

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.