (21)
N=20								0,29 (23)
<i>ano</i> N=2	1,02	0,97	0,85	1,03	0,86	0,98		0,29 (21)
N=15								0,28 (22)
<i>mag</i> N=2	1,81	2,07	1,50	1,50	1,52	1,44	1,24	
N=132						1,24	1,29	

женными видовыми признаками, что исключало ошибки в видовой идентификации по морфологическим признакам. Обнаружена активность, в общей сложности, 20 различных ферментов, кодируемых предположительно 26 генными локусами (табл. 2).

Согласно полученным оценкам генетической идентичности (I_N) и стандартного генетического расстояния (D_N) (табл. 3), обособленную группу генетически наиболее сходных между собой видов формируют все четыре изученных вида рода *Gonatus* вместе с *G. octopedatus*. Наименьшие значения D_N получены для двух пар видов, *G. berryi* – *G. kamtschaticus* и *G. tinro* – *G. pyros*, а наибольшие – для всех пар видов, где в сравнении присутствует *B. magister*. Значительно отличаются как между собой, так и от других *G. borealis* и оба вида рода *Berryteuhis*. Так, средний процент кодонных различий между *G. borealis*, группой гонатусов, *G. octopedatus* и *B. anonychus* составляет от 78% до 112%, то есть на каждые 100 локусов приходится от 78 до 112 полных аллельных замещений, что в среднем составит 99,8±16,4 на каждую пару сравнений. При сравнении *B. anonychus* со всеми видами, исключая *B. magister*, подобная оценка составила 95,2±7,2 при амплитуде от 85 до 102 замен. Самые высокие оценки кодонных различий получены при сравнении *B. magister* с остальными видами, где

на 100 локусов зафиксировано от 124 до 207 аллельных замен, что в среднем составляет 158,3±25,2. Для пар видов *G. borealis* – *B. magister* и *B. anonychus* – *B. magister* оценки, полученные на достаточно большом числе особей каждого вида при практически неизменном числе сравниваемых локусов, незначительно отличались от таковых, полученных на малом числе особей.

Анализ значений I_N и D_N , полученных при сравнениях по общему для всех видов набору в 16 генных локусов: *Aat-2*, *Gbpd*, *Idh-1*, *Acp*, *Ck*, *Mdh*, *Me*, *Mpi-1*, *Mpi-2*, *Pep-1*, *Pep-2*, *Pnp*, *Sod*, *Pgm-1*, *Pgd* и *Fh-2*, – показал, что различия в соответствующих оценках для разного числа локусов невелики, а общая схема межвидовых отношений сохраняется. Так, *G. borealis* отличается от всех видов, кроме *B. magister*, в среднем по 95,8±14,0 аллельным замещениям на 100 локусов, а для *B. anonychus* подобная оценка составит 82,5±10,9. Средняя оценка геномной дивергенции между *B. magister* и другими видами гонатид составила 154,9±33,8 аллельных замен на 100 локусов.

Для построения дендрограмм при помощи UPGMA использовали матрицы генетических дистанций, вычисленных как по максимальному для каждой пары видов числу общих локусов, так и для выборки в 16 локусов на вид. Топология

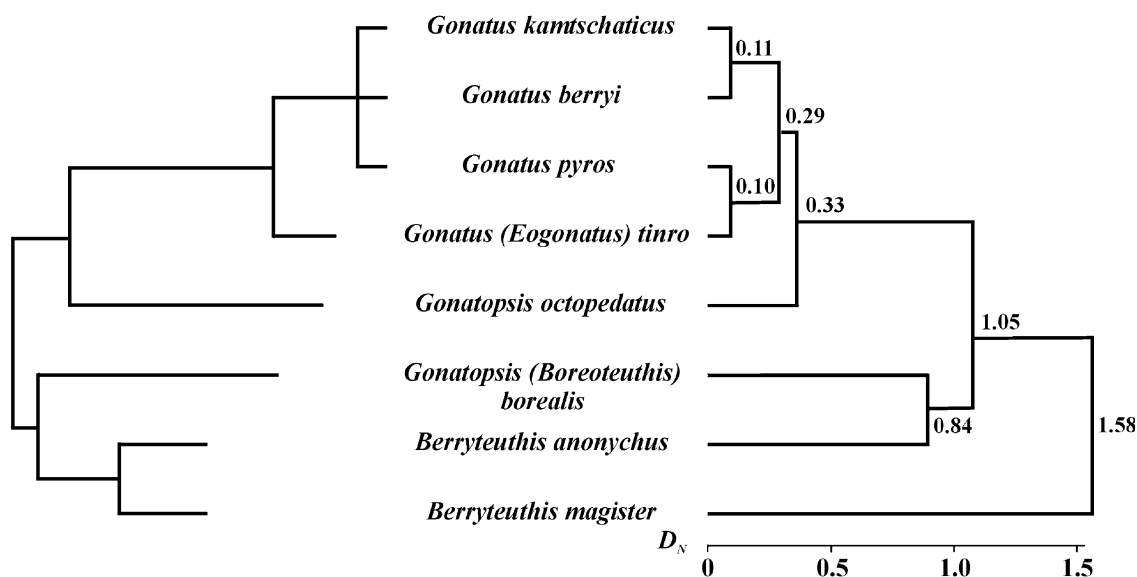


РИС. 1. Схемы филогенетических отношений (слева) [по Nesis, 1997] и генетической дивергенции (справа) восьми видов кальмаров семейства Gonatidae из Северной Пацифики; D_N – стандартное генетическое расстояние [Nei, 1972].

FIG. 1. Schemes of phylogenetic relationships (left) [after Nesis, 1997] and genetic divergence (right) for eight squid species of the family Gonatidae from the North Pacific Ocean; D_N – standard genetic distance [Nei, 1972].

ветвей на гистограммах для обеих матриц не имеет принципиальных различий, поэтому мы использовали дерево, построенное по наибольшему для каждой пары числу локусов (Рис. 1). Генетически наиболее отличен от всех других исследованных видов гонатид вид *B. magister*, ветвь которого дифференцируется на общем древе примерно при значении $D_N=1,58$. Два вида, *G. borealis* и *B. anonychus*, разошлись на уровне $D_N=0,84$ и ответвляются от общего ствола в среднем при $D_N=1,05$. Кластер наиболее сходных видов составляют *G. tinro*, *G. pyros*, *G. berryi*, *G. kamtschaticus* и *G. octopedatus*. Основание этого кластера имеет точку ветвления на уровне примерно $D_N=0,33$, от которой одна ветвь отходит к видам рода *Gonatus*, а другая к *G. octopedatus*. Пары видов *G. berryi* – *G. kamtschaticus* и *G. tinro* – *G. pyros* имеют примерно одинаковые точки ветвления, около $D_N=0,10$.

Мера межвидовой дифференциации, определяемая коэффициентом инбридинга, или F -статистикой Райта [Wright, 1965, 1978], вычислялась для восьми видов кальмаров семейства Gonatidae по 16 общим для всех видов локусам. Как и следовало ожидать, значение общей F -статистики велико и составляет 0,844 (табл. 4). Это означает, что генетическая дифференциация внутри семейства Gonatidae определяется в основном межвидовыми различиями, которые составляют около 84% общего генного разнообразия по изученной части генома, тогда как лишь около 16% общей дифференциации обеспечивается внутривидовыми различиями. Разложение дисперсий оценки общей дифференциации на две составляющие: между видами в пределах морфологически установленного рода и между родами в пределах семейства, – показывает, что практически вся дифференциация определяется межвидовыми различиями, тогда как межродо-

Таблица 4. Компоненты дисперсий и значения объединенных по 16 локусам F -статистик для различных уровней таксономической иерархии в пределах семейства Gonatidae.

Сравнение	Компонента дисперсии	F -статистика
вид — род*	5,4410	0,818
род — семейство	1,1272	0,145
вид — семейство	6,5682	0,844
вид — группа**	3,5723	0,750
группа — семейство	3,0224	0,388
вид — семейство	6,5946	0,847

* — традиционная группировка видов в роды.

** — группировка видов по генетическому сходству.

вые различия составляют лишь около 15% общей дифференциации. При объединении видов по генетическому сходству: 1) группа наиболее сходных между собой видов (все четыре вида рода *Gonatus* и *G. octopedatus*), 2) *G. borealis*, 3) *B. anonychus* и 4) *B. magister*, – доля межгрупповых различий в общей оценке дифференциации возрастает до 39%. Это, по всей видимости, отражает тот факт, что группировка видов в роды *Gonatus*, *Gonatopsis* и *Berryteuthis* не в полной мере отражает степень родства между видами.

Обсуждение

Одним из критериев надежности оценок электрофоретически выявляемой генетической изменчивости и дивергенции таксонов может служить стабильность таких оценок при варьировании базовых данных (выборки особей и генов). Для трех видов семейства Gonatidae: *G. borealis*, *B. anonychus* и *B. magister*, – оценки дивергенции (D_N) были получены на различных выборках генных локусов и при разных значениях числа особей на локус, однако, различия между значениями D_N были несущественными. Анализ многочисленных эмпирических данных, а также теоретические расчеты показывают, что оценки генетической дивергенции, в общем, мало зависят от выборки особей, и даже один экземпляр может адекватно представлять популяцию или вид [Gorman, Renzi, 1979; Avise, 1983]. Гораздо важнее в данном случае иметь достоверную выборку локусов. Так, при высоких значениях I_N , близких к 1, необходимо использовать приблизительно 44 генных локуса, чтобы шанс получения неправильной оценки вследствие ошибки выборочности составил меньше 0,01 [Nei, 1987]. При межвидовых сравнениях, когда I_N существенно ниже 1, выборка в 20 локусов вполне достаточна для получения адекватных и стабильных оценок дивергенции [Айала, 1984]. Более того, минимальное достаточное число локусов для получения сбалансированных оценок вариабельности принимается авторами мультилокусных обзорных статей равным 14 [Avise, Aquadro, 1982; Thorpe, 1982, 1983]. У изученных видов гонатид до 50% локусов в разной степени полиморфны, что значительно уменьшает дисперсию D_N , поэтому использованные выборки локусов (от 17 до 23 локусов) для оценивания D_N в данной систематической группе можно считать достаточными, по крайней мере, для имеющих диапазонов значений межвидовой дивергенции.

Для двух пар видов рода *Gonatus*: *G. tinro* – *G. pyros* и *G. berryi* – *G. kamtschaticus*, – оценки генетической идентичности I_N оказались на уровне межпопуляционных оценок других зоологических таксонов [Thorpe, 1982]. При этом, изученные представители рода *Gonatus* хорошо различаются морфологически. Дихотомия

между морфологическими различиями и относительно слабой генетической дифференциацией между видами каждой из двух пар, очевидно, отражает характер видообразования в группе гонатусов, особенностью которого можно считать быструю дивергенцию таксонов на фенотипическом уровне при сравнительно медленной дивергенции геномов. Это возможно в случае, когда репродуктивная изоляция возникает посредством накопления малого числа генных замен, а гены, контролирующие репродуктивную изоляцию, находятся под прессом сильного отбора [Nei, 1987].

В этой связи примечательно, что по крайней мере у одного из видов семейства Gonatidae, у *B. magister*, который был подробно изучен по большому числу генетических локусов, были выявлены очень низкие уровни генетической дифференциации на протяжении всего видового ареала, от Охотского моря до залива Аляска [Katugin, 1999]. Япономорская популяция данного вида дивергировала от других популяций на подвидовом уровне, $I_N=0,957$ ($D_N=0,044$), по всей видимости, в результате достаточно длительной изоляции [Katugin, 2000]. Можно предположить, что для филогенетической группы гонатусов характерны минимальные оценки генетической дивергенции между репродуктивно изолированными и морфологически очень сильно дивергировавшими популяциями (= видами). Кроме того, *G. octopedatus*, который был описан как первый вид нового рода *Gonatopsis* Sasaki, 1920 на основании существенной морфологической особенности: отсутствию ловчих щупалец у взрослых животных, – оказался гораздо ближе генетически к имеющим щупальца видам рода *Gonatus*, чем к виду *G. borealis*, у которого нет щупалец.

От группы из пяти перечисленных видов гонатид существенно отличаются *G. borealis* и *B. anonychus*. Они разошлись как друг от друга, так и от других видов примерно на одном уровне, при средних значениях $I_N=0,367$ ($D_N=1,002$) для *G. borealis* и $I_N=0,388$ ($D_N=0,947$) для *B. anonychus*. Это означает, что со времени дивергенции от общего предка между каждым из этих видов и другими гонатидами (кроме *B. magister*) накопилось, в среднем, по одной полной аллельной замене на каждый локус. В общей схеме иерархической дифференциации оценок генетической идентичности и генетической дивергенции полученные оценки попадают как в интервал возможных оценок для видов одного рода, так и в интервал возможных оценок для разных родов одного семейства. Для видов одного рода у разных групп животных оценки I_N варьируют от 0,98 ($D_N=0,02$) до 0,02 ($D_N=3,9$), хотя в большинстве случаев интервал I_N составляет от 0,8 ($D_N=0,22$) до 0,2 ($D_N=1,6$) [Thorpe, 1982]. Типичные минимальные оценки I_N для родов составляют 0,2 ($D_N=1,6$) – 0,3 ($D_N=1,2$) и, наподобие оценок для

близкородственных видов, они в целом характерны для большинства изученных таксонов [Thorpe, 1982; Nei, 1987]. Если предположить, что выявленный уровень отличий *G. borealis* и *B. anonychus* от группы из четырех видов рода *Gonatus* и *G. octopedatus* соответствует морфологической дивергенции таксонов на уровне разных родов семейства Gonatidae, то объединение видов *G. octopedatus* и *G. borealis* в роде *Gonatopsis* сомнительно. Подтверждением гетерогенности (дифилетичности) рода *Gonatopsis*, куда традиционно стали относить всех гонатид, лишенных ловчих щупалец, можно считать наличие у вида *G. borealis* семирядной радулы. У двух других номинальных видов рода *Gonatopsis*, *G. octopedatus* и *G. japonicus*, и у всех видов рода *Gonatus* радула пятирядная.

Вид *B. magister* наиболее отличен от остальных семи видов семейства Gonatidae, показывая, в среднем, несколько более высокие оценки генетической дивергенции при сравнении с видами, у которых имеется пятирядная радула, и чуть более низкие – при сравнении с *B. anonychus* и *G. borealis*. Интересно, что *B. magister* показывает единый уровень геномных отличий как от *B. anonychus*, так и от *G. borealis*. Оценки генетической дивергенции гонатид с семирядной радулой от гонатид с пятирядной радулой попадают в диапазоны как межвидовых, так и межродовых оценок для других таксонов [Thorpe, 1982; Nei, 1987]. Если учесть в норме низкие оценки генетической дивергенции у гонатид, то вполне резонно предположить, что все три вида с семирядной радулой: *G. borealis*, *B. anonychus* и *B. magister*, – разошлись друг от друга на родовом уровне. Оба вида *Berryteuthis* Naef, 1921 были включены в этот род на основании двух признаков: семирядная радула и отсутствие крючков на булавах ловчих щупалец. То, что при формировании таксона *Berryteuthis* были использованы плезиоморфные признаки, наряду с выявленными высокими оценками генетической дивергенции обоих таксонов ($D_N=1,29$ для 22 локусов) дает основание считать их объединение в одном роде искусственным.

Филогенетическая интерпретация генетических связей по фенограмме генетических дистанций возможна при допущении селективной нейтральности аминокислотных замен, выявляемых электрофоретически, и при относительном постоянстве аминокислотных замен во времени, то есть при существовании молекулярных эволюционных часов. Вероятность совпадения электрофоретических подвижностей разных аллельных вариантов возрастает с течением времени [King, 1973; Nei, Chakraborty, 1973]. Было высказано предположение, что диапазон “полезных” значений D_N составляет от 0 до 3 [Thorpe, 1982], причем верхний лимит, по всей видимости, завышен [Грант, 1991]. Значения D_N выяв-

ленные при сравнении гонатид, не превышают, за редким исключением, 1,5, что позволяет доверять полученным оценкам дивергенции.

В соответствии с общей схемой ветвления на UPGMA дендрограмме генетических связей между современными гонатидами можно предположить, что в истории группы было несколько “ключевых” событий, которые сопровождались формированием новых филетических ветвей. Первым от общего ствола отделился предок *B. magister*, примерно на уровне $D_N=1,5$. Спустя промежуток времени, соответствующий $D_N=0,5$, произошел второй “всплеск” формообразования, который привел к обособлению от “генерального” ствола гонатид еще двух независимых линий, предков *B. anonychus* и *G. borealis*. Очевидно, именно на этом этапе у предка современных гонатусов произошла утрата двух из семи зубов в поперечном ряду радулы. Позже произошла крупная иррадиация гонатусов, когда от общего ствола гонатид с пятирядной радулой отделились предки *G. octopedatus* и возникли множественные формы с разнообразным вооружением щупалец (род *Gonatus*). Все это время эволюция гонатид шла изолированно в пределах современной северной части Тихого океана, которая в течение практически всего кайнозоя была отделена от Северного Ледовитого океана. После образования в позднем кайнозое Берингова пролива гонатусы распространились за пределы Северной Пацифики, сначала в Арктический бассейн, потом в Северную Атлантику [Несис, 1985; Nesis, 1997]. Проникновение гонатусов в Южный океан шло, предположительно, из северо-восточной Пацифики вдоль берегов обеих Америк в плейстоцене [Несис, 1985; Nesis, 1997]. Интересно, что трансокеаническая экспансия не привела к возникновению многочисленных форм, и за пределами Северной Пацифики насчитывают всего три вида рода *Gonatus*.

Выявленная картина генетической дифференциации гонатид на четыре линии (линия *B. magister*, линия *B. anonychus*, линия *G. borealis* и линия видов с пятирядной радулой), в целом, хорошо согласуется со схемой эволюционных связей гонатид, построенной на основании морфологического подхода [Несис, 1985; Nesis, 1997] (Рис. 1). Небольшие несоответствия между схемами генетической и морфологической дивергенции устранимы при изменении оценок состояния некоторых ключевых таксономических признаков. Оценка состояния признака – это фундаментальная составляющая кладистики – аналитического подхода к процессу реконструкции филогении [Hennig, 1966]. Основная задача такого подхода – объективная реконструкция филогенетических связей путем максимизации значения общих производных признаков (синапоморфий) в пределах изучаемой группы (или предположительно родственных групп) и мини-

мизации вероятности конвергенций (гомоплазии) [Vecchione, 1998]. По нашему мнению, именно анализ генетической дивергенции гонатид может выявить гомопластические события в истории данной группы и вычленить апоморфии, необходимые при реконструкции филогенеза.

Так, согласно схеме генетической дивергенции пятирядная радула возникла только однажды в филогенетической линии, которая в современной фауне представлена видами рода *Gonatus* и, как минимум, двумя видами рода *Gonatopsis* (*G. octopedatus* и *G. japonicus*). С другой стороны, предковая семирядная радула осталась у кальмаров остальных ветвей генеалогического древа гонатид, включая современных *Berryteuthis* spp., *G. borealis* и еще как минимум два вида рода *Gonatopsis*. Таким образом, эволюционная утрата двух радулярных зубов с большой вероятностью произошла лишь однажды в истории группы, и пятирядную радулу можно считать синапоморфией, надежно маркирующей монофилетическую линию гонатусов и “пятизубых” гонатопсисов. Более того, пятирядная радула – это уникальный признак среди головоногих моллюсков. Отсюда следует, что потеря щупалец на ранних стадиях онтогенеза и, как следствие, их отсутствие у взрослых животных происходила независимо в двух параллельных филетических линиях, линии “семизубых” гонатопсисов и линии “пятизубых” гонатопсисов. Следовательно, отсутствие щупалец у гонатид – это гомоплазия, и данному состоянию признака не следует придавать большой таксономический вес. Однако, именно данное состояние признака (отсутствие ловчих щупалец у взрослых животных) было основой для создания рода *Gonatopsis* и послужило включению в данный род кальмаров из разных филетических ветвей (например, *G. borealis* и *G. octopedatus*). Основанное на генетических данных предположение о независимой конвергентной утрате ловчих щупалец в параллельных линиях гонатид вполне оправдано, так как онтогенетическая потеря щупалец – это явление не уникальное и происходило в других группах отряда Teuthida, например, в семействах Octopoteuthidae и Grimalditeuthidae.

Наши данные позволяют предложить оригинальный вариант системы семейства Gonatidae. Так, виды с семи- и пятирядной радулой – это две естественные и, скорее всего, эволюционно независимые группы в семействе Gonatidae, между которыми накопились существенные генетические различия. Этим двум филогенетическим группам следует придать ранг подсемейств.

1. Gonatinae Hoyle, 1886 — гонатиды с пятирядной радулой; типовой род *Gonatus* Gray, 1849.

2. **Berryteuthinae** subfam. nov. — гонатиды с семирядной радулой; типовой род *Berryteuthis* Naef, 1921.

[There are two evolutionary independent lineages within the family Gonatidae that have acquired considerable genetic differences. These two phylogenetic groups should be given subfamilial taxonomic rank.

1. Gonatinae Hoyle, 1886 — gonatid squids with 5 teeth in a transverse row of the radula; type genus *Gonatus* Gray, 1849.

2. **Berryteuthinae** subfam. nov. – gonatid squids with 7 teeth in a transverse row of the radula; type genus *Berryteuthis* Naef, 1921.]

При таксономической трактовке генетических данных на родовом уровне необходимо было учитывать основные критерии рода: монофилетичность, единый уровень отличий от других категорий того же ранга и наличие хиатуса [Майр, 1971; Скарлато, Старобогатов, 1974]. Что касается рода *Gonatopsis*, то он дифилетичен, и есть два варианта трактовки выявленной генетической дифференциации. Согласно первому варианту, *G. octopedatus* Sasaki, 1920 как типовой вид следует оставить в роде *Gonatopsis* Sasaki, 1920, а ранг подрода *Boreoteuthis* Nesis, 1971 с типовым видом *Gonatopsis (Boreoteuthis) borealis* Sasaki, 1923 поднять до уровня рода. Возможна и другая таксономическая трактовка. Виды *G. tinro*, *G. pyros*, *G. berryi*, *G. kamtschaticus* и *G. octopedatus* являются морфологически разнообразной, но генетически (и эволюционно) целостной группой родового ранга, и все они принадлежат одному роду *Gonatus*. В таком случае, ранг таксона *Gonatopsis* следует понизить до уровня подрода, куда войдут виды без щупалец и с пятирядной радулой, в частности *Gonatus (Gonatopsis) octopedatus* Sasaki, 1920. Подрод *Boreoteuthis* становится родом, куда входят виды без щупалец и с семирядной радулой, в частности *Boreoteuthis borealis*. Первый вариант объединения в роды, на наш взгляд, более предпочтителен, чем второй.

Несомненным представляется принадлежность видов *B. anonychus* и *B. magister* к разным филетическим ветвям, что также свидетельствует об искусственности их объединения в одном роде *Berryteuthis*. Согласно логике формирования таксона родовой категории, род должен включать в себя один вид или монофилетическую группу видов [Майр, 1971], поэтому *B. anonychus* следует вывести из рода *Berryteuthis* и создать для этого вида монотипический род.

Okutania gen. nov. Для нового рода характерно сочетание следующих состояний морфологических таксономических признаков: радула семирядная; щупальца имеются; булава щупальца узкая и без крючьев, присоски булав не дифференцированы по размерам; крючья у самцов на руках отсутствуют; плавник короткий; вырез по антеро-вентральному краю мантии резко обозначен. Типовой вид: *Gonatus anonychus* Perargy et Voss, 1963.

[*Okutania* gen. nov. The new genus is characterized by the following combination of morphologic taxonomic

character states: seven teeth in a transverse row of the radula; tentacles present; tentacle club narrow and hookless, with equal-sized club suckers; no hooks on arms in males; fin short; antero-ventral margin of the mantle with a sharp emargination. Type species: *Gonatus anonychus* Pearcy et Voss, 1963.]

Принимая во внимание все перечисленные доводы, можно предложить следующий вариант системы семейства Gonatidae, куда пока включены только исследованные нами виды.

Семейство Gonatidae Hoyle, 1886

Подсемейство Gonatinae

Род *Gonatopsis* Sasaki, 1920

Gonatopsis octopedatus Sasaki, 1920

Род *Gonatus* Gray, 1849

Gonatus kamtschaticus (Middendorff, 1849)

= *Gonatus middendorffi* Kubodera et Okutani, 1981

Gonatus berryi Naef, 1923

Gonatus tinro Nesis, 1972

Gonatus pyros Young, 1972

Подсемейство **Berryteuthinae** subfam. nov.

Род *Berryteuthis* Naef, 1921

Berryteuthis magister (Berry, 1913)

Род *Okutania* gen. nov.

Okutania anonycha (Pearcy et Voss, 1963)

= *Berryteuthis anonychus* (Pearcy et Voss, 1963)

Род *Boreoteuthis* Nesis, 1971

Boreoteuthis borealis (Sasaki, 1923)

= *Gonatopsis borealis* Sasaki, 1923

Подсемейство **Berryteuthinae** объединяет три рода: *Berryteuthis* (типовой вид *Gonatus magister* Berry, 1913), *Boreoteuthis* (типовой вид *Gonatopsis borealis* Sasaki, 1923) и *Okutania* gen. nov. (типовой вид *Gonatus anonychus* Pearcy et Voss, 1963). Подсемейство Gonatinae объединяет два рода: *Gonatus* (типовой вид *Onychoteuthis fabricii* Lichtenstein, 1818) и *Gonatopsis* (типовой вид *Gonatopsis octopedatus* Sasaki, 1920). В подсемейство гонатид с семирядной радулой (*Berryteuthinae*), помимо трех исследованных видов, будут включены еще два пока не описанных вида, принадлежащих роду *Boreoteuthis*. Что касается подсемейства гонатид с пятирядной радулой (*Gonatinae*), то в роде *Gonatopsis* имеется еще один номинальный вид *G. japonicus*, а к роду *Gonatus* причисляют еще как минимум три номинальных вида из Северной Пацифики, валидность которых не вызывает сомнений: *G. mado-*

kai, *G. onyx* и *G. californiensis*. Кроме того, имеется еще один пока не описанный вид рода *Gonatus*, близкий морфологически к *G. kamtschaticus*. В Северной Атлантике обитают два вида рода *Gonatus*, *G. fabricii* и *G. steenstrupi*, а в Южном Полушарии еще один вид — *G. antarcticus*. Все эти виды пока не исследованы генетически и будут включены в систему по мере верификации их положения на эволюционно-генетическом древе гонатид.

Гонатиды с семирядной радулой — морфологически более примитивные и генетически более разнородные — составляют подсемейство *Berryteuthinae*, и их предки осваивали бореальные воды Северной Пацифики от батиали до эпипелагиали, сохранив экоморфотип мускулистых кальмаров без перерождения мышечных тканей при созревании. Наиболее древний вид этого подсемейства, *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) — придонный склоновый. Другие виды, такие как *Okutania anonycha* (Pearcy et Voss, 1963) и *Boreoteuthis borealis* (Sasaki, 1923), освоили верхние слои водной толщи (эпи- и мезопелагиаль), совершая онтогенетическое опускание на большие глубины предположительно лишь для размножения [Nesis, 1997]. Гонатиды с пятирядной радулой составляют монофилетическое эволюционно продвинутое подсемейство *Gonatinae*. Представители этой линии дали сравнительно большое разнообразие форм и совершили успешную экспансию за пределы Северной Пацифики в Атлантику и Антрактику, где из гонатид обитают только виды рода *Gonatus*. Их предки пошли по пути освоения бореальной водной толщи от абиссали и батиали до эпипелагиали, однако мускулистый экоморфотип сохраняется у большинства видов лишь у незрелых особей, и, как правило, с наступлением половозрелости их мышечные ткани становятся студенистыми. У части видов такое перерождение тканей связано со своеобразной заботой о потомстве [Siebel et al., 2000; Katugin, Merzlyakov, 2002; Katugin, 2003].

Подводя итог, можно сказать, что проблемы систематики и филогении кальмаров-гонатид во многом связаны с оценкой значимости тех или иных признаков в процессе выявления родственных связей между отдельными видами. Генетический подход оказался весьма продуктивным как при анализе родственных отношений в семействе *Gonatidae*, так и при филогенетической категоризации морфологических признаков, позволив тем самым решать вопросы таксономии и эволюции группы.

Благодарности

Я благодарен В.Д. Диденко и Г.А. Шевцову за помощь в сборе кальмаров для генетического анализа в научно-исследовательских рейсах ТИНРО-Центра.

Литература

- Айала Ф. 1984. *Введение в популяционную и эволюционную генетику*. Москва: Мир, 230 с.
- Грант У.С. 1991. Генетическая дивергенция между атлантическими и тихоокеанскими видами рыб. В: Н. Риман, Ф. Аттер (ред.) *Популяционная генетика и управление рыбным хозяйством*. Москва, ВО Агропромиздат: 269-291.
- Кубодера Т. 1993. Головоногие моллюски, собранные пелагическим тралом в Беринговом море в 1988 году: краткие результаты. *Сборник блока Японского моря*, 28: 115-124 (на японском языке).
- Майр Э. 1971. *Принципы зоологической систематики*. Москва, Мир, 454 с.
- Несис К.Н. 1971. Семейство Gonatidae – массовые кальмары Северной Пацифики (распространение, экология, система, филогения). В сб.: *Моллюски. Пути, методы и итоги их изучения*, Ленинград, Наука, сборник 4: 63-65.
- Несис К.Н. 1972. Два новых вида кальмара семейства Gonatidae из Северной Пацифики. *Зоологический журнал*, 51 (9): 1300-1307.
- Несис К.Н. 1973. Система, филогения и эволюция кальмаров семейства Gonatidae (Cephalopoda). *Зоологический журнал*, 52 (11): 1626-1638.
- Несис К.Н. 1982. *Краткий определитель головоногих моллюсков Мирового океана*. Москва, Легкая и пищевая промышленность, 360 с.
- Несис К.Н. 1985. *Океанические головоногие моллюски: распространение, жизненные формы, эволюция*. Москва, Наука, 288 с.
- Скарлато О.А., Старобогатов Я.И. 1974. Филогенетика и принципы построения естественной системы. *Теоретические вопросы систематики и филогении животных*. Ленинград: ЗИН АН СССР, с. 30-46.
- Avise J.C. 1974. Systematic value of electrophoretic data. *Systematic Zoology*, 23: 465-481.
- Avise J.C. 1983. Protein variation and phylogenetic reconstruction. In: G. S. Oxford, D. Rollinson (eds.) *Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance*, Academic Press Inc. (London) Ltd.: 103-130
- Avise J.C. 1994. *Molecular Markers, Natural History and Evolution*. Chapman and Hall, Inc., U.S.A. 511 p.
- Avise J.C., Aquadro C.F. 1982. A comparative summary of genetic distances in the vertebrates: Patterns and correlations. *Evolutionary Biology*, 15: 151-185.
- Brierley A.S. 1993. A preliminary biochemical genetic investigation of population structure of *Loligo forbesi* Steenstrup, 1856 from the British Isles and the Azores. In: T. Okutani, R.K. O'Dor, T. Kubodera (eds.) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*, Tokai University Press, Tokyo: 61-69.
- Brierley A.S., Thorpe J.P. 1994. Biochemical genetic evidence supporting the taxonomic separation of *Loligo gahi* from the genus *Loligo*. *Antarctic Science*, 6 (2): 143-148.
- Bublitz C. 1981. *Systematics of the cephalopod family Gonatidae from the southeastern Bering Sea*. Master's Thesis, University of Alaska, Fairbanks. 177 p.
- Buth D.G. 1990. Genetic principles and the interpretation of electrophoretic data. In: D.H. Whitmore (ed.) *Electrophoretic and Isoelectric Focusing Techniques in Fisheries Management*. Boca Raton, FL., CRC Press: 1-21.
- Clayton J.W., Tretiak D.N. 1972. Amino citrate buffers for pH control in starch-gel electrophoresis. *Journal of the Fisheries Research Board of Canada*, 29: 1169-1172.
- Davis B.J. 1964. Disc electrophoresis. II. Method and application to human serum proteins. *Annals of the New York Academy of Sciences*, 121: 404-424.
- Ferguson A. 1980. *Biochemical Systematics and Evolution*. Blackie, Glasgow and London. 194 p.
- Gorman G.C., Renzi J., Jr. 1979. Genetic distance and heterozygosity estimates in electrophoretic studies: Effects of sample size. *Copeia*, 1979: 242-249.
- Grant W.S. 2002. Limits of genetic methods for defining stocks of walleye pollock. *Technical Reports of the Hokkaido Fisheries Research Institute*, 5: 41-52.
- Grant W.S., Waples R.S. 2000. Spatial and temporal scales of genetic variability in marine and anadromous species: implications for fisheries oceanography. In: P.J. Harrison, T.R. Parsons (eds.) *Fisheries Oceanography. An Integrative Approach to Fisheries Ecology and Management*. Department of Earth and Ocean Sciences, University of British Columbia, Canada: 61-93
- Harris H., Hopkinson D.A. 1976. *Handbook for Enzyme Electrophoresis in Human Genetics*. Oxford, North Holland. 350 p.
- Hennig W. 1966. *Phylogenetic Systematics*. University of Illinois Press, Urbana.
- Hills D.M., Motitz C. (eds.) 1990. *Molecular Systematics*. Sinauer Associates, Inc. Publishers, Sunderland, Massachusetts, U.S.A. 566 p.
- IUBNC (International Union of Biochemistry. Nomenclature Committee.). *Enzyme Nomenclature*. 1984. Orlando, Academic Press.
- Jefferts K. 1983. *Zoogeography and systematics of cephalopods of the northeastern Pacific Ocean*. Doctoral Thesis, Oregon State University, Corvallis, 291 p.
- Jefferts K. 1985. *Gonatus ursabrunae* and *Gonatus oregonensis*, two new species of squids from the northeastern Pacific Ocean (Cephalopoda: Oegopsida: Gonatidae). *Veliger*, 28 (2): 159-174.
- Katugin O.N. 1993. Genetic variation in the squid *Berryteuthis magister* (Berry, 1913) (Oegopsida: Gonatidae). In: T. Okutani, R.K. O'Dor, T. Ku-

- bodera (eds.) *Recent Advances in Cephalopod Fisheries Biology*. Tokai University Press, Tokyo: 201-213
- Katugin O.N. 1995. Genetic differentiation in *Beryteuthis magister* from the North Pacific. *ICES Marine Science Symposium*, 199: 459-467.
- Katugin O.N. 1999. Intraspecific genetic variation and population differentiation of the squid *Beryteuthis magister* in the North Pacific Ocean. *Russian Journal of Marine Biology*, 25 (1): 34-45.
- Katugin O.N. 2000. A New subspecies of the schoolmaster gonate squid, *Beryteuthis magister* (Cephalopoda: Gonatidae), from the Japan Sea. *Veliger*, 43 (1): 82-97.
- Katugin O.N. 2003. The gonatid squids – why do some of them become watery upon maturation? *Biology, Recruitment and Culture of Cephalopods, CIAC2003, Programme and Abstracts*: 46.
- Katugin O.N., Fedorets Yu.A., Didenko V.D. 1992. Variability at the peptidase coding loci in the red squid, *Beryteuthis magister*. *Isozyme Bulletin*, 25: 57.
- Katugin O.N., Merzlyakov A.Yu. 2002. Spent females of *Gonatus madokai* (Teuthida: Oegopsida) from the Okhotsk Sea. In: *1st International Workshop of squids, 2nd International Symposium of Pacific Squids*, La Paz, Baja California Sur, Mexico: 39-40
- King J.L. 1973. The probability of electrophoretic identity of proteins as a function of amino acid divergence. *Journal of Molecular Evolution*, 2: 317-322.
- Kristensen T.K. 1981. The genus *Gonatus* Gray, 1849 (Mollusca: Cephalopoda) in the North Atlantic. A revision of the North Atlantic species and description of *Gonatus steenstrupi* n. sp. *Steenstrupia*, 7 (4): 61-99.
- Kubodera T. 1978. *Systematics and morphological changes with growth in the early life stages of pelagic squids of the family Gonatidae in the Subarctic Pacific region*. Master's Thesis, Faculty of Fisheries, Hokkaido University, 107 p.
- Kubodera T., Okutani T. 1981. The systematics and identification of larval cephalopods from the northern North Pacific. *Research Institute of the North Pacific Fisheries, Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, special volume: 131-159.
- Kubodera T., Pearcy W.G., Murakami K., Kobayashi T., Nakata J., Mishima S. 1983. Distribution and abundance of squids caught in surface gillnets in the Subarctic Pacific, 1977-1981. *Memoirs of Faculty of Fisheries of Hokkaido University*, 30 (1/2): 1-49.
- Markert C.L., Faulhaber I. 1965. Lactate dehydrogenase isozyme patterns of fish. *Journal of Experimental Zoology*, 159: 319-332.
- Moritz C., Dowling T.E., Brown W.M. 1987. Evolution of animal mitochondrial DNA: Relevance for population biology and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 18: 269-292.
- Morizot D.C., Schmidt M.E. 1990. Starch gel electrophoresis and histochemical visualization of proteins. In: D.H. Whitmore (ed.) *Electrophoretic and isoelectric focusing techniques in fisheries management*. Boca Raton, FL, CRC Press: 24-80.
- Naito M., Murakami K., Kobayashi T., Nakayama N., Ogasawara J. 1977. Distribution and migration of oceanic squids (*Ommastrephes bartrami*, *Onychoteuthis borealijaponica*, *Beryteuthis magister* and *Gonatopsis borealis*) in the Western Subarctic Pacific region. *Research Institute of the North Pacific Faculty of Fisheries, Hokkaido University*, Special Volume: 321- 337. (In Japanese with English summary.)
- Nei M. 1972. Genetic distance between populations. *American Naturalist*, 106: 283-292.
- Nei M. 1977. F-statistics and analysis of gene diversity in subdivided populations. *Annals of Human Genetics*, 41: 225-233.
- Nei M. 1987. *Molecular Evolutionary Genetics*. Columbia University Press, New York. 496 p.
- Nei M., Chakraborty R. 1973. Genetic distance and electrophoretic identity of proteins between taxa. *Journal of Molecular Evolution*, 2: 323-328.
- Nesis K.N. 1997. Gonatid squids in the Subarctic North Pacific: Ecology, biogeography, niche diversity and role in the ecosystem. *Advances in Marine Biology*, 32: 243-324.
- Nesis K.N., Nezhlin N.P. 1993. Intraspecific groupings in gonatid squids. *Russian Journal of Aquatic Biology*, 2 (2): 91-102.
- Okiyama M. 1969. A new species of *Gonatopsis* from the Japan Sea, with the record of a specimen referable to *Gonatopsis* sp. Okutani, 1967 (Cephalopoda: Oegopsida, Gonatidae). *Publications of Seto Marine Biological Laboratory*, 17 (1): 19-32.
- Okutani T. 1966. Studies on early life history of decapodan Mollusca – II. *Bulletin of the Tokai Regional Fisheries Research Laboratory*, 45: 61-79.
- Okutani T. 1995. *Cuttlefish and Squids of the World in Color*. Okumura Printing Co., Ltd., Tokyo, 186 p.
- Okutani T., Nemoto T. 1964. Squids as the food of sperm whales in the Bering Sea and Alaskan Gulf. *Scientific reports of Whales research Institute*, 18: 111-122.
- Okutani T., Satake Y. 1978. Squids in the diet of 38 sperm whales caught in the Pacific waters off the northeastern Honshu, Japan, February 1977. *Bulletin of the Tokai Regional Fisheries Research Laboratory*, 93: 13-27.
- Okutani T., Kubodera T., Jefferts K. 1988. Diversity, distribution and ecology of gonatid squids in the subarctic Pacific: a review. *Bulletin of the Ocean Research Institute, University of Tokyo*, 26 (1): 159-192.
- Peacock A.C., Bunting S.L., Queen K.G. 1965. Serum protein electrophoresis in acrylamide gel: patterns from normal human subjects. *Science*, 147: 1451-1455.

- Perez-Losada M., Guerra A., Sanjuan A. 1996. Allozyme electrophoretic technique and phylogenetic relationships in three species of *Sepia* (Cephalopoda: Sepiidae). *Comparative Biochemistry and Physiology*, 114 B (1): 11-18.
- Ridgeway G.J., Sherburne S.W., Lewis R.D. 1970. Polymorphism in the esterases of Atlantic herring. *Transactions of the American Fisheries Society*, 99: 147-151.
- Seibel B.A., Hochberg F.G., Carlini D.B. 2000. Life history of *Gonatus onyx* (Cephalopoda: Teuthoidea): deep-sea spawning and post-spawning egg care. *Marine Biology*, 137: 519-526.
- Shaw C.R., Prasad R. 1970. Starch gel electrophoresis of enzymes — a compilation of recipes. *Biochemical Genetics*, 4: 297-320.
- Sokal R.R., Michener C.D. 1958. A statistical method for evaluating systematic relationships. *University of Kansas Scientific Bulletin*, 28: 1409-1438.
- Spencer N., Hopkinson D.A., Harris H. 1964. Phosphoglucomutase polymorphism in man. *Nature*, 204: 742-745.
- Sweeney M.J., Roper C.F.E. 1998. Classification, type localities, and type repositories of recent Cephalopoda. In: N.A. Voss, M. Vecchione, R.B. Toll and M.J. Sweeney (eds.) *Systematics and Biogeography of Cephalopods. Volume II. Smithsonian Contributions to Zoology*, 586: 561-595.
- Thorpe J.P. 1979. Enzyme variation and taxonomy: the estimation of sampling errors in measurements of interspecific genetic similarity. *Biological Journal of the Linnean Society*, 11: 369-386.
- Thorpe J.P. 1982. The molecular clock hypothesis: Biological evolution, genetic differentiation and systematics. *Annual Review of Ecology and Systematics*, 13: 139-168.
- Thorpe J.P. 1983. Enzyme variation, genetic distance and evolutionary divergence in relation to levels of taxonomic separation. In: G.S. Oxford, D. Rolinson (eds.) *Protein Polymorphism: Adaptive and Taxonomic Significance*, Academic Press Inc. (London) Ltd.: 131-152.
- Vecchione M. 1998. Character analysis: Introductory comments. In: N.A. Voss, M. Vecchione, R.B. Toll, M.J. Sweeney (eds.) *Systematics and Biogeography of Cephalopods. Volume I. Smithsonian Contributions to Zoology*, 586: 3-6.
- Ward R.D., Grewe P.M. 1994. Appraisal of molecular genetic techniques in fisheries. *Reviews in Fish Biology and Fisheries*, 4: 300-325.
- Woodruff D.S., Carpenter M.P., Saunders W.B., Ward P.D. 1987. Genetic variation and phylogeny in *Nautilus*. In: W.B. Saunders, N.H. Landman (eds.) *Nautilus. The Biology and Paleobiology of a Living Fossil*. Plenum Press, New York and London: 65-83.
- Yokawa K. 1994. Allozyme differentiation of sixteen species of ommastrephid squid (Mollusca, Cephalopoda). *Antarctic Science*, 6(2): 201-204.
- Wright S. 1965. The interpretation of population structure by F-statistics with special regard to systems of mating. *Evolution*, 19: 355-420.
- Wright S. 1978. *Evolution and the genetics of populations*. Vol. 4. *Variability within and among natural populations*. Chicago, University of Chicago Press, 580 p.
- Young R.E. 1972. The systematics and areal distribution of pelagic cephalopods from the seas off Southern California. *Smithsonian Contributions to Zoology*, 97: 1-159.

РЕЗЮМЕ. Имеются различные точки зрения на видовой и родовой состав семейства Gonatidae. С целью уточнения систематики этой группы кальмаров методом электрофоретического анализа белков (аллозимов) были исследованы родственные связи между номинальными видами семейства Gonatidae из Северной Пацифики. Было проанализировано восемь видов трех родов: *Gonatus tinro*, *Gonatus pyros*, *Gonatus berryi*, *Gonatus kamtschaticus*, *Gonatopsis octopedatus*, *Gonatopsis borealis*, *Berryteuthis anonychus* и *Berryteuthis magister*. В результате попарных межвидовых сравнений по набору из 17-21 генетических локусов, кодирующих ферменты, была получена схема генетической дивергенции видов в пределах семейства, в целом совпадающая с известными схемами системы и эволюции семейства. Анализ родственных отношений по спектрам белков выявил следующие узловые этапы формообразования за время эволюции группы: сначала произошла дивергенция предка *B. magister* от общего ствола, затем от ствола отделились предки *B. anonychus* и *G. borealis*, и только после этого происходила радиация гонатид с пятирядной радулой. На основании данных по генетической дивергенции и морфологии обсуждается новая версия системы семейства. Семейство Gonatidae состоит из двух подсемейств: Gonatinae, включающее виды с пятирядной радулой и Berryteuthinae subfam. nov., включающее виды с семирядной радулой. Подсемейство Berryteuthinae объединяет три рода: *Berryteuthis* (типовой вид *Gonatus magister* Berry, 1913), *Boreoteuthis* (типовой вид *Gonatopsis borealis* Sasaki, 1923) и *Okutania* gen. nov. (типовой вид *Gonatus anonychus* Pearcy et Voss, 1963). Подсемейство Gonatinae объединяет два рода: *Gonatus* (типовой вид *Onychoteuthis fabricii* Lichtenstein, 1818) и *Gonatopsis* (типовой вид *Gonatopsis octopedatus* Sasaki, 1920). Метод аллозимного сравнения восьми северотихоокеанских видов не только выявил степень генетической разобщенности таксонов, но и позволил оценить филогенетическую значимость морфологических признаков, используемых в таксономии семейства Gonatidae.