

Генетическое разнообразие *Eukrohnia hamata* (Chaetognatha) в Южной Атлантике: анализ по гену mtCO1

Д.Н. Кулагин¹, А.Н. Ступникова¹, Т.В. Неретина²,
Н.С. Мюге³

¹ Институт океанологии им. П.П. Шириова РАН, Нахимовский проспект, 36, Москва 117997, Россия.

e-mail: kulagin.dima@gmail.com

² Беломорская биологическая станция им. Н.А. Перцова Биологического факультета МГУ им. М.В. Ломоносова, а/я 20, Главпочтамт, Кандалякшский район, Мурманская область 184042, Россия.

³ Всероссийский научно-исследовательский институт рыбного хозяйства и океанографии, Верхняя Красносельская, 17, Москва 107140, Россия.

РЕЗЮМЕ: Для космополитического вида щетинкочелюстных *Eukrohnia hamata* (Möbius, 1875) проведено сравнение 22 последовательностей фрагмента митохондриального гена *CO1* длиной 516 пар нуклеотидов. Материалом для работы послужили особи, собранные в Атлантическом секторе Южного океана (17 экз.), а также нуклеотидные последовательности митохондриального гена *CO1* особей *E. hamata* из Арктики (2 экз.) и юго-восточной Атлантики (3 экз.), размещенные в базе данных GenBank NCBI. По результатам молекулярно-филогенетического анализа у данного вида выявлены четыре группы с существенными генетическими различиями, составляющими 7–13% нуклеотидных замен. Эти группы географически разобщены и границами их распространения служат крупные океанические фронты. В Атлантическом секторе Южного океана к югу от Полярного фронта в Антарктической зоне можно выделить антарктическую популяцию, а к северу от Полярного фронта в Полярной фронтальной и Субантарктической зонах — субантарктическую популяцию. Антарктическое циркумполярное течение позволяет поддерживать генетическую однородность антарктической и субантарктической популяций *E. hamata* в пределах всего Атлантического сектора Южного океана. К северу от Субтропического фронта выделена тропическая популяция, но особи *E. hamata* из данной группы вместе с вихрями могут проникать через Субтропический фронт на юг в Субантарктическую зону.

КЛЮЧЕВЫЕ СЛОВА: Зоопланктон, щетинкочелюстные, молекулярная филогения, Атлантический океан, Южный океан.

Genetic diversity of *Eukrohnia hamata* (Chaetognatha) in the South Atlantic: analysis of gene mtCO1

D.N. Kulagin¹, A.N. Stupnikova¹, T.V. Neretina²,
N.S. Muge³

¹ P.P.Shirshov Institute of Oceanology Russian Academy of Science, 36, Nakhimovsky prospect, Moscow, 117997, Russia.

e-mail: kulagin.dima@gmail.com

² White Sea Biological Station, Department of Biology Lomonosov Moscow State University, P.O. Box 20, Glavpochtamt, Kandalaksha raion, Murmanskaya oblast 184042, Russia.

³ Russian Federal Research Institute of Fisheries and Oceanography, 17 Verhnyaya Krasnoselskaya, Moscow 107140, Russia.

ABSTRACT: Genetic diversity and structure of the cosmopolitan chaetognath *Eukrohnia hamata* became the object of our research. The material was partly collected in the Atlantic Sector of the Sothern Ocean (17 specimens) and partly taken from the GenBank NCBI (2 specimens from Arctica and 3 specimens from South East Atlantic). All 22 specimens analyzed had unique haplotypes in their 5' COI gene fragment ("barcoding" region) mtDNA sequences. Four distinct lineages were revealed by the phylogenetic analysis. These lineages (populations) had significant genetic differences that made 7–13% of the nucleotide substitutions and were geographically separated. The boundaries of their distribution are the large-scale oceanic fronts. Antarctic population can be distinguished in the Atlantic sector of the Southern Ocean to the south of the Polar Front in the Antarctic zone. To the north of the Polar Front in the Polar Frontal Zone and the Subantarctic Zone — Subantarctic population can be distinguished. Antarctic Circumpolar Current maintains genetic homogeneity of the Antarctic and Subantarctic populations of *E. hamata* within the whole Atlantic sector of the Southern Ocean. Tropical population was distinguished to the north of the Subtropical Front, but individuals of *E. hamata* from this lineage can reach the Subantarctic Zone with the rings of the Subtropical Front.

KEY WORDS: Zooplankton, chaetognaths, molecular phylogeny, the Atlantic Ocean, Southern Ocean.

Введение

Существуют две точки зрения на вопрос взаимодействия и изолированности популяций зоопланктона, не отделенных четкими барьерами. Одни авторы считают, что популяциям видов зоопланктона с широким ареалом в водах Мирового океана свойственна генетическая однородность. Это объясняется наличием крупномасштабных океанских циркуляций и течений, которые могут обеспечивать генетический обмен между пространственно удаленными частями популяции (Palumbi, 1992; Pierrot-Bults, 1997). Однако в исследованиях последних лет для ряда представителей зоопланктона показано наличие генетически различающихся популяций, приуроченных к разным водным массам (Bucklin et al., 2000; Goetze, 2005). Первые подобные работы для щетинкочелюстных

(Chaetognatha) выполнены на некоторых широко распространенных видах, таких как *Parasagitta elegans* (Verrill, 1873) и *P. setosa* (Müller, 1847) (Peijnenburg et al., 2005, 2006), *Caecosagitta macrocephala* (Fowler, 1904) (Miyamoto et al., 2010).

Для вида-космополита *Eukrohnia hamata* (Möbius, 1875), населяющего пелагиаль всех океанов (Bieri, 1959; Alvaríño, 1969), работ по изучению его генетической структуры не опубликовано. Исследование вопросов взаимодействия популяций и генетической неоднородности этого широко распространенного вида щетинкочелюстных представляет особый интерес. так как его вертикальное распределение меняется в зависимости от широты. В субполярных и полярных районах *E. hamata* населяет преимущественно эпи- и верхнюю мезопелагиаль, а в низких широтах её вертикальное распределение ог-

раничено мезо- и батипелагиалью (Bieri, 1959; Alvariño, 1964), где вид населяет промежуточные и глубинные воды северо-атлантического и антарктического происхождения. Наиболее многочисленна *E. hamata* в полярных районах и является самым массовым видом щетинкочелюстных в Южном океане, как в Антарктической, так и в Субантарктической зонах (David, 1958a; Alvariño, 1964).

Данное исследование проведено с целью изучения роли океанических фронтов в формировании популяционной структуры вида на основании молекулярных данных. В работе получены последовательности фрагмента митохондриального гена *COI E. hamata* из различных районов Атлантического сектора Южного океана. Проведено сравнение с уже имеющимися в базе данных GenBank NCBI последовательностями *COI*-фрагмента *E. hamata* из других районов Мирового океана. Морфологические исследования *E. hamata* в рамках работы не выполнялись ввиду отсутствия в имеющихся материалах достаточного количества половозрелых особей, необходимых для подобного рода исследований.

Материал и методы

СБОР МАТЕРИАЛА. Материалом для работы послужили пробы зоопланктона, собранные на двух разрезах в западной и восточной частях Атлантического сектора Южного океана в ходе 30-го рейса НИС «Академик Иоффе» (3 декабря 2009 г. — 11 января 2010 г.). Основная часть материала собрана на восточном разрезе (рис. 1). Станции отбора проб располагали таким образом, что они охватили все водные массы в пределах Антарктического циркумполярного течения, которое характеризуется системой непрерывных хорошо выраженных фронтов. Основные из этих фронтов (Субантарктический фронт и Полярный фронт) делят Южный океан на зоны: Субантарктическая зона, Полярная фронтальная зона и Антарктическая зона (Orsi

et al., 1995). На западном разрезе (в проливе Дрейка) из-за сложной гидрологической обстановки (выраженное меандрирование фронтов и наличие большого количества вихрей) для анализа отобраны особи *Eukrohnia hamata* только с двух максимально удаленных друг от друга станций, расположенных одна — в Субантарктической зоне, а вторая — в Антарктической. Эти точки включены в анализ с целью проверки однородности генетической структуры вида в пределах всего Атлантического сектора Южного океана.

Пробы отбирали сетью Джеди 37/50 (площадь входного отверстия 0,1 м², ячея фильтрующего конуса 500 мкм), облавливали слой 0–300 м. В полученных пробах зоопланктона сразу после их сбора определяли и отбирали живых особей *E. hamata* и фиксировали в 96%-ном этаноле, через сутки спирт в пробирках с животными полностью обновляли. Спиртовые пробы в дальнейшем хранили при температуре +4°C до экстракции ДНК. Для дальнейшего молекулярно-генетического исследования отбирали особей размером 11–17 мм с развивающимися мужскими и женскими гонадами, что позволило достоверно различать *E. hamata* и морфологически близкий вид *E. bathypelagica* Alvariño, 1962 (по таким признакам, как плотность тела, относительные размеры хвостового отдела, форма яичников, относительные размеры яйцеклеток и количество их рядов в яичнике) (Casanova, 1999). Для исследования были отобраны 17 особей *E. hamata*.

ВЫДЕЛЕНИЕ ДНК, ПОЛИМЕРАЗНАЯ ЦЕПНАЯ РЕАКЦИЯ И СЕКВЕНИРОВАНИЕ. Тотальную ДНК выделяли на колонках фирмы «Promega» (набор Wizard Genome Purification Kit) согласно протоколу производителя. Концентрацию и степень очистки выделенной ДНК определяли методом электрофореза в агарозном геле (1,2% агарозы). Выделенную ДНК использовали в качестве матрицы для ПЦР. Амплификацию проводили с использованием универсальных праймеров (Folmer et al., 1994) LCO 1490

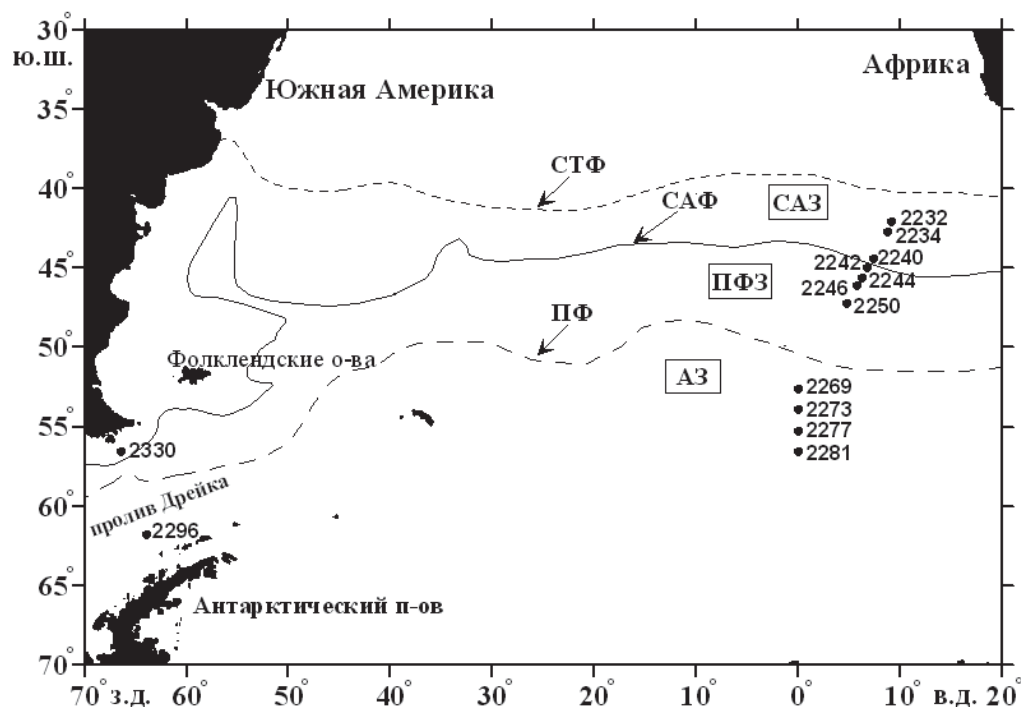


Рис. 1. Положение станций сбора материала.

СТФ — Субтропический фронт, САФ — Субантарктический фронт, ПФ — Полярный фронт; САЗ — Субантарктическая зона, ПФЗ — Полярная фронтальная зона, АЗ — Антарктическая зона. Расположение фронтов взято из работы Orsi и соавторов (1995) и скорректировано в районах прохождения разрезов в соответствии с гидрологической обстановкой на момент сбора материала.

Fig. 1. Locations of sampling stations.

СТФ — Subtropical Front, САФ — Subantarctic Front, ПФ — Polar Front; САЗ — Subantarctic Zone, ПФЗ — Polar Frontal Zone, АЗ — Antarctic Zone. Location of the fronts is taken from Orsi et al. (1995) and corrected in the areas of the transects according to the hydrological situation at the time of collection material.

(GGTCAACA-AATCATAAAGATATTGG) и HCO 2198 (TAAACTTCAGGGTGACCA AAAAATCA) по следующей схеме: предварительное плавление ДНК — 94°C 15 мин, синтез ПЦР-продуктов (35 циклов) — плавление — 94°C, 15 с, отжиг праймеров — 45°C, 30 с, синтез ДНК — 72°C, 1 мин., окончательная достройка цепей — 72°C, 10 мин. Продукты реакции анализировали с применением электрофореза в 2%-ном агарозном геле. Секвенирование проводили с тех же праймеров в обоих направлениях на автоматическом секвенаторе ABI Prism 3100 Genetic Analyzer («Applied Biosystems HITACHI», США) с использованием набора реактивов BigDye v.1.1. Множественное

выравнивание полученных последовательностей проводили с помощью программы ClustalW (Wang, Jiang, 1994). Для филогенетического анализа все выровненные последовательности обрезали по самой короткой цепочке (GenBank, GQ368389), в результате чего все анализируемые последовательности имели одинаковую длину 516 пн. Построение филограммы выполнили методом ближайшего соседа (neighbour-joining method) (Saitou, Nei, 1987). Оценку достоверности топологии реконструированного дерева определяли методом бутстреп-анализа (bootstrap analysis) (Felsenstein, 1985). Индексы бутстрепа подсчитывали для 1000 псевдореплик.

Последовательности, полученные в результате данного исследования, депонированы в базе данных GenBank, NCBI, под номерами JN604020–JN604036 (табл. 1). Для нашего анализа, кроме собственных материалов, были использованы все имеющиеся в базе данных GenBank нуклеотидные последовательности того же фрагмента гена *mtCOI E. hamata*. Всего в базе данных под именем «*Eukrohnia hamata*» было найдено 5 образцов — два образца из Арктического бассейна, изученные Vucklin и соавторами (2010), и 3 образца из субтропического района Южной Атлантики, изученные Jennings и соавторами (2010) (табл. 1).

Результаты

Нами получены 17 и проанализированы (с учетом заимствованных из GenBank) 22 нуклеотидные последовательности фрагмента митохондриального гена *COI*. Проведенный филогенетический анализ позволил достоверно разбить все анализируемые нуклеотидные последовательности на 3 группы: П-1, П-2 и П-3. Внутри группы П-3 можно также выделить две подгруппы: П-3а и П-3б (рис. 2). Группа П-1 включает в себя особей, которые собраны на станциях, расположенных исключительно южнее Полярного фронта (в Антарктической зоне), причем как в западной, так и в восточной частях Атлантического сектора Южного океана. Группа П-2 состоит только из тех особей *E. hamata*, которые собраны на станциях между Полярным и Субтропическим фронтами (Полярная фронтальная и Субантарктическая зоны), также на восточном и западном разрезах. Одна особь, собранная на станции 2232 (расположена на 42° ю.ш. в Субантарктической зоне вблизи прохождения Субтропического фронта), формирует группу П-3а. В эту же группу входят три особи из базы данных GenBank, которые были собраны в субтропическом районе юго-восточной части Атлантического океана (между 13° и 26° ю.ш. и 0° и 10° в.д.). Группу П-3б формируют две особи из базы данных GenBank, собранные в Арктике.

Генетические различия между выделенными группами составили от 7 до 13%. Наибольшие различия (12,7%) отмечены между группой П-1 и П-3б, то есть между особями из Антарктической зоны и Арктики. Практически такой же величины достигают различия между группами П-1 (Антарктическая зона) и П-2 (Субантарктическая и Полярная фронтальная зоны). Минимальные генетические различия отмечены между группами П-3а и П-3б (между арктическими образцами и образцами из субтропической зоны Южной Атлантики и со станции 2232) — около 7% замен в нуклеотидной последовательности. Внутри каждой из выделенных групп также наблюдается довольно значительный полиморфизм (1–3% нуклеотидных замен).

Обсуждение

Проведенный филогенетический анализ по фрагменту гена *mtCOI* показал существенные различия между выделенными группами особей *E. hamata*, которые имеют разное географическое распространение (рис. 3). Столь высокие генетические различия среди беспозвоночных обычны на видовом уровне (Costa et al., 2007; Waugh, 2007). Но для щетинкочелюстных в целом характерен высокий полиморфизм этого фрагмента гена *mtCOI*, показанный для ряда видов: *Eukrohnia macroneura* Casanova, 1986, *Eukrohnia fowleri* Ritter-Záhony, 1909, *Pseudosagitta lyra* (Krohn, 1853), *Sagitta bipunctata* Quoy & Gaimard, 1828, *Solidosagitta planctonis* (Steinhaus, 1896) (Jennings et al., 2010). Тем не менее, на основании полученных результатов мы можем предположить, что космополитический вид *E. hamata* представляет собой комплекс видов. Но для подтверждения репродуктивной изоляции выделенных групп недостаточно исследований только митохондриальных генетических маркеров, которые наследуются по материнской линии (Funk, Omland, 2003); необходимы исследования по ядерным генетическим маркерам (Palumbi et al., 2001; Miyamoto et al., 2010), а также поиск морфологических раз-

Таблица 1. Проанализированные особи *Eukrohnia hamata*, использованные в данной работе. САЗ — Субантарктическая зона, ПФЗ — Полярная фронтальная зона, АЗ — Антарктическая зона, А — Арктика, ЮВА — юго-восточная Атлантика.

Table 1. Specimens of *Eukrohnia hamata*, used in the work. САЗ — Subantarctic Zone, ПФЗ — Polar Frontal Zone, АЗ — Antarctic Zone, А — the Arctic Basin, ЮВА — the South East Atlantic.

Станция	Дата	Широта	Долгота	Количество особей	Присвоенный номер в GenBank NCBI	Район сбора
2232	10.12.2009	42,11° ю.ш.	9,19° в.д.	2	JN604029 JN604031	САЗ
2234	11.12.2009	42,69° ю.ш.	8,74° в.д.	1	JN604030	САЗ
2240	12.12.2009	44,43° ю.ш.	7,33° в.д.	2	JN604021 JN604028	САЗ
2242	13.12.2009	44,98° ю.ш.	6,81° в.д.	1	JN604032	ПФЗ
2244	13.12.2009	45,63° ю.ш.	6,30° в.д.	1	JN604027	ПФЗ
2246	13.12.2009	46,10° ю.ш.	5,76° в.д.	1	JN604033	ПФЗ
2250	14.12.2009	47,23° ю.ш.	4,69° в.д.	1	JN604034	ПФЗ
2269	19.12.2009	52,60° ю.ш.	0,0°	1	JN604035	АЗ
2273	20.12.2009	53,92° ю.ш.	0,0°	1	JN604024	АЗ
2277	21.12.2009	55,24° ю.ш.	0,0°	1	JN604022	АЗ
2281	22.12.2009	56,56° ю.ш.	0,0°	1	JN604036	АЗ
2296	03.01.2010	61,82° ю.ш.	63,97° з.д.	2	JN604020 JN604027	АЗ
2330	09.01.2010	56,58° ю.ш.	66,47° з.д.	2	JN604023 JN604025	САЗ
Bucklin et al., 2010	29.06.2005	72,37° н.ш.	155,22° з.д.	2	FJ602472 FJ602473	А
Jennings et al., 2010	17.11.2007	13,42° ю.ш.	0,65° в.д.	1	GQ368390	ЮВА
	21.11.2007	25,60° ю.ш.	9,74° в.д.	1	GQ368389	ЮВА
	20.11.2007	23,24° ю.ш.	8,24° в.д.	1	GQ368388	ЮВА

личий у половозрелых особей, которые в Южном океане встречаются крайне редко и только на больших глубинах (более 500 м, личные наблюдения). В работе выделенные группы П-1, П-2, П-3а и П-3б мы будем называть генетически дифференцированными популяциями.

В данном исследовании мы не приводим оценки времени дивергенции выделенных групп. Известно, что темпы дивергенции у

разных таксонов по гену *mtCOI* разнятся. В связи с отсутствием реперных данных для этой группы, откалибровать молекулярные часы по полученным данным не представляется возможным.

Из четырех выделенных групп *E. hamata* три группы (П-1, П-2 и П-3а) отмечаются в Южной Атлантике, причем распространение двух из них зафиксировано только в Южном океане, за северную границу кото-

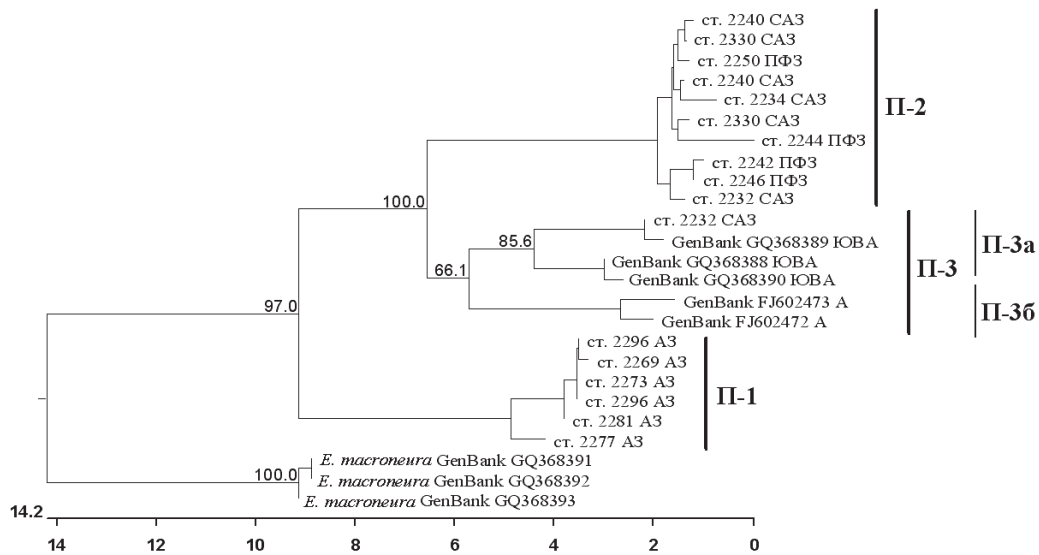


Рис. 2. Молекулярно-филогенетическое дерево, построенное методом ближайшего соседа, на основе нуклеотидных последовательностей фрагмента гена *mtCOI*. В качестве внешней группы взят другой вид данного рода — *Eukrohnia macroneura*. В филограмму включены нуклеотидные последовательности из базы данных GenBank.

А — особи из Арктического бассейна, ЮВА — особи из субтропического района юго-восточной части Атлантического океана. По горизонтальной шкале отмечено различие в последовательностях гена *mtCOI* в процентах замен.

Fig. 2. Neighbor-joining phylogenetic tree of 22 specimens of *Eukrohnia hamata* based on *mtCOI* sequences. Outgroup - *Eukrohnia macroneura*. In filogramma were included nucleotide sequences from the database GenBank.

A — specimens from the Arctic Basin, ЮВА — specimens from the South East Atlantic. The horizontal scale marked difference in the sequences of the gene *mtCOI* percentage changes.

рого принят Субтропический фронт (Deason, 1937). Практически весь Южный океан занимает Антарктическое циркумполярное течение (полоса шириной около 1500 миль), которое включает в себя систему из множества непрерывных циркумполярных фронтов (струй течения) (Orsi et al., 1995; Sokolov, Rintoul, 2009). Достаточно частая сетка станций, выполненных на восточном разрезе, позволяет с уверенностью сказать, что географической границей между группами П-1 и П-2 служит Полярный фронт. Особи *E. hamata*, формирующие группу П-1, отмечены исключительно южнее Полярного фронта, в Антарктической зоне, а особи, формирующие группу П-2, отмечены к северу от Полярного фронта — между Полярным и Субтропическим фронтами. Следовательно, особи из группы П-2 отмечены только в Суб-

тарктической и Полярной фронтальной зонах (ПФЗ). Интересно, что в ПФЗ не отмечены особи из группы П-1 (населяют антарктические воды), хотя ПФЗ является зоной смешения субантарктических и антарктических вод (Patterson, Whitworth, 1989).

Стоит отметить, что особи *E. hamata*, собранные в пределах одной водной массы (и, соответственно, в пределах одной гидрологической зоны) в западной и восточной частях Атлантического сектора Южного океана, почти не имеют генетических различий по исследуемому фрагменту гена *mtCOI* — например, станция 2296 на западном разрезе и станции 2269 и 2273 на восточном разрезе в группе П-1 или станция 2330 на западном разрезе и станции 2240 и 2250 на восточном разрезе в группе П-2 (рис. 2). Заметим, что расстояние между западным и

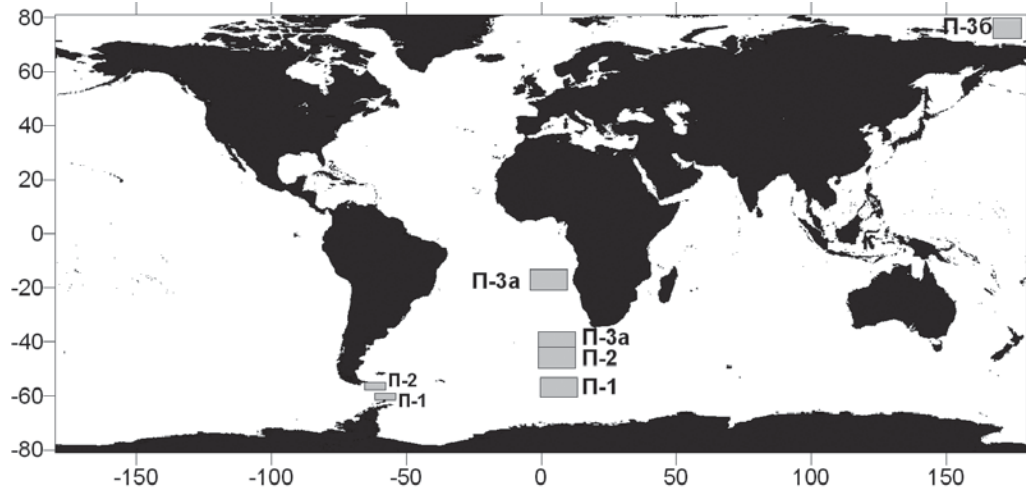


Рис. 3. Географическое распространение выделенных генетически различающихся групп *E. hamata*.
Fig. 3. Geographical distribution of genetically distinguished lineages of *E. hamata*.

восточным разрезами составляет около 3000 морских миль. При этом практически максимальные генетические различия по гену *mtCOI* наблюдаются между группами П-1 и П-2, которые географически разделены лишь Полярным фронтом — мощным течением шириной, в среднем, 100–150 миль.

На основании полученных данных мы можем предположить наличие двух генетически различающихся популяций *E. hamata* в Южном океане — антарктическая популяция к югу от Полярного фронта и субантарктическая — к северу от Полярного фронта. Субантарктический фронт, который ограничивает Субантарктическую зону от Полярной фронтальной зоны, по нашим данным не является географической границей распространения особей *E. hamata* из разных генетических групп (популяций). Ранее в Южном океане для *E. hamata* П. Дэвид предполагал существование двух рас, более-менее разделенных Полярным фронтом, но описания морфологических признаков, по которым бы эти расы различались между собой, автор не приводит. Известно лишь, что более крупные животные отмечаются в холодных антарктических водах, а более мелкие — в субантарктических водах (David, 1958b).

Особи *E. hamata* из группы П-3а, по всей видимости, можно отнести к тропической популяции, распространение которой на юг в Атлантическом океане ограничено Субтропическим фронтом. Однако одна особь, принадлежащая к этой группе, была нами отмечена на восточном разрезе к югу от Субтропического фронта — в Субантарктической зоне. Эта находка объясняется тем, что станция, на которой была отобрана данная особь, находилась в пределах антициклонического вихря, который с севера несет теплую субтропическую воду. Этот вихрь был идентифицирован на спутниковых снимках поверхностной температуры воды в период взятия проб. Снимок был получен авторами путем обработки данных со спутника MODIS AQUA, размещенных в базе данных Ocean Color (<http://oceancolor.gsfc.nasa.gov>). О наличии субтропических вод, с которыми хетогнаты могут проникать в более холодную Субантарктическую зону, свидетельствуют находки в пробе с данной станции других представителей тропической фауны, в частности некоторых тропических видов эуфаузиид рода *Stylocheiron* (собственные неопубликованные данные). Следовательно, Субтропический фронт является южной границей распространения особей *E. hamata*,

формирующих группу П-3а (тропическая популяция), но проникновение особей данной группы через фронт в другую гидрологическую зону возможно посредством вихрей, которые часто образуются в подобных фронтальных системах (Голивец, Кошляков, 2009).

Таким образом, в Атлантическом океане показано существование как минимум трех генетически дифференцированных групп для вида-космополита *E. hamata*, который обладает одним из самых широких ареалов среди видов щетинкочелюстных. Показано, что генетические расстояния не пропорциональны географическому расстоянию, разделяющему популяции, а границами распространения популяций являются гидрологические границы; для Южного океана — Субтропический и Полярный фронты.

Благодарности

Авторы благодарят д.б.н. М.В. Флинта, д.б.н. А.Л. Верещаку (ИО РАН) и д.б.н. А.Б. Цетлина (МГУ) за обеспечение возможности выполнения данной работы, а также сотрудников Лаборатории структуры и динамики планктонных сообществ Института океанологии им. П.П. Ширшова РАН и Лаборатории биохимической эмбриологии Института биологии развития им. Н.К. Кольцова РАН за консультации и помощь в выполнении отдельных этапов работы. Работа проводилась при финансовой поддержке Министерства образования и науки Российской Федерации (Госконтракт 16.512.11.52133), программ Президиума РАН 15П и 21П и грантом подпрограммы «Генофонды и генетическое разнообразие» программы Президиума РАН «Биологическое разнообразие».

Литература

Голивец С.В., Кошляков М.Н. 2009. Синоптические вихри Субантарктического и Агульяского фронтов и формирование Антарктической промежуточной воды в Атлантическом океане // *Океанология*. Т.49. №2. С.165–180.

- Alvariño A. 1964. Bathymetric distribution of chaetognaths // *Pacific Science*. Vol.18. No.1. P.64–82.
- Alvariño A. 1969. Los Quetognatos del Atlantico. Distribucion y notas esenciales de sistematica // *Trabajos Instituto Espanol de Oceanografia*. Vol.37. P.1–290.
- Bieri R. 1959. The distribution of the planktonic Chaetognatha in the Pacific and their relationship to the water masses // *Limnology and Oceanography*. Vol.4. No.1. P.1–28.
- Bucklin A., Astthorsson O.S., Gislason A., Allen L.D., Smolenack S.B., Wiebe P.H. 2000. Population genetic variation of *Calanus finmarchicus* in Icelandic waters: preliminary evidence of genetic differences between Atlantic and Arctic populations // *ICES Journal of Marine Science*. Vol.57. No.6. P.1592–1604.
- Bucklin A., Hopcroft R.R., Kosobokova K.N., Nigro L.M., Ortman B.D., Jennings R.M., Sweetman C.J. 2010. DNA barcoding of Arctic Ocean holozooplankton for species identification and recognition // *Deep-Sea Research II: Topical Studies in Oceanography*. Vol.57. P.40–48.
- Casanova J-P. 1999. Chaetognatha // D. Boltovskoy (ed.). *South Atlantic Zooplankton*. Leiden: Backhuys Publishers. P.1353–1374.
- Costa F.O., deWaard J.R., Boutillier J., Ratnasingham S., Dooh R.T. et al. 2007. Biological identifications through DNA barcodes: the case of the Crustacea // *Canadian Journal of Fisheries and Aquatic Science*. Vol.64. P.272–295.
- David P.M. 1958a. The distribution of the Chaetognatha of the Southern Ocean // *Discovery Reports*. Vol.29. P.199–228.
- David P.M. 1958b. A new species of *Eukrohnia* from the Southern Ocean with a note on fertilization // *Proceedings of the Zoological Society of London*. Vol.131. No.4. P.597–606.
- Deacon G.E.R. 1937. The hydrology of the Southern Ocean // *Discovery Reports*. Vol.15. P.1–124.
- Felsenstein J. 1985. Confidence limits on phylogenies: An approach using the bootstrap // *Evolution*. Vol.39. P.783–791.
- Folmer O., Black M., Hoeh W., Lutz R., Vrijenhoek R. 1994. DNA primers for amplification of mitochondrial cytochrome c oxidase subunit I from diverse metazoan invertebrates // *Molecular Marine Biology and Biotechnology*. Vol. 3. No.5. P.294–299.
- Funk D.J., Omland K.E. 2003. Species-level paraphyly and polyphyly: frequency, causes, and consequences, with insights from animal mitochondrial DNA // *Annual Review of Ecology Evolution and Systematics*. Vol.34. P.397–423.
- Goetze E. 2005. Global population genetic structure and biogeography of the oceanic copepods *Eucalanus hyalinus* and *E. spinifer* // *Evolution*. Vol.59. No.11. P.2378–2398.
- Jennings R.M., Bucklin A., Pierrot-Bults A. 2010. Barcoding of arrow worms (Phylum Chaetognatha) from three oceans: genetic diversity and evolution within an enigmatic phylum // *PLoS ONE*. Vol.5. No.4. P.1–7.

- Miyamoto H., Machida R.J., Nishida S. 2010. Genetic diversity and cryptic speciation of the deep sea chaetognath *Caecosagitta macrocephala* (Fowler, 1904) // *Deep-Sea Research II*. Vol.57. P.2211–2219.
- Orsi A.H., Whitworth T., Nowlin Jr. W.D. 1995. On the meridional extent and fronts of the Antarctic Circumpolar Current // *Deep-Sea Research I*. Vol.42. P.641–673.
- Palumbi S.R. 1992. Marine speciation on a small planet // *Trends in Ecology and Evolution*. Vol.7. No.4. P.114–118.
- Palumbi S.R., Cipriano F., Hare M.P. 2001. Predicting nuclear gene coalescence from mitochondrial data: the three-times rule // *Evolution*. Vol.55. No.5. P.859–868.
- Patterson S.L., Whitworth T. 1989. Physical Oceanography. Antarctic Sector of the Pacific // Elsevier Oceanography Series. Vol.51. P.55–93.
- Peijnenburg K., van Haastrecht E.K., Fauvelot C. 2005. Presentday genetic composition suggests contrasting demographic histories of two dominant chaetognaths of the North-East Atlantic, *Sagitta elegans* and *S. setosa* // *Marine Biology*. Vol.147 P.1279–1289.
- Peijnenburg K., Fauvelot C., Breeuwer A.J., Menken S. 2006. Spatial and temporal genetic structure of the planktonic *Sagitta setosa* (Chaetognatha) in European seas as revealed by mitochondrial and nuclear DNA markers // *Molecular Ecology*. Vol.15. No.11. P.3319–3338.
- Pierrot-Bults A.C. 1997. Biological diversity in oceanic macrozooplankton: more than counting species // R.F.G. Ormond, J.D. Gage, J.D. Angel (eds.). *Marine Biodiversity: Patterns and Processes*. New York: Cambridge University Press. P.69–93.
- Saitou N., Nei M. 1987. The neighbor-joining method: A new method for reconstructing phylogenetic trees // *Molecular Biology and Evolution*. Vol.4. P.406–425.
- Sokolov S., Rintoul S.R. 2009. Circumpolar structure and distribution of the Antarctic Circumpolar Current fronts: 1. Mean circumpolar paths // *Journal of Geophysical Research*. Vol.114. P.1–19.
- Wang L., Jiang T. 1994. On the complexity of multiple sequence alignment // *Journal of Computational Biology*. Vol.1.P.337–348.
- Waugh J. 2007. DNA barcoding in animal species: progress, potential and pitfalls // *BioEssays* Vol.29. P.188–197.

Ответственный редактор Е.Н. Темерева