

Михаил К.Г.

РОССИЙСКАЯ АКАДЕМИЯ НАУК

ЗООЛОГИЧЕСКИЙ
ЖУРНАЛ

(ОТДЕЛЬНЫЙ ОТТИСК)

МОСКВА

© 1995 г. К. Г. МИХАЙЛОВ

ВЫДЕЛЕНИЕ ВНУТРИРОДОВЫХ ГРУППИРОВОК У ПАУКОВ РОДА *CLUBIONA* (ARANEI, CLUBIONIDAE): ТИПОЛОГИЧЕСКАЯ ПРОЦЕДУРА

При помощи типологического метода в составе рода *Clubiona* (в объеме голарктической фауны) выделено четыре подрода, а в подроде *Clubiona* s. str.— 15 групп и 10 подгрупп видов. Охарактеризованы три основных и один комбинативный морфотип. *Clubiona*, на основании которых выделены подроды. Основа для выделения всех указанных группировок — признаки гениталий самцов и самок, в большинстве случаев сопряженные. Обсуждается уровень морфологической генеральности признаков и сходства видов, включаемых в различные внутриродовые группировки *Clubiona*.

Настоящая работа представляет собой попытку применения типологической процедуры (Мейен, 1978; Любарский, 1991) в систематике пауков, в частности, для выделения внутриродовых группировок, традиционно отличающихся нечеткостью диагноза и расплывчатостью границ. Такие группировки в составе рода *Clubiona*, без обоснования их выделения, описаны ранее рядом авторов на материале европейской и североамериканской фауны (см. например, Lohmander, 1945; Wiegle, 1965; Dondale, Redner, 1982). Мои данные в основном подтвердили статус этих группировок и добавили новые, выделенные преимущественно по фауне Дальнего Востока России и прилежащих регионов (Mikhailov, 1990, 1991; Mikhailov, 1994). Последние в настоящее время приняты наиболее активно работающими японскими систематиками (Ono, 1992; Hayashi, Yoshida, 1993). Однако обоснование выделения группировок до сих пор было лишь кратко изложено в автореферате кандидатской диссертации (Михайлов, 1992). Целью настоящей статьи является развернутая аргументация такого выделения. Результатом приведенных ниже рассуждений является система группировок рода *Clubiona*, опубликованная ранее (см. выше).

Пользуясь случаем, выражаю глубокую благодарность сотрудникам Зоологического музея МГУ М. В. Гептнеру, Г. Ю. Любарскому и В. А. Спиридонову за доброжелательное обсуждение моей работы. Проект выполнен при финансовой поддержке Международного научного фонда 1993 г. и по биоразнообразию 1992/1993 гг.

МАТЕРИАЛ И МЕТОДИКА

Материалом для работы послужили 15 групп *Clubiona* голарктической фауны; наиболее детально исследован 71 вид фауны бывшего СССР (перечень см. Mikhailov, 1992). Высокое качество иллюстраций большинства современных работ по таксономии пауков (Edwards, 1958; Wiegle, 1965; Dondale, Redner, 1982 и др.) позволило также включить в анализ семь видов европейской фауны (вне СССР), 40 североамериканских видов и ряд форм, известных из Японии, Кореи и Китая.

Фотографии, приведенные на рис. 2, изготовлены на сканирующем электронном микроскопе JSM-50A Jeol.

В тексте статьи использованы следующие сокращения: *VGP* — вырост голени пальпы, *VK* — входные каналы, *VO* — входные отверстия, *TO* — тегулярный отдел, *EO* — эмболярный отдел.

Как известно, основной метод типологии — установление сходств, гомологий и сравнение объектов по выделенным сходствам. В дальнейших рассуждениях использованы также понятия уровня детальности, генеральности определяющего признака (известно также и в кладизме — Павлинов, 1990, с. 50—51) и мероно-таксономического отношения и несоответствия (Любарский, 1991; Михайлов, 1994).

Традиционно (т. е. в рамках нестрогой типологии) для построения системы рода *Clubiona* на внутриродовом уровне и выделения видов используют признаки строения копулятивных органов самца и самки. Другие исследованные мною признаки (результаты некоторых промеров тела и длина членников ног, вооружение ног, ширина глазного поля, окраска) либо не имеют таксономического значения, либо важны на родовом уровне. Так, по вооружению ног или соотношениям длин их членников можно различать роды *Clubiona*, *Elaver* и *Cheiracanthium*. В отдельных случаях особенности окраски дорсальной стороны брюшка облегчают габитуальное определение вида (*C. japonica*, *C. jucunda*, *C. riparia* и *C. subsultans*), но этот признак непостоянен и к тому же существен только для четырех из более чем 80 исследованных видов рода.

В качестве нижнего и верхнего пределов рассмотрения мы принимаем далее без доказательств существование видов *Clubiona*, определяемых по гениталиям, и родовых отличий, не связанных со строением копулятивных органов. Близкое к *Clubiona* строение гениталий можно найти в семействе *Gnaphosidae*, тогда как род *Cheiracanthium* (из того же семейства *Clubionidae*) отличается по этому признаку значительно больше. Существует даже точка зрения о близости рода *Cheiracanthium* к семейству *Sparassidae* (P. Lehtinen, личное сообщение). Здесь также не обсуждается вопрос о верхнем пределе повышения ранга группировок, выделяемых в пределах *Clubiona*. Возможно, в дальнейшем некоторым из них будет присвоен родовой статус (как это предлагал, например, Г. Ломандер — Lohmander, 1945).

Как видно из дальнейшего изложения, для внутриродовых группировок в роде *Clubiona* характерно специальное мероно-таксономическое отношение (Любарский, 1991 и др.), и признаки строения гениталий (при разном уровне генеральности их рассмотрения) однозначно (т. е. необходимо и достаточно) задают внутриродовые таксоны. Максимальная (на видовом уровне; по сравнению с другими органами) измененность гениталий пауков имеет и причинное объяснение с точки зрения биологической концепции вида. Эволюция отряда пауков в целом связана с развитием паутинной деятельности при значительной унификации строения самих пауков. Различия же в строении копулятивных органов очень важны для поддержания репродуктивной изоляции видов.

Рассмотрим более детально строение мужских гениталий *Clubiona* (рис. 1, 2). Морфологически и функционально основная часть пальпуса — бульбус любого паука подразделяется на гомологизированные признаки, мероны, называемые субтегулярным, тегулярным и эмболярным отделами (рис. 1, 1), происхождение которых остается неясным (различные гипотезы см. Иванов, 1965, с. 154; Kraus, 1984; Coddington, 1990). У разных видов *Clubiona* TO сильно различается по степени хитинизации. По-видимому, правильнее говорить о вторичной мембранизации TO, характерной для семейства *Clubionidae* и близких к нему форм (Kraus, 1984).

Итак, группа с полностью мембранизированным TO (1) включает виды с хитинизированным (1a) и нехитинизированным (1б, рис. 1, 2) EO. Для представителей последней группировки характерно также сильное разрастание TO. В другой группе (2) хитинизация TO выражена частично, в виде выроста в форме зацепки или молоточка (рис. 1, 3; 2, 1—2), а EO хитинизирован незначительно. Разрастание TO отсутствует. Помимо этих группировок, существуют еще виды с разрастанием TO и нехитинизированным EO, но с частичной хитинизацией TO (1'). Заметим, что принятое здесь разделение групп сначала по TO (1—2), а затем по EO (1a—1б) произвольно и вполне может быть заменено на обратное.

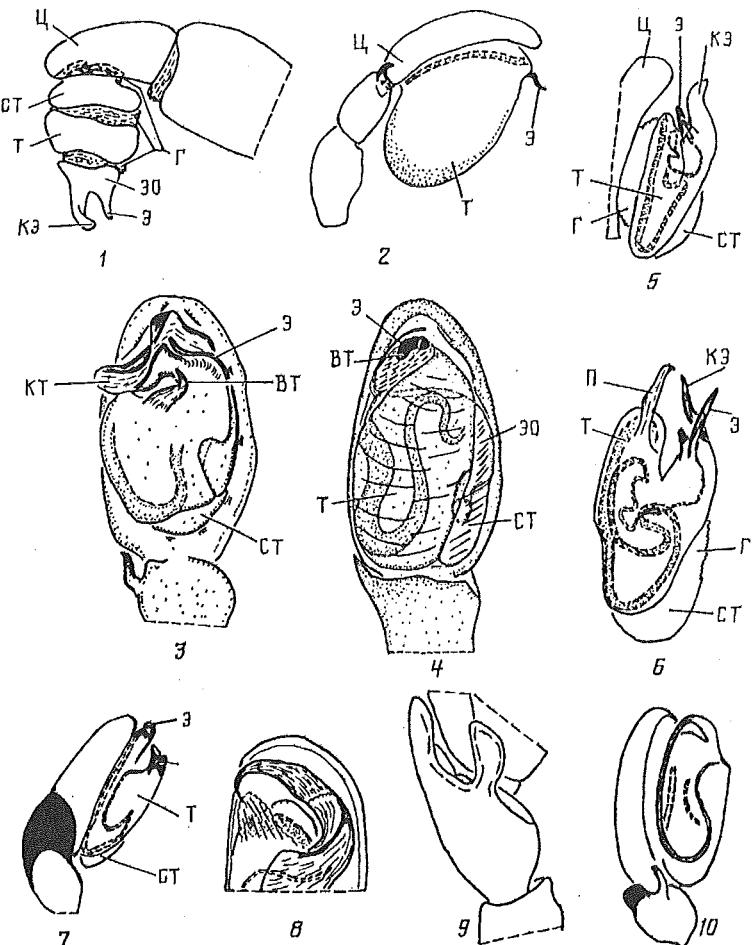


Рис. 1. Строение пальпы самца в роде *Clubiona*: 1 — гипотетическая примитивная конструкция, 2—10 — морфологические типы [2 — тип *Paraclubiona*: *C. corticalis*; 3 — тип *Japonionia*: *C. japonica*; 4 — тип *Biclounia*: *C. jucunda*; 5—10 — тип *Clubiona* s. str. (5 — *C. marmorata*, 6 — *C. reclusa*, 7 — *C. trivialis*, 8 — *C. alpicola*, 9 — *C. saxatilis*, 10 — *C. neglecta*)]. Вид сбоку — 2, 5, 7, 9, 10, вентрально — 3, 4, 6, 8. 1 — по: Kraus, 1984, 2, 5—8, 10 — по: Wielke, 1965, 9 — по: Thaler, 1981

Формы с сильно хитинизированным ЭО (1а) различаются по особенностям строения эмболюса и выроста ЭО (рис. 1, 5—10; 3, 6—12). Очевидно, эти детали строения представляют собой менее генерализованный признак, нежели мембранизация — хитинизация ТО и ЭО в целом либо разрастание ТО. У некоторых представителей этой группировки (*C. genevensis*, *G. viridula* и др.) значительное разрастание бульбуза происходит за счет ЭО, главным образом самого эмболюса.

Вырост голени пальпы (ВГП), как правило, хорошо выражен и важен для видовой диагностики в группе 1а, тогда как у других *Clubiona* он либо слабо развит (1б + 1'), либо довольно однообразен, хотя и может быть использован для определения видов (2).

Функционально с эмболюсом обычно связана еще одна структура тегулярной или эмболярной природы — так называемый кондуктор¹. Часто функция кондуктора очевидна и заключается в направлении движения эмболюса при копуляции

¹ К сожалению, функционирование гениталий *Clubiona* остается совершенно не исследованным,— в отличие, например, от близкайшего рода *Cheiracanthium* (Shinkai et al., 1991).

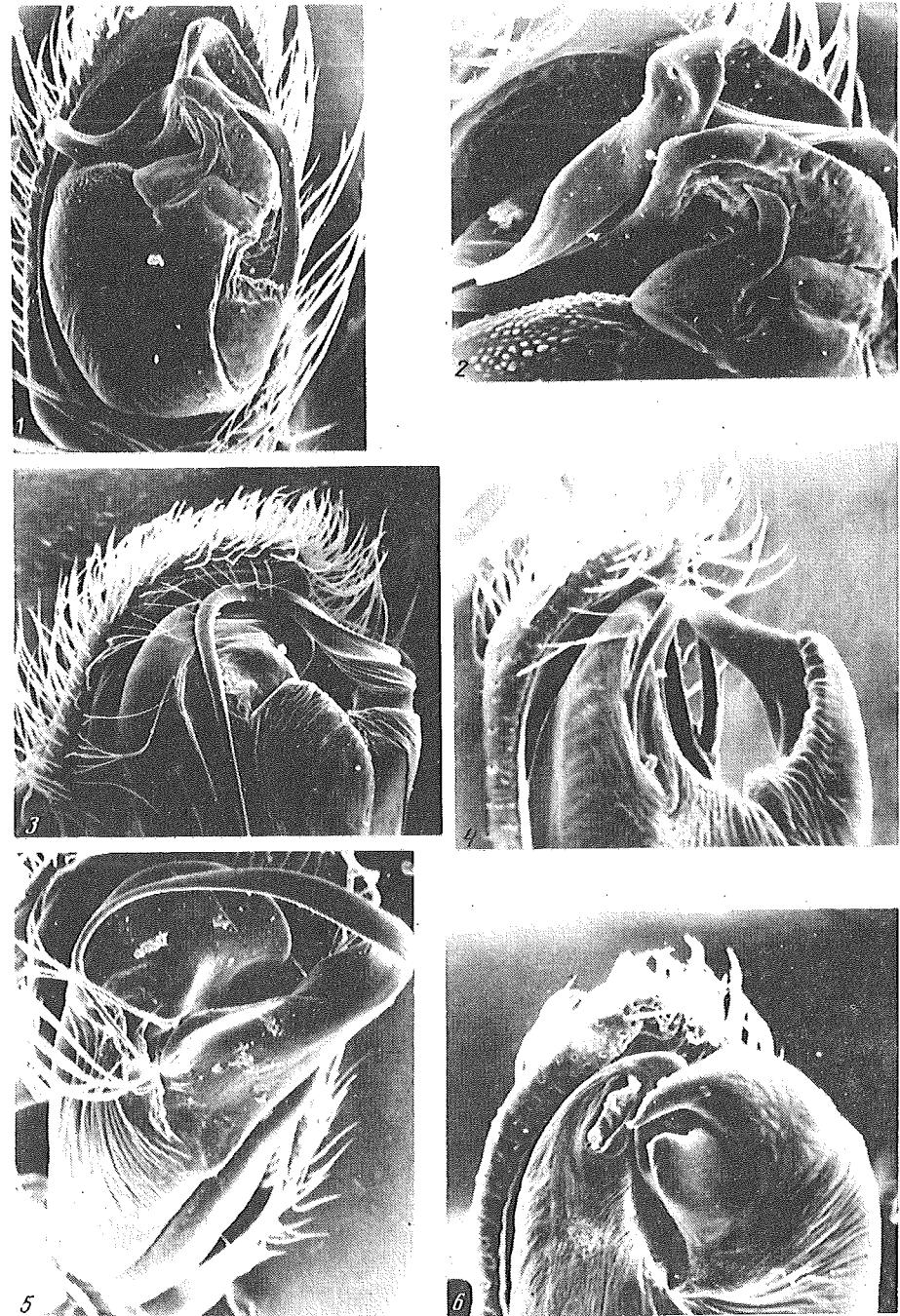


Рис. 2. Строение бульбуза самцов в роде *Clubiona*: 1, 2 — *C. japonica* (1 — $\times 100$, 2 — $\times 200$), 3 — *C. iriniae* ($\times 100$), 4 — *C. odesanensis* ($\times 150$), 5 — *C. caerulescens* ($\times 100$), 6 — *C. ezoensis* ($\times 150$)

(рис. 2, 1—2). Такой кондуктор с ярко выраженной функцией характерен для большинства видов группы 2 (здесь он тегулярной природы), одного из представителей группы 1б + 1' (*C. kurosawai*; также тегулярной природы) и ряда видов группы 1а (эмболярной природы — рис. 1, 5—6; 3, 7—8). В группе 2 кондуктор хитинизован слабо, но имеет специфическую форму, окаймляя эмболюс

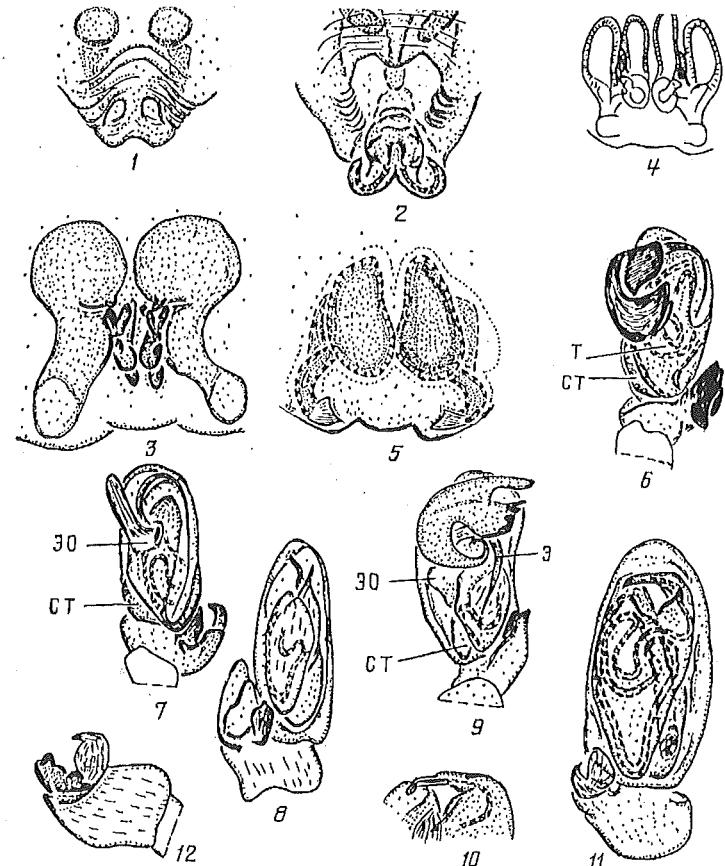


Рис. 3. Строение эпигини самки (1—5) и пальпы самца (6—12) в подроде *Clubiona* s. str.: 1, 6 — *C. abbotti*; 2, 8 — *C. chabrovi*; 7 — *C. maritima*; 3 — *C. sapporensis*; 4 — *C. phragmitis*; 5, 10 — *C. propinqua*; 9 — *C. zilla*; 11, 12 — *C. pseudogermanica* (1, 2, 5 — эпигина; 3, 4 — вульва изнутри, дорсально; 6, 7, 9, 11 — центрально; 10 — ЭО, центрально; 12 — ВГП, вентролатерально; 1, 6, 7 — по: Dondale, Redner, 1982, 4 — по: Wichle, 1965, 9 — по: Ono, 1986)

с трех сторон (кроме вентральной — рис. 2, 1—2)². У многих видов длинный и тонкий эмболяс «вводного» типа (по: Wichle, 1965) в покое лежит на поверхности бульбуза (тегулума) (рис. 2, 3—4; 3, 7). Окружающий его участок *TO* отличается более сильной мембранизацией и также называется «кондуктором», хотя его функциональное значение остается неясным. У *C. reclusa* и близких видов существует мембранный вырост *TO*, называемый протектором. Он образуется на вершине тегулума в том же месте, на котором возникает «кондуктор» у других форм (рис. 1, 6). Менее выраженный «протектор», на который в спокойном состоянии опирается толстый и длинный эмболяс, характерен для *C. lutescens* и близких видов (рис. 1, 8). Роль всех этих мембранных выростов в процессе копуляции неясна.

Таким образом, основные морфологические типы копулятивных органов самцов можно кратко охарактеризовать следующим образом:

Тип 16 + 1'. Сильное разрастание *TO*, изредка его частичная хитинизация. Слабое развитие *BGП*. Изредка мембранный кондуктор тегуллярного типа.

Тип 2. Тегулум развит нормально, частично хитинизован (в виде выроста специфической формы). *BGП* пальпы развит, специфической формы. Всегда

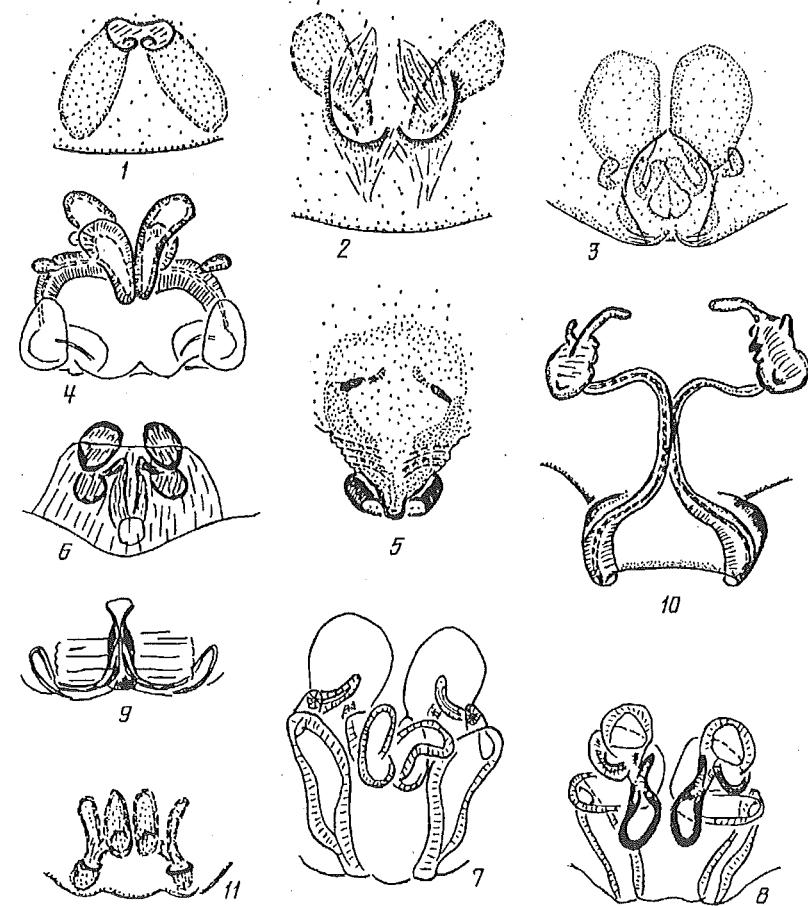


Рис. 4. Строение эпигини и вульвы самки в роде *Clubiona*: 1 — тип *Paraclubionia*: *C. corticalis*; 2 — тип *Japonionia*: *C. japonica*; 3 — тип *Bicluona*: *C. jucunda*; 4—11 — тип *Clubiona* s. str. (4 — *C. stagnalis*, 5 — *C. caerulescens*, 6 — *C. trivialis*, 7 — *C. terrestris*, 8 — *C. similis*, 9 — *C. maritima*, 10 — *C. kimyongkii*, 11 — *C. pseudogermanica*). 1—3, 5, 10, 11 — эпигина, 4, 6—8 — вульва, изнутри (дорсально), 9 — вульва, вентрально. 1, 4, 5, 7, 8, 14 — по: Wichle, 1965; 6, 9 — по: Dondale, Redner, 1982

выражен более хитинизованный, чем в предыдущем подроде, кондуктор тегуллярного типа (специфической формы; кроме *C. jucunda*).

Тип 1а. Тегулум развит нормально, его хитинизация практически не выражена. *BGП* от очень слабо до очень сильно развитого. Кондуктор, если выражен, эмболярного типа. Иногда развиты мембранные протекторно-«кондукторные» структуры на тегулуме.

Естественность объединения группировок 16 и 1' дополнительно подтверждается данными по морфологии гениталий самок (см. ниже).

Выделенные по структуре пальпуса морфологические типы хорошо соотносятся с таковыми, основанными на признаках строения копулятивных органов самок: мы наблюдаем почти тождественный объем группировок.

Эндегина открывается парой входных отверстий (*BO*) разнообразной формы, от круглых до щелевидных. Иногда *BO* открываются в одну ямку на срединной линии эпигини. *BO* расположены в передней (тип 16 + 1', рис. 4, 1), средней (тип 2, рис. 4, 2) и задней (тип 1а, рис. 3, 1—5; 4, 3—11) частях эпигини. От *BO* начинаются парные входные каналы (*BK*), направленные назад (16 + 1'), вперед (1а) или прямо в глубину эпигини (2).

² Сходная структура при совершенно иной общей конструкции пальпуса найдена в семействе Trechaeidae, близком к Pisauridae: род *Trechalea* (Carico, 1993, fig. 7, «guide»).

Единственный вид, самец и самка которого относятся к разным морфологическим типам — *C. jucunda*. По строению гениталий самец *C. jucunda* относится к типу 2 (рис. 1, 4), а самка — к типу 1а (рис. 4, 3). Этот вид заслуживает выделения в самостоятельный комбинативный морфотип (Михайлов, 1994).

Приведенные выше описания морфологических типов можно дополнить (за исключением *C. jucunda*) следующим образом:

Тип 1б + 1'. *ВО* в передней части эпигини. *ВК* направлены назад.

Тип 2. *ВО* в средней части эпигини. *ВК* направлены прямо вниз, в глубину эпигини либо немного вперед.

Тип 1а. *ВО* в задней части или на заднем краю эпигини. *ВК* направлены строго вперед.

Этим типам присвоен таксономический статус подродов³. Главные различия подродов *Clubiona* — строение бульбуза в целом и общее направление каналов эпигини, в то время как на видовом уровне играют роль детали строения *TO*, *ЭО*, *ВГП*, а также сперматек и атриумов. Все эти признаки менее генерализованы, чем подродовые, что соответствует принципу специального мерон-таксономического отношения.

Вид *C. jucunda* также заслуживает выделения в отдельный подрод.

Таким образом, в объеме голарктической фауны следует выделить четыре подрода: *Paraclubiona* (Lohmander, 1945)⁴ (морфотип 1б + 1'); Европа, Гималаи, Восточная Азия, преимущественно Австралия и юг Восточной Азии; около 30 видов), *Japoniona* Michailov, 1990 (морфотип 2; север Восточной Азии; три вида), *Bicluona* Michailov, 1994 (один вид; Восточная Азия), *Clubiona* s. str. Lohmander, 1945 (морфотип 1а; повсеместно; включает большинство видов рода — около 350).

Помимо подродового уровня, особенности строения *ЭО* и *ВГП* самца, *ВО*, *ВК*, атриумов и сперматек самки позволяют выделить группировки, традиционно называемые в арахнологической систематике группами видов и лишенные номенклатурного статуса. Использование в практической таксономии вненоменклатурных группировок свидетельствует о сложности, динамичности реальной (естественной) системы таксонов, стесняемой рамками статичной номенклатуры, зафиксированными в Международном кодексе (1988). Группы видов лишь отчасти подлежат действию Кодекса как интеркалярные названия комплексов видов (статья 6б). Специальные названия им не присваиваются, используя видовое название старейшего (по времени описания) вида, включаемого в группу.

Важное основание выделения групп видов — сопряженность признаков строения мужских и женских гениталий⁵, в случае рода *Clubiona* не совпадающая с их стереоспецифичностью, т. е. морфологическим соответствием по принципу «ключа и замка». В других родах пауков (например, в роде *Micaria* семейства *Gnaphosidae*) сопряженность отсутствует, и тогда группировки носят искусственный характер (для удобства работы с большими родами). Уровень генеральности признаков, на основании которых выделяют группы видов для рода *Clubiona*, очевидно, ниже подродового и выше видового. Будучи функционально стабилизированными (специализированными), признаки строения гениталий чрезвычайно мало изменчивы на внутривидовом уровне (как и у подавляющего большинства

³ Диагнозы всех внутриродовых группировок, выделенных ниже, частично опубликованы (Михайлов, 1990, 1991). Полностью они будут приведены в расширенном варианте статьи на английском языке.

⁴ В нашей статье (Михайлов, 1990, р. 143) при выделении подрода *Paraclubiona* ошибочно указано «comb. n.». В действительности, статус этого подрода впервые установлен Тульгреном (Tullgren, 1946).

⁵ Под сопряженностью признаков здесь и далее подразумевается идентичность состава группировок (таксосемафоронтов), выделяемых отдельно по признакам мужских и женских гениталий. Таксосемафоронт — группировка особей, инвариантом (архетипом) которых является меросемафоронт (подробнее см. Михайлов, 1994а).

пауков), тогда как между видами *Clubiona* в пределах групп видов они довольно разнообразны.

Подрод *Paraclubiona* включает одну группу видов, которую формально можно назвать *corticalis*; это утверждение предварительно, поскольку не учтены многочисленные виды подрода, обитающие в Юго-Восточной Азии и Австралии.

Подрод *Japoniona* включает одну группу видов, а *Bicluona* — единственный вид.

В подроде *Clubiona* s. str. хорошо выделяются следующие группы видов, отличающиеся сопряженными признаками:

reclusa — гарпуновидный *ВГП* и протектор на бульбузе самца (рис. 1, 6), значительное расстояние между атриумом и сперматекой в вульве, а также дуговидное направление каналов эпигини в сочетании с толстым слоем выстилающего их эпителия (видимо, железистого) (рис. 4, 4).

caeruleascens — сильное видоизменение эмболюса и *ВГП* самца (эмболюс — рис. 2, 5; Wieghele, 1965, Abb. 108—109): *ВГП* массивный с тремя крупными отростками, дорсальный отросток разветвленный, *ЭО* слит с основанием эмболюса, а также эпигини: она нависает на половину своей длины над эпигастральной щелью; сильно хитинизованы лишь задние углы эпигини (рис. 4, 5; Wieghele, 1965, Abb. 106—107),

trivialis — плоский *ВГП* в сочетании с широким эмболюсом самца (рис. 1, 7), простое строение округлой сперматеки у самки (рис. 4, 6),

lutescens — раздвоенный плоский *ВГП* с равными или почти равными отростками в сочетании с широким эмболюсом у самца (рис. 4, 8—9), овальный атриум в сочетании с изогнутой трубчатой сперматекой у самки (рис. 4, 7),

similis — раздвоенный плоский *ВГП* самца с неравными по длине и/или форме отростками, в сочетании с тонким эмболюсом самца (рис. 1, 10) и простой трубчатой или овальной неизогнутой сперматекой самки (рис. 4, 8);

abotti — сильно развитый вырост *ЭО* самца («*regular apophysis*» по: Dondale, Redner, 1982), выпуклый вентрально-пролатерально и вогнутый дорсо-ретролатерально в сочетании с раздвоенным неплоским *ВГП* (рис. 3, 6), сдвоенные (или слившиеся в полость) *ВО*, полукруглые *ВК* в сочетании с выступающей за эпигастральную щель морщинистой генитальной пластинкой (рис. 3, 9);

maritima — крупный шпоровидный вырост *ЭО* самца («*regular apophysis*» по: Dondale, Redner, 1982) (рис. 3, 7), щелевидные *ВО* в сочетании с полукруглыми сходящимися *ВК*, соприкасающимися сперматеками и сильной хитинизацией заднего края эпигини (рис. 4, 9);

chabarovi — стереоспецифичность характерного крупного полого слабо хитинизованного *ВГП* самца (рис. 3, 7) и углублений эпигини самки, не совпадающих с *ВО* (рис. 3, 2).

Из восьми приведенных выше групп первые пять выделены европейскими авторами (Lohmander, 1945; Wieghele, 1965 и др.), две — американскими (Dondale, Redner, 1982), последняя — мной (Михайлов, 1991).

С некоторыми оговорками подлежит действию этого критерия и группа *obesa*, но сопряженные признаки копулятивных органов самца и самки проявляют здесь значительную «внутригрупповую» изменчивость. Так, для самца характерен широкий *ВГП* с выпуклостью наentralной и вдавлением на дорсальной стороне, но этот вырост может и поворачиваться вокруг своей продольной оси (подгруппа *akagiensis*) и даже изгибаться спирально (*C. kimyongkii*). Для самки характерны извилистые копуляторные каналы (рис. 4, 10), но в подгруппе *sapporensis* они почти прямые (рис. 3, 3).

Особое место среди прочих групп занимает группа *pallidula*, выделяемая в основном по строению эпигини самки (отчетливо раздвоенные, трубчатые, реже овальные сперматеки — рис. 3, 4). Для самцов этой группы характерны политетнические признаки (таблица, крайние примеры см. рис. 2, 4, 6; 3, 11—12). Совокупность этих признаков выделяет типичную конгрегацию в понимании Смирнова (1923, 1924): ими характеризуется скопление близких видов в центре

Распределение политетических признаков строения копулятивных органов самца в группе *pallidula* рода *Clubiona*

Признак:	Виды рода <i>Clubiona</i>						
	<i>sopaiken-sis</i>	<i>odesa-nensis</i>	<i>hummeli</i>	<i>ezoensis</i>	<i>pallidula</i>	<i>phrag-mitis</i>	<i>propinqua + pseudo-germanica</i>
Толстый цельный ВГП	+	+	—	—	—	—	—
Толстый ВГП с углублением	—	—	+	+	+	—	—
ВГП с характерным раздвоением	—	—	—	—	—	—	+
ВГП с простым раздвоением	—	—	—	—	—	+	—
ЭО с двойным гребнем	—	+	+	—	—	—	—
Короткий эмболяс	+	—	—	+	+	+	+

n-мерного признакового пространства. По признакам строения ЭО, ТО и ВГП самца, т. е. по одному полу в этой группе выделяются две подгруппы видов (см. ниже).

Группа *zilla*, включающая единственный вид, выделяется исключительно по строению пальпуса самца, который имеет разветвленный крупный вырост ЭО («regular arophysis» по: Ono, 1986; рис. 4, 9). По изображению эпигина в переописании (Ono, 1986, Figs. 6—8) самка *C. zilla* близка к *C. bakurovi* (группа *obesa*) и не имеет принципиальных отличий по комплексу признаков, характеризующих эту последнюю группу.

Таким образом, можно говорить о выделении как минимум 11 групп видов. Группа *japonicola*, включающая два вида, занимает промежуточное положение между группами *lutescens* и *similis*. Самец сходен с видами первой группы по форме раздвоенного ВГП, но имеет относительно тонкий эмболяс, как во второй группе. Самка отличается округлыми сперматеками, похожими на простые сперматеки в группе *trivialis*, но копуляторные каналы более извилисты; в целом эпигина ближе по строению к группе *similis*. Еще три группы — *marmorata*, *comta* и *brevipes* тяготеют к группе *trivialis*, отличаясь значительным переразвитием или недоразвитием выроста голени пальпы и (или) эмболяса (например, рис. 1, 5). В этих группах сопряженность признаков самца и самки прослеживается плохо, тем более, что в двух из них — *marmorata* и *brevipes*, состоящих из парных, очень близких видов, оба пола известны только для одной из форм. Возможно, при дальнейшем исследовании они будут включены в группу *trivialis*.

Полное разделение подрода *Clubiona* s. str. на группы видов в настоящее время не представляется возможным ввиду неизученности морфологии ряда видов из Восточной Азии (Япония, Корея, Китай).

В некоторых группах видов возможно выделение третьего уровня — очень компактных и сходных по морфологии копулятивных органов самцов и самок подгрупп видов. Уровень генерализации существенных признаков в подгруппах еще ниже, чем в группах видов, т. е. внутри подгрупп различия между видами крайне невелики. Так, в подгруппе *propinqua* (группа *pallidula*) включаемые в нее *C. propinqua* и пара очень близких форм *C. pseudogermanica* + *C. mayumiae*⁶ имеют идентичное строение ВГП самца (рис. 3, 10—12): такое явление практически не наблюдается у других видов рода *Clubiona*. Различие между упомянутыми видами заключается в размерах тела (причем наблюдается значительно

⁶ Недавно описанный вид *C. mayumiae* (Ono, 1993, p. 90—92), к которому я ранее относил экземпляры *C. pseudogermanica* из России и Японии (Mikhailov, 1991), отличается от настоящей *C. pseudogermanica* направлением канала спермопровода и степенью заостренности ВГП. Самка последнего вида остается неизвестной.

перекрывание) и деталях строения эмболяса: у *C. propinqua* он почти прямой и шероховатый (рис. 3, 10), а у *C. pseudogermanica/mayumiae* — более закругленный и гладкий (рис. 3, 11). При этом длина эмболяса (относительно ширины бульбуза) у сравниваемых форм одинакова. Такое незначительное различие привело к тому, что *C. propinqua* и *C. pseudogermanica* были сведены в синонимы китайскими авторами, и мне пришлось специально обосновывать их самостоятельность (Mikhailov, 1991). Эпигина самки *C. propinqua* отличается от таковой *C. mayumiae* только более крупными размерами и приближением внутренних структур (эндегины) к эпигастральной щели (рис. 3, 5; 4, 11). Взаимное расположение и форма каналов эндегины практически идентичны, особенно по сравнению с другими видами группы *pallidula*. Сходным образом можно охарактеризовать и подгруппу *genevensis* в группе *comta*: различия в мелких деталях строения пальцы самца и эпигина самки при общей унификации их структуры. Подгруппа *hummeli* в группе *pallidula* характеризуется только строением пальцы самца: ЭО несет двойной гребень (рис. 2, 4), выражен мембранный «кондуктор» на ТО.

Помимо трех указанных, значительное количество подгрупп выделено в группе *obesa*. Поскольку группа в целом отличается лишь сходной тенденцией изменения признаков (см. выше), т. е. высокой степенью динамизма архетипа и характеризуется значительным объемом, выделение мелких группировок здесь полезно не только по морфологическим, но и по чисто практическим соображениям. Помимо подгрупп, включающих два вида и более, в группе *obesa* существуют виды с сильным видоизменением генитальных структур при сохранении некоторой их стереоспецифичности: *C. bakurovi* и *C. irinae*; они также выделены в самостоятельные подгруппы. Всего в группе *obesa* по материалам палеарктической фауны я выделяю шесть подгрупп: *akagiensis* (Япония), *latericia*, *sapporensis*, *corrugata*, *bakurovi* и *irinae* (данные о распространении пяти последних см. Mikhailov, 1992). Полное подразделение всех групп на подгруппы невозможно по морфологическим соображениям: достаточно сближенные группировки просто отсутствуют.

При включении в состав группы *trivialis* двух спорных групп — *marmorata* и *brevipes*, она приобретает свойства группы *obesa*: динамизм архетипа, отсутствие однозначных определяющих признаков, значительный объем.

Выделение трех уровней группирования (подрод — группа видов — подгруппа видов) предпринято с целью упорядочивания генеральности и степени морфологических различий. Но все же на каждом уровне сами группировки значительно различаются по степени морфологического сходства включаемых в них видов. Так, на уровне подрода наибольшим сходством между собой обладают виды *Japoniona*, на уровне группы видов — *reclusa*. Это лишний раз свидетельствует о специальности мероно-таксономического отношения: гораздо более распространено общее мероно-таксономическое несоответствие (Любарский, 1991).

Традиционно принято считать, что женские гениталии пауков менее изменчивы, чем мужские (Eberhard, 1985, p. 30). Особенно ярко иллюстрируют это свойство пауки аранеоидного комплекса, такие как Linyphiidae, а меньшей степени Theridiidae. Аналогичное явление, хотя и слабее выраженное, свойственно *Clubiona*.

Выражаясь точнее, можно утверждать, что на видовом уровне уровень генеральности различий (т. е. отличительных признаков, см. Nelson, Platnick, 1981, p. 160—164) гениталий самок *Clubiona* ниже уровня генеральности различий самцов.

Однако, это утверждение, взятое в общем виде (для пауков в целом), игнорирует различия в самой возможности изменений. Очевидно, что для женских гениталий пауков пространство изменения признаков гораздо уже, чем для мужских. Действительно, эпигина представляет собой структуру довольно ограниченного объема (она окружена с трех сторон другими органами абдомена), а форма ее полостей и каналов может быть лишь окружной, овальной или трубчатой.

Тогда как пределы разрастания бульбуса самца в первую очередь зависят от возможностей его роста (это хорошо иллюстрирует бульбус в подроде *Paraclubiona*), а выросты колени пальпры, тегулума и эмболярного отдела, не будучи полыми, могут быть гораздо более тонкими, заостренными и разветвленными, чем каналы вульвы.

Значение этого обстоятельства, по-видимому, не влияет на общий ход дискуссии о роли принципа «ключа и замка» в отборе половых признаков (Eberhard, 1985), в контексте которой и высказано утверждение о различии в изменчивости гениталий самцов и самок.

Условные обозначения на рисунках: *ВТ* — вырост тегулума, *Г* — гематодоха, *КТ* — кондуктор тегулярного типа, *КЭ* — кондуктор эмболярного типа, *П* — протектор, *СТ* — субтегулум, *Т* — тегулум, *Ц* — цимбиум, *Э* — эмболос, *ЭО* — эмболярный отдел.

СПИСОК ЛИТЕРАТУРЫ

- Иванов А. В.*, 1965. Пауки, их строение, образ жизни и значение для человека. Л.: Изд-во ЛГУ. С. 1—304.
- Любарский Г. Ю.*, 1991. Объективация категории таксономического ранга//Журн. общ. биол. Т. 52. Вып. 5. С. 613—616.
- Международный кодекс зоологической номенклатуры. 1988. Изд. 3-е. Л.: Наука, Ленингр. отд. С. 1—205.
- Мейен С. В.*, 1978. Основные аспекты типологии организмов//Журн. общ. биол. Т. 39. Вып. 4. С. 495—508.
- Михайлова К. Г.*, 1992. Систематика и фауна пауков рода *Clubiona* Latreille, 1804 (Aranei, Clubionidae) Советского Союза//Автореф. дис. ... канд. биол. наук. М., МГУ. 21 с.—1994. *Clubiona* Michailov, subgen. nov., новый подрод пауков рода *Clubiona* (Aranei, Clubionidae) из Восточной Азии// Зоол. журн. Т. 73. Вып. 11. С. 52—57.—1994а. О понятии семафоронта в типологии//Журн. общ. биол. Т. 55. Вып. 4—5. С. 459—463.
- Павлинов И. Я.*, 1990. Кладистический анализ (методологические проблемы). М.: Изд-во МГУ. С. 1—160.
- Смирнов Е. С.*, 1923. О строении систематических категорий//Зоол. журн. Т. 3. Вып. 3—4. С. 358—389.—1924. Анализ распределения и соотношения признаков в систематических категориях// Докл. РАН. Сер. А. С. 81—84.
- Carico J. E.*, 1993. Revision of the genus *Trechalea* Thorell (Araneae, Trechaleidae) with a review of the taxonomy of the Trechaleidae and Pisauridae of the Western Hemisphere//J. Arachnol. V. 21. No. 3. P. 226—257.
- Coddington J. A.*, 1990. Ontogeny and homology in the male palpus of orb-weaving spiders and their relatives, with comments on phylogeny (Araneoidea: Araneoidea, Deinopoidea)//Smithsonian Contrib. Zool. No. 496. P. 1—52.
- Dondale C. D., Redner J. H.*, 1982. The sac spiders of Canada and Alaska (Araneae: Clubionidae and Anyphaenidae)//Insects and Arachnids of Canada. Ottawa, Biosystematics Res. Inst. & Res. Branch, Agriculture Canada. Pt. 9. P. 1—194.
- Eberhard W. G.*, 1985. Sexual selection and animal genitalia. Cambridge, Mass. and London: Harvard Univ. Press. P. 1—244.
- Edwards R. J.*, 1958. The spider subfamily Clubioninae of the United States, Canada and Alaska (Araneae: Clubionidae)//Bull. Mus. Compar. Zool., Harv. Univ. V. 118. No. 6. P. 365—436.
- Hayashi T., Yoshida H.*, 1993. Three new species of the family Clubionidae (Arachnida: Araneae) from Taiwan//Acta Arachnol. V. 42. No. 1. P. 47—54.
- Kraus O.*, 1984. Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function//Verh. naturwiss. Ver. Hamburg. N. F. Bd. 27. S. 373—382.
- Lohmander H.*, 1945. Vorläufige Spinnennotizen//Ark. Zool. Bd. 35A. II. 16. S. 1—21.
- Mikhailov K. G.*, 1990. The spider genus *Clubiona* Latreille, 1804 in the Soviet Far East, 1 (Arachnida, Aranei, Clubionidae)//Korean Arachnology. V. 5. No. 2. P. 139—175.—1991. The spider genus *Clubiona* Latreille, 1804 in the Soviet Far East, 2 (Arachnida, Aranei, Clubionidae)//Korean Arachnology. V. 6. No. 2. P. 207—235.—1992. The spider genus *Clubiona* Latreille, 1804 (Arachnida Aranei Clubionidae) in the USSR fauna: a critical review with taxonomical remarks//Arthropoda Selecta. V. 1. No. 3. P. 3—34.
- Nelson G., Platnick N.*, 1981. Systematics and biogeography: Cladistics and vicariance. New York: Columbia Univ. Press. P. 1—567.
- Ono H.*, 1986. Little-known Japanese spider, *Clubiona zilla* (Araneae, Clubionidae) — representative of a new and peculiar species-group//Bull. Natn. Sci. Mus. Tokyo. Ser. A (Zool.). V. 12. No. 3. P. 117—121.—1992. Two new *Clubiona* spiders (Araneae: Clubionidae) from Japan//Acta Arachnol. V. 41. No. 2. P. 187—191.—1993. Spiders of the genus *Clubiona* (Araneae, Clubionidae) from Eastern Hokkaido, Japan//Mem. Natn. Sci. Mus. Tokyo. No. 26. P. 89—94.

- Shinkai A., Yoshida T., Ito H.*, 1991. Function of the paracymbium in the male *Cheiracanthium japonicum*//Atypus. No. 98/99. P. 40—42.
- Thaler K.*, 1981. Bemerkenswerte Spinnenfunde in Nordtirol (Oesterreich) (Arachnida: Aranida) //Veroff. Tirol. Landesmus. Ferdinand. Bd. 61. S. 105—150.
- Tullgren A.*, 1946. Svensk spindelfauna. 3. Egentliga spindlar. Araneae, Fam. 5—7. Clubionidae, Zoridac och Gnaphosidae. Stockholm. P. 1—141.
- Wiehle H.*, 1965. Die *Clubiona*-Arten Deutschlands, ihre natürliche Gruppierung und die Einheitlichkeit im Bau ihrer Vulva (Arach., Araneae) //Senckenberg. biol. Bd. 46. H. 6. S. 471—505.

Зоологический музей
МГУ

Поступила в редакцию
17 февраля 1994 г.

K. G. MIKHAILOV

ON THE DEFINITION OF INTRAGENERIC GROUPS WITHIN THE GENUS *CLUBIONA* (ARANEI, CLUBIONIDAE): THE TYPOLOGICAL PROCEDURE

Zoological Museum, Moscow State University, Russia

Summary

An attempt to use the typological procedure to define intrageneric groups in spiders, the diagnoses of which are traditionally unclear, and the systematic borderlines are indistinct. The study was carried out to support the author's definition of these groups within the genus *Clubiona*. Using the typological method, 4 holarctic subgenera are defined within the genus *Clubiona*, 15 groups and 10 subgroups are defined within the subgenus *Clubiona* s. str. Three basic and one combinative morphotypes are characterized, and the subgenera are defined basing on them. The definition of all the groups is based on the correlated in most cases structure of male and female genitalia. Most of the intrageneric groups of *Clubiona* are characterized by the special merono-taxonomic relation. The level of morphological generality of characters and the similarity of the species from different intrageneric groups is discussed.