

Allometrie sowie Bau und Funktion der Kopulationsorgane bei der Wolfspinne *Arctosa leopardus* (Araneae, Lycosidae)

Dieter Martin

doi: 10.5431/aramit5014

Abstract. Allometry as well as structure and function of the copulation organs of the wolf spider *Arctosa leopardus* (Araneae, Lycosidae). The prosoma length of adult males and females of the lycosid spider *Arctosa leopardus* (Sundevall, 1833) varies by about 200 %. By contrast, the decisive structures of the copulatory organs show allometrically constant sizes. Male and female copulatory organs are described in detail. Their mechanical co-operation in copula is discussed.

Keywords: body size variation, copulation mechanics, sexual dimorphism

Zusammenfassung. In einer Population der Wolfspinne *Arctosa leopardus* (Sundevall, 1833) variiert die Prosomalänge adulter Tiere bis zu 200 %. Demgegenüber zeigen die kopulationsmechanisch maßgeblichen Strukturen des männlichen Pedipalpenbulbus sowie der weiblichen Epigyne ein allometrisches Verhalten mit konstanten Größenverhältnissen. Der Bau der Kopulationsorgane wird detailliert dargestellt und ihr mechanisches Zusammenwirken bei der Kopulation diskutiert.

Bei der Auswertung von Bodenfallenfängen aus brandenburgischen Binnensalzwiesen, die D. Barndt dem Verfasser zur Bestimmung überließ, fielen bei der massenhaft vertretenen Wolfspinne *Arctosa leopardus* (Sundevall, 1833) vor allem bei adulten Männchen frappierende Größenunterschiede auf.

Die meisten Spinnenarten variieren in unterschiedlichem Maße hinsichtlich ihrer Körpergröße. Am bekanntesten ist der Geschlechtsdimorphismus, meist zu Gunsten der Weibchen, hinter dem positive Effekte für den Fortpflanzungserfolg vermutet werden (Mikhailov 1996, Coddington et al. 1997, Logunov 2011). Daneben gibt es zwischen klimatisch-geografisch getrennten Populationen Größenunterschiede (Entling 2010), von denen Männchen und Weibchen in verschiedenem Maße betroffen sein können (Bowden et al. 2013). Jedoch auch innerhalb einer Population treten oft beträchtliche Größenschwankungen auf. So fand Wunderlich (1987, 2008) bei kanarischen *Zoropsis rufipes* eine Variabilität von bis zu 300 %. Die Größenamplitude kann dabei für Männchen und Weibchen unterschiedlich ausfallen (Vertainen et al. 2000).

Dieser Größenpolymorphismus innerhalb einer Population wirft besonders sexualbiologische Fragen in Bezug auf die potenzielle Beteiligung der unter-

schiedlichen Größenklassen an der Reproduktion auf. Bei der Paarung wirken die Kopulationsorgane von Männchen und Weibchen mechanisch zusammen. Zum Spermatransfer müssen sich Bulbusstrukturen des Männchens und korrespondierende Epigynenstrukturen des Weibchen passgenau ineinander verhaken (Osterloh 1922, Gering 1953, Huber 1993, Uhl et al. 1995). Dies bedingt neben einer hohen, taxonomisch relevanten Formkonstanz (Huber 2004) auch eine Größenkonstanz der beteiligten Strukturen. Der Kopulationsapparat ist den Größenvariationen deshalb allometrisch in weitaus geringerem Maße unterworfen, als andere Körperteile (Coyle 1985, Eberhard et al. 1998, Eberhard 2009).

Im Gegensatz zu anderen *Arctosa*-Arten (z. B. Buchar et al. 2006, Yoo et al. 2007) existieren vom männlichen Kopulationsapparat von *Arctosa leopardus*, außer der schematisierten Zeichnung bei Knülle (1959) sowie mehr oder weniger aussagekräftigen Abbildungen in Bestimmungswerken (z. B. Nentwig et al. 2015), keine detaillierten Beschreibungen. Die Strukturen des männlichen Pedipalpenbulbus sowie der weiblichen Epigyne sollen deshalb erfasst und vermessen sowie ihr Zusammenwirken während der Kopulation diskutiert werden.

Material und Methoden

Das Untersuchungsmaterial stammt aus einem Bodenfallenprogramm in den Jahren 2008 und 2009 zur Erfassung der epigäischen Arthropodenfau-

Dieter MARTIN Dr. sc., Lindenweg 11, 17213 Untergöhren;
E-Mail: dieter_martin.untergoehren@t-online.de

Eingereicht 10.6.2015, angenommen 16.9.2015, online 10.10.2015

na an Binnensalzstellen in Brandenburg (Barndt 2010).

Untersuchungsgebiet

NSG Nuthe-Nieplitz-Niederung, Ludwigsfelde, Ortsteil Gröben, Binnensalzwiese (*Juncetum gerardii* mit *Apium graveolens*) am Gröbener See, MTB 3745, 52°16'32" N, 13°10'09" E, 34 m NN. Fangzeitraum: 1.5.2008–14.5.2009. Der Gesamtfang enthielt 1183 Exemplare von *Arctosa leopardus*. Davon entfielen allein auf die Fallenleerung am 2.6.2008 insgesamt 469 Tiere. Aus diesem Pool wurden für die vorliegenden Untersuchungen 125 Männchen und 50 Weibchen zufällig entnommen.

Messungen

Die Messungen erfolgten unter Verwendung eines Stereomikroskops (Müller Expert Trino) mit Mikroskopkamera (DCM 310, Software ScopePhoto 3.0, Micam 1.6) am Bildschirm, wobei jeweils 3 Messwerte gemittelt wurden.

Messstrecken

Prosoma (125 Männchen und 50 Weibchen, Vergrößerung 10x):

Prosomalänge (dorsal vom Clypeusrand bis zum Petiolusansatz)

Prosomabreite (Prosomarand zwischen den Coxen III, dorsal)

Männchen (70 Individuen, rechter Pedipalpus, Vergrößerung 40x):

Pedipalpus-Tibia: Länge, ventral (Abb. 1a)

Cymbium: Länge, lateral bis Spitze ohne Borsten (Abb. 1b)

Bulbus: Länge des Alveolus (Abb. 1c)
Medianapophyse: Länge bis Hakenspitze (Abb. 1d)

Weibchen (30 Individuen, Vergrößerung 40x):

Epigynbreite (Abstand der Einführungsöffnungen, Abb. 1e)

Epigynengrube (rechte Seite, Abstand Einführungsöffnung–Mitte Vorderrand (Abb. 1f)

Präparation des Kopulationsapparates

Bei fünf Männchen wurde jeweils der abgetrennte rechte Pedipalpus unter mikroskopischer Kontrolle in langsam auf 90 °C erwärmter Milchsäure und durch anschließende Überführung in Alkohol (70 %) expandiert. Der Endapparat sowie die Medianapophyse wurden mit einer Präpariernadel separiert.

Zur Darstellung der internen Strukturen der Vulva wurde bei fünf Weibchen die Epigyne mit einer angeschliffenen Präpariernadel heraus geschnitten. Die Aufhellung mikroskopischer Präparate erfolgte mit auf 90 °C erwärmter Milchsäure.

Das Spinnenmaterial wird in der Sammlung des Verfassers aufbewahrt.

Abkürzungen

Im Text und in den Abbildungen werden die in Tabelle 1 aufgelisteten Abkürzungen verwendet.

Körpergröße und Allometrie der Kopulationsorgane

Geschlechtsdimorphismus

Der sexuelle Größendimorphismus wurde anhand der Prosomamaße geprüft (Abb. 2, Tab. 2).

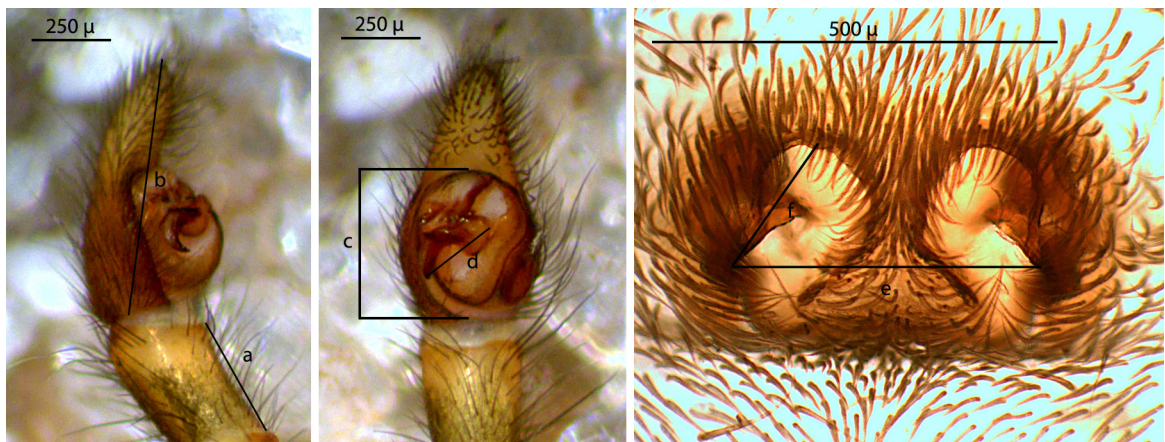


Abb. 1: Messstrecken an Palpen und Epigynen

Fig. 1: Measured distances at palpes and epigynes

Tab. 1: Abkürzungen**Tab. 1:** Abbreviations

Abk.	deutsch	englisch
alv	Alveolus	alveolus
ap	vordere Epigynentasche	anterior pocket of epigynum
bhd	Basale Hämatodocha	basal haematodocha
bma	Basaler Teil der Medianapophyse	basal part of median apophysis
cd	Einführungsgang	copulatory duct
co	Einführungsöffnung	copulatory opening
cym	Cymbium	cymbium
dc	distaler Kanal der Medianapophyse	distal canal of median apophysis
dhd	distale Hämatodocha	distal haematodocha
e	Embolus	embolus
et	Embolusspitze, Apikalsklerit	tip of embolus, apical sclerite
gr	Epigynengrube (atrium)	epigynal groove (atrium)
lta	Lappenartiger Teil der Terminalapophyse	lobus of terminal apophysis
ma	Medianapophyse (Tegularapophyse)	median apophysis (tegular apophysis)
mp	Mittlere Epigynentasche	median pocket of epigynum
pal	Palea	palea
pp	hintere Epigynentasche	posterior pocket of epigynum
ppd	pars pendula	pars pendula
ppt	Pedipalpentibia	pedipalp tibia
rad	Radix	radix
rec	Spermathek, Rezeptakulum	receptaculum
res	Reservoir	reservoir
sp	Spermophor (Samenschlauch)	spermophor (ejaculatory duct)
spt	Epigynen-Septum	septum of epigynum
st	Subtegulum	subtegulum
t	Tegulum	tegulum
ta	Terminalapophyse	terminal apophysis
tr	Truncus	truncus
vs	ventraler Fortsatz der Medianapophyse	ventral spur of median apophysis

Bei *Arctosa leopardus* ist kein ausgeprägter Sexualdimorphismus der Körpergröße erkennbar. Die Weibchen sind mit einer mittleren Prosomalänge von 4,0 mm zwar geringfügig größer als die Männchen (3,8 mm), zeigen aber eine geringere Variationsbreite.

Größenpolymorphismus und Pedipalpus des Männchens

Die Männchen von *Arctosa leopardus* weisen einen ausgeprägten Größen-Polymorphismus auf. Das größte Männchen ist mit 5,2 mm doppelt so groß wie das kleinste mit 2,6 mm (Abb. 3). Die Pedipal-

pengröße ist grundsätzlich von der Prosomagröße abhängig. Abb. 4 zeigt die Pedipalpen des größten (Prosomalänge 5,2 mm) und des kleinsten (Prosomalänge 2,6 mm) Männchens.

Diese Korrelation ist allerdings in Bezug auf die Pedipalpusteile unterschiedlich ausgeprägt (Abb. 5, Tab 3). Während die Pedipalpentibia und das Cymbium noch größere Abhängigkeiten zeigen, haben der Bulbus und vor allem die Medianapophyse unabhängig von der Körpergröße nahezu konstante Ausmaße. Die kopulationsmechanisch maßgebliche Medianapophyse ist bei allen vermessenen Individuen $0,25 \pm 0,01$ mm lang.

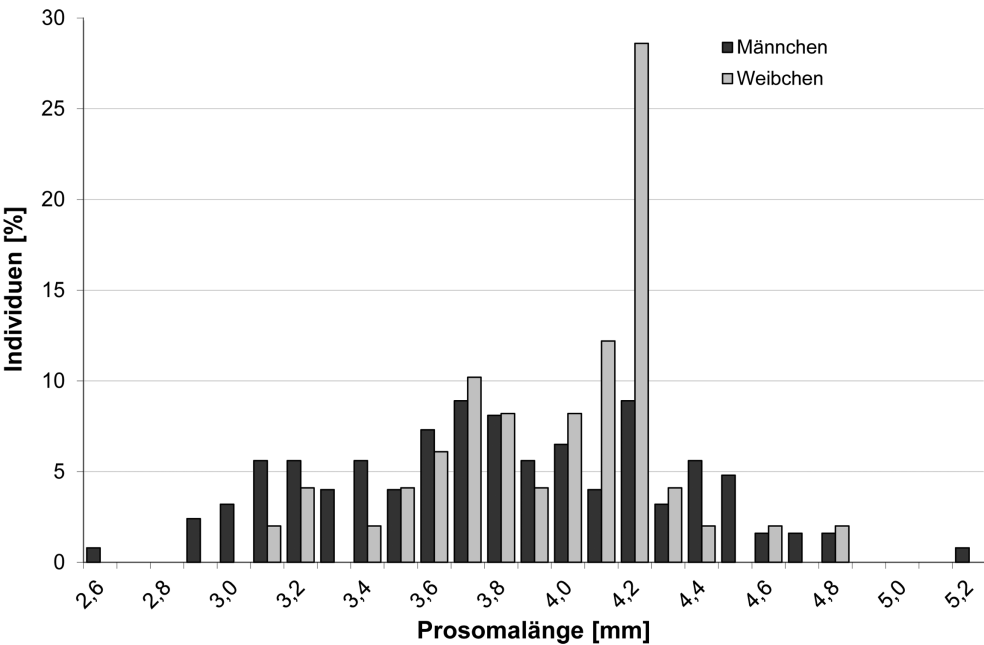


Abb. 2: Prosomalänge: Größenklassenverteilung
Fig. 2: Distribution of size classes for the length of the prosoma

Tab. 2: Variabilität der Prosomagröße bei Männchen und Weibchen
Tab. 2: Variability of prosoma size in males and females

	Männchen (n = 125)			Weibchen (n = 50)		
	Länge [mm]	Breite [mm]	Länge/ Breite	Länge [mm]	Breite [mm]	Länge/ Breite
Minimum	2,6	1,7	1,24	3,1	2,3	1,23
Maximum	5,2	3,9	1,53	4,9	3,8	1,41
Mittelwert	3,8	2,8	1,33	4,0	3,0	1,31
Standard- abweichung	0,50	0,42	0,05	0,35	0,31	0,04

**Größenpolymorphismus und Epigyne
des Weibchens**

Die Abmessungen der Epigynen aller untersuchten Weibchen sind unabhängig von der Prosomalänge nahezu konstant (Tab. 4).

**Bau und Funktion der Kopulationsorgane
Kopulationsapparat des Männchens**

Der im Alveolus (alv) des Cymbiums (cym) eingebettete Bulbus ist kompakt kugelförmig und relativ einfach gebaut (Abb. 6). Der größte Sklerit ist das Tegulum (t), neben dem prolaterobasal das Subtegu-



Abb. 3: Körpergrößenextreme der Männchen
Fig. 3: Extreme body sizes in males

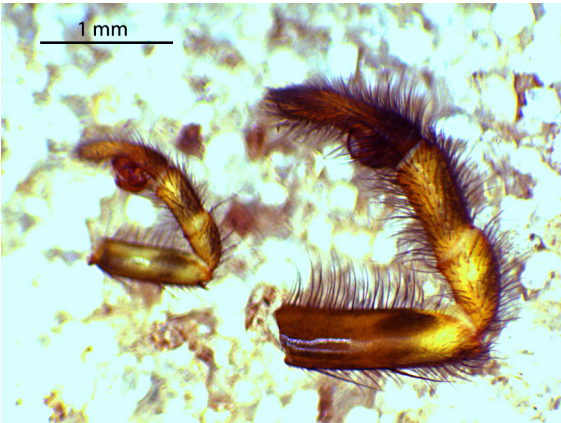


Abb. 4: Pedipalpen des kleinsten und des größten Männchens
Fig. 4: Pedipalps of the smallest and of the largest male

Tab. 3: Pedipalpen-Maße

Tab. 3: Measures of the pedipalps

Messstrecke (Abb. 1)		a	b	c	d
Körperteil	Prosomalänge	Pedipalpen-Tibia	Cymbium	Bulbus	Medianapophyse
Minimum [mm]	2,56	0,44	0,75	0,39	0,24
Maximum [mm]	5,17	0,86	1,25	0,54	0,26
Mittelwert [mm]	3,78	0,65	1,00	0,46	0,25
Standardabweichung	0,42	0,10	0,12	0,03	0,01
Amplitude [%]	102,20	93,80	66,70	39,30	11,80

Tab. 4: Epigynenmaße

Tab. 4: Measures of the epigynes

Messstrecke (Abb. 1)		e	f
Körperteil	Prosomalänge	Epigynenbreite	Epigynengrube
Minimum [mm]	3,11	0,39	0,23
Maximum [mm]	4,90	0,42	0,25
Mittelwert [mm]	3,97	0,40	0,24
Standardabweichung	0,37	0,01	0,01
Amplitude [%]	57,50	8,00	8,70

lum (st) zu erkennen ist. Das Tegulum ist glatt ohne ventralen Vorsprung. In ihm ist deutlich das gewundene, schlauchartige Spermareservoir (res) zu erkennen, das sich zum Spermophor (sp) verengt und über die Radix (rad), einen sich verschmälernden prolaterodistalen Tegulumfortsatz, in den Embolus (e) übertritt.

Der auffälligste Sklerit in ventraler Ansicht ist die Medianapophyse (ma). Diese inseriert mit breiter Basis (bma) am Tegulum, verläuft transversal retrolateral zum Alveolusrand und endet in einem langen, retrors gebogenen Haken. Im basalen Drittel sitzt

der Medianapophyse ventral ein zahnartiger, seitlich abgerundeter Fortsatz (vs) auf, der basal mit mehreren Zähnnchen versehen ist. Auf der distalen Seite ist die Medianapophyse zu einem flachen, sich apikal verengendem Kanal (dc) mit scharf sklerotisierten Rändern ausgehöhlt (Abb. 7).

Distal von der Medianapophyse liegt die Palea (pal), ein schildförmig breiter, heller Sklerit, der auf der distalen Hämatodocha (dhd) aufsitzt und im nicht-expandierten Zustand flach aufliegt. Die Palea trägt den aus Embolus und Terminalapophyse bestehenden Endapparat.

Der prolateral liegende Embolus ist komplex aufgebaut. Sein stark sklerotisierter Truncus (vgl. Comstock 1912) ist auf die Medianapophyse gerichtet und liegt mit dem distalen Ende in deren Rückenkanal (dc). Seine löffelfartige Struktur stützt den kanülenförmigen, die separate Embolusspitze bildenden Apikalsklerit (et), in welchem seitlich mit einer kurzen Krümmung der in eine breite pars pendula (ppd) eingebettete Spermophor (sp) mündet (Abb. 8).

Retrolateral befindet sich auf der Palea die lange, krallenförmige Terminalapophyse (ta), deren äußerer Ast nur als rund-gewölbter Lappen ausgebildet (tal) ist.

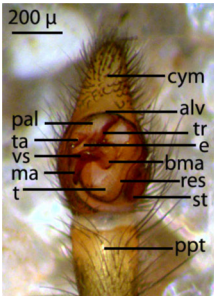


Abb. 6: Bulbus-Strukturen

Fig. 6: Structures of the bulbus

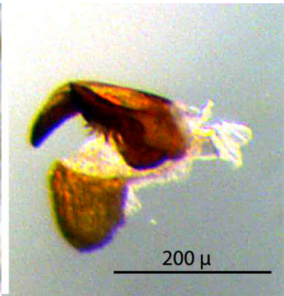


Abb. 7: Median-Apophyse, links ventral, rechts frontal

Fig. 7: Median apophysis, left ventral view, right frontal view

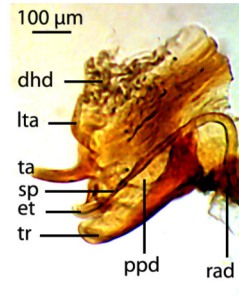
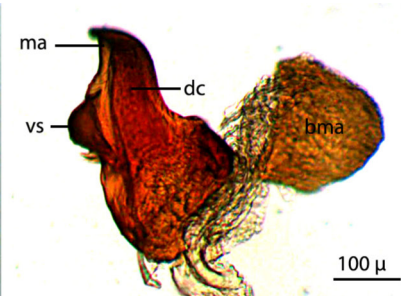


Abb. 8: Palea mit Endapparat

Fig. 8: Palea with terminal set

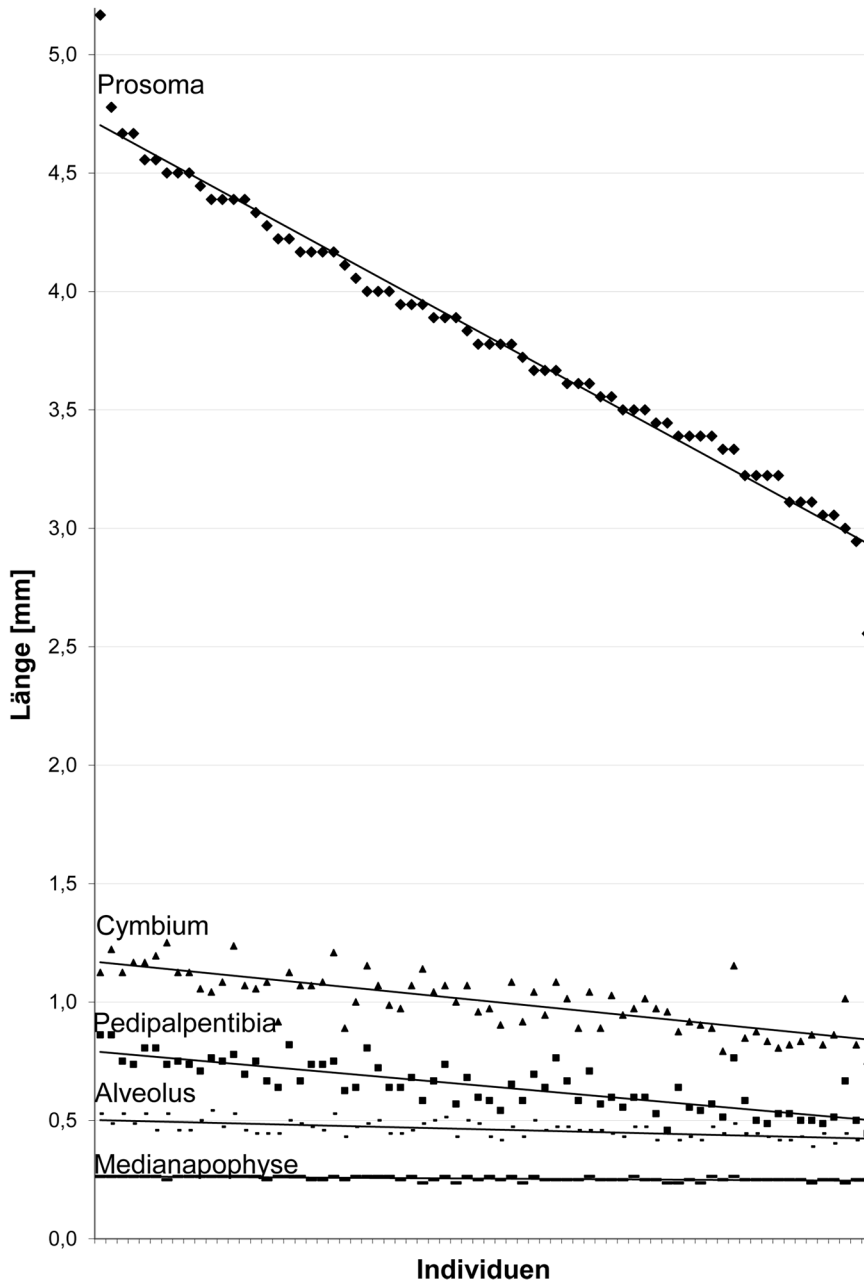


Abb. 5: Zusammenhang der Messgrößen bei 70 Männchen (mit linearen Trendlinien)

Fig. 5: Relationship of the measures from 70 males (with linear trendlines)

Kopulationsapparat des Weibchens

Die Epigyne des Weibchens ist wenig sklerotisiert und einfach strukturiert (Abb. 9). Zwei große Epigynengruben (gr) werden durch ein sich sowohl caudal als auch oral verbreiterndes Septum (spt) getrennt, welches mit Borsten besetzt ist. Im oralen Bereich der Epigynengrube erstreckt sich die vordere Epigynentasche (ap), die vom Rand der Epigy-

nengrube überwölbt wird. Caudal schließt sich die mittlere Epigynentasche (mp) an. Sie erstreckt sich latero-distad in die Tiefe der Epigyne und reicht bis an die Einführungsöffnung (co) heran. Im caudalen Bereich der Epigyne ist als hintere Epigynentasche (pp) am lateralen Rande des Septums eine weitere Eintiefung zu erkennen.

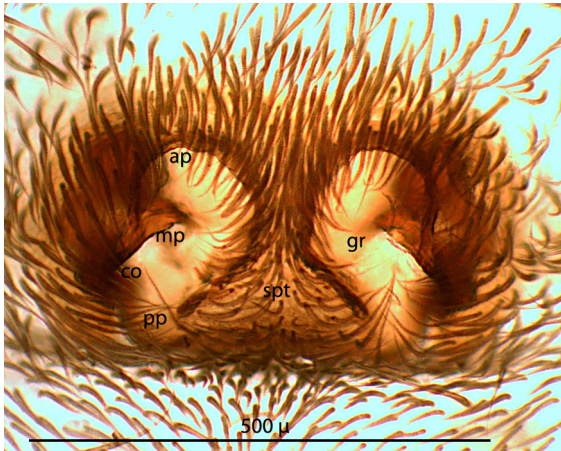


Abb. 9: Epigyne
Fig. 9: Epigynum

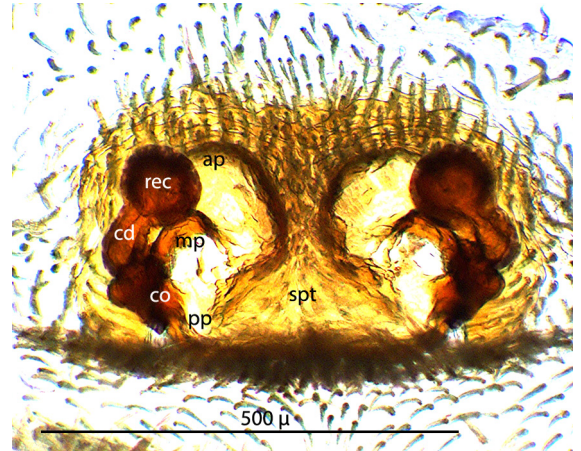


Abb. 10: Vulva dorsal
Fig. 10: Vulva, dorsal view

Im Vulvapräparat (Abb. 10) lässt sich neben den Taschen der kurze, abgewinkelte Einführungsgang (cd) bis zum Receptakulum (rec) verfolgen.

Kopulationsmechanik

Das Zusammenspiel der Bulbus- und Epigynenstrukturen bei der Kopulation muss im Weiteren hypothetisch durch Analogien mit Befunden an anderen Lycosidengattungen (z. B. Bhatnagar & Sadana 1963, Sadana 1972) sowie unter Einbeziehungen der ermittelten Größenverhältnisse erschlossen werden, da eine direkte Beobachtung an *Arctosa leopardus* während einer realen Kopulation nicht möglich war.

Die Kopulationsstellung der Lycosiden entspricht dem Typ 3 nach Foelix (2015), d. h. das

Männchen kriecht von vorn über das Prosoma des Weibchens, umgreift von oben her dessen Opisthosoma und inseriert den rechten Pedipalpus in der rechten Epigynenhälfte.

Durch Expansion der Hämatodochen werden die Strukturen des Bulbus in die für die Insertion notwendige Position gebracht und mit der weiblichen Epigyne verhakt. Der Bulbus wird durch Aufblähen der basalen Hämatodocha (bhd) hervorgestreckt und um 180° gedreht (Abb. 11–Abb. 13). Die Medianapophyse (ma) wird dabei abgespreizt. Die zusätzliche Expansion der distalen Hämatodocha (dhd) hebt den Endapparat an und bringt ihn in die erforderlichen Lagebeziehungen zur Medianapophyse.



Abb. 11: Expandierter Bulbus – prolateral
Fig. 11: Expanded bulbus – prolateral view



Abb. 12: Expandierter Bulbus – ventral
Fig. 12: Expanded bulbus – ventral view

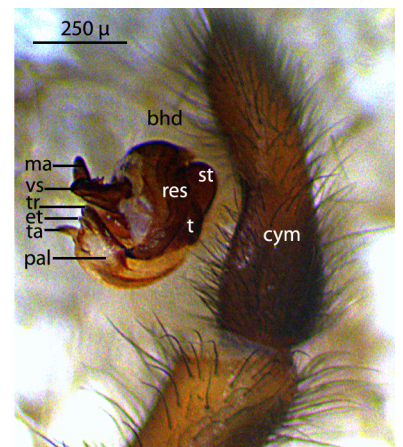


Abb. 13: Expandierter Bulbus – retrolateral
Fig. 13: Expanded bulbus – retrolateral view

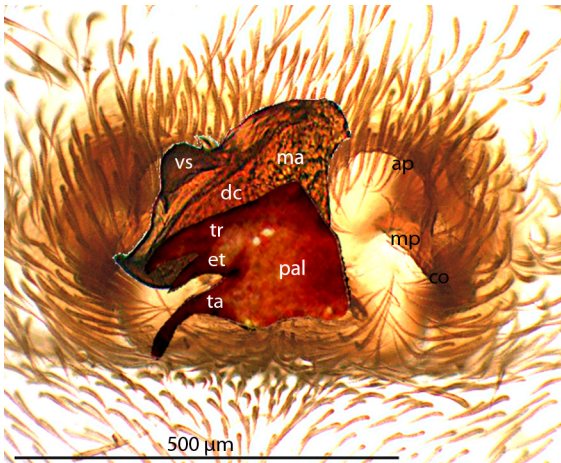


Abb. 14: Position der Medianapophyse sowie des Endapparates bei der Kopulation (Montage)

Fig. 14: Position of the median apophysis and of the copulatory apparatus in copula (montage)

Da Lycosiden weder über Tibialapophysen noch ein Paracymbium verfügen, ist eine interne Arretierung und Stabilisierung des männlichen Kopulationsapparates (vgl. z. B. Martin 1981) im expandierten Zustand nicht möglich. Die feste Verankerung der Bulbusstrukturen an der Epigyne übernimmt die Medianapophyse. Deren ventraler Fortsatz wird in die vordere Epigynentasche geschoben und durch seine Zähnnchen zusätzlich verankert. Der apikale Haken der Medianapophyse dringt durch die Bulbusdrehung tief in die mittlere Epigynentasche ein, wodurch die Öffnung des distalen Kanals der Apophyse in eine korrespondierende Lage zur Einführungsöffnung der Epigyne gebracht wird (Abb. 14, nicht lagegerechte Montage). Dadurch wirkt die Medianapophyse als funktioneller Konduktor (Zyuzin 1993), der den durch den Truncus abgestützten Embolus über den distalen Kanal der Einführungsöffnung zuführt. In diese muss die kanülenartige Embolusspitze zum Spermatransfer eindringen. Die dazu erforderliche sichere Führung und stabile Verankerung des relativ kurzen Anschlussembolus (nach Wiehle 1960) wird durch den krallenförmigen Ast der Terminalapophyse zusätzlich unterstützt, welcher möglicherweise in der hinteren Epigynentasche neben dem Septumrand inseriert.

Diskussion

Die Messergebnisse belegen die Allometrie der Kopulationsorgane bei *Arctosa leopardus* auf eindrucksvolle Weise. Sowohl die Bulbusstrukturen des männ-

lichen Pedipalpus als auch die weibliche Epigyne weisen unabhängig von der Körpergröße bei allen untersuchten Exemplaren nahezu gleich bleibende Abmessungen auf. Diese Größenkonstanz betrifft in besonderem Maße die kopulationsmechanisch wichtigen Strukturen (Medianapophyse und Endapparat des männlichen Bulbus, Epigynengrube). Damit ist gewährleistet, dass alle Größenklassen sowohl der Männchen als auch der Weibchen potenziell in das Fortpflanzungsgeschehen der Population eingebunden sein können.

Innerhalb der Wolfspinnen (Lycosidae Sundevall, 1833) steht die Gattung *Arctosa* C. L. Koch, 1847 in der Unterfamilie Lycosinae Simon, 1898. Diese ist u. a. beim Pedipalpenbulbus des Männchens durch die transversale Ausrichtung der Medianapophyse und deren kanalartige distale Eintiefung gekennzeichnet (Dondale 1986). Gattungsspezifisch ist die vorspringende, mehr oder weniger deutlich zweigeteilte Terminalapophyse sowie das behaarte Epigynenseptum und das Fehlen einer Epigynenhaube beim Weibchen (Dondale & Redner 1983, Kovblyuk et al. 2012). Diesem Schema folgt auch *Arctosa leopardus*, wobei die relativ einfach gebaute, hakenförmige Medianapophyse, die lange, krallenförmige Terminalapophyse mit Reduktion des zweiten Astes sowie der Bau des auch in der Ruhe nicht von der Medianapophyse verdeckten Embolus mit kompaktem Truncus und kurzer Embolusspitze ebenso wie die Ausprägung der Epigynentaschen als artspezifisch betrachtet werden können (vgl. Buchar et al. 2006).

Die geschilderte Funktion der Kopulationsorgane muss bei der angewandten Methodik der künstlichen Expansion der Genitalbulbi hypothetisch bleiben. Eine genaue Kenntnis des Zusammenspiels der männlichen und weiblichen Kopulationsorgane können nur künftige Untersuchungen in copula schockfixierter Tiere erbringen (Huber 1994).

Danksagung

Herrn Dieter Barndt danke ich für die Überlassung des Untersuchungsmaterials. Den Gutachtern sowie den Herren Theo Blick und Sascha Buchholz danke ich für die wertvollen Hinweise zur Gestaltung des Manuskriptes.

Literatur

- Barndt D 2010 Beitrag zur Arthropodenfauna ausgewählter Binnensalzstellen in Brandenburg. – Naturschutz und Landschaftspflege in Brandenburg 19: 34-44
Bhatnagar RDS & Sadana GL 1963 The functional anatomy of the male and female external genitalia of the wolf-

- spider *Lycosa chaperi* Simon (Lycosidae: Araneida). – Research Bulletin of the Panjab University, New Series 14: 207-214
- Bowden JJ, Høye TT & Buddle CM 2013 Fecundity and sexual size dimorphism of wolf spiders (Araneae: Lycosidae) along an elevation gradient in the Arctic. – Polar Biology 36: 831-836 – doi: [10.1007/s00300-013-1308-6](https://doi.org/10.1007/s00300-013-1308-6)
- Buchar J, Knoflach B & Thaler K 2006 On the identity of *Arctosa variana* C. L. Koch and *Arctosa similis* Schenkel, with notes on related species (Araneae: Lycosidae). – Bulletin of the British arachnological Society 13: 329-336
- Coddington JA, Hormiga G & Scharff N 1997 Giant female or dwarf male spiders? – Nature 385: 687-688 – doi: [10.1038/385687a0](https://doi.org/10.1038/385687a0)
- Comstock JH 1912 The spider book. Doubleday, Page & Company, Garden City, New York. 721 pp. – doi: [10.5962/bhl.title.3163](https://doi.org/10.5962/bhl.title.3163)
- Coyle F 1985 Two-year life cycle and low palpal character variance in a Great Smokey Mountain population of the lamp-shade spider (Araneae, Hypochilidae, *Hypochilus*). – Journal of Arachnology 13: 211-218
- Dondale CD 1986 The subfamilies of wolf spiders (Araneae: Lycosidae). – Actas del X Congreso Aracnológico, Jaca, España, vol. 1: 327-332
- Dondale CD & Redner JH 1983 Revision of the wolf spiders of the genus *Arctosa* C. L. Koch in North and Central America (Araneae: Lycosidae). – Journal of Arachnology 11: 1-30
- Eberhard WG 2009 Static allometry and animal genitalia. – Evolution 63: 48-66 – doi: [10.1111/j.1558-5646.2008.00528.x](https://doi.org/10.1111/j.1558-5646.2008.00528.x)
- Eberhard WG, Huber BA, Rodriguez RL, Briceno RD, Salas I & Rodriguez V 1998 One size fits all? Relationship between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. – Evolution 52: 415-431 – doi: [10.2307/2411078](https://doi.org/10.2307/2411078)
- Entling W, Schmidt-Entling MH, Bacher S, Brandl R & Nentwig W 2010 Body size-climate relationships of European spiders. – Journal of Biogeography 37: 477-485 – doi: [10.1111/j.1365-2699.2009.02216.x](https://doi.org/10.1111/j.1365-2699.2009.02216.x)
- Foelix R 2015 Biologie der Spinnen. Chimaira, Frankfurt am Main. 430 S
- Gering RL 1953 Structure and function of the genitalia in some American agelenid spiders. – Smithsonian Miscellaneous Collections 121(4): 1-84
- Huber BA 1993 Genital mechanics and sexual selection in the spider *Nesticus cellulanus* (Araneae: Nesticidae). – Canadian Journal of Zoology 71: 2437-2447 – doi: [10.1139/z93-340](https://doi.org/10.1139/z93-340)
- Huber BA 1994 Funktion und Evolution komplexer Kopulationsorgane. Eine Analyse von Schnittserien durch in copula schockfixierte Spinnen. – Mitteilungen der Deutschen Gesellschaft für allgemeine und angewandte Entomologie 9: 247-250
- Huber BA 2004 The significance of copulatory structures in spider systematics. In: Schult J (ed.) Biosemiotik – praktische Anwendung und Konsequenzen für die Einzelwissenschaften. VWB-Verlag für Wissenschaft und Bildung, Berlin. S. 89-100
- Knülle W 1959 Über italienische *Arctosa*-Arten (Araneae: Lycosidae). – Archivio zoologico italiano 45: 251-270
- Kovblyuk MM, Otto S, Marusik YM & Ponomarev AV 2012 Redescription of the Caucasian species *Geolycosa charitonovi* (Mcheidze, 1997) (Araneae: Lycosidae), with the first description of the male. – Bulletin of the British arachnological Society 15: 245-252 – doi: [10.13156/arac.2012.15.1.245](https://doi.org/10.13156/arac.2012.15.1.245)
- Logunov D 2011 Giant brides and dwarf grooms – sexual size dimorphism in spiders. – Feedback, ASAB [Association for the Study of Animal Behaviour] education newsletter 51: 15-18
- Martin D 1981 Bau und Funktion der Kopulationsorgane bei Zwergspinnen: 1. *Tapinocyba insecta* (L. Koch) (Arachnida, Araneae, Erigonidae). – Entomologische Abhandlungen, Staatliches Museum für Tierkunde Dresden 44: 81-86
- Mikhailov KG 1996 Size sex dimorphism (“male dwarfism”) in spiders: a review of the problem. – Arthropoda Selecta 4(3/4)(1995): 51-60
- Nentwig W, Blick T, Gloor D, Hänggi A, Kropf C 2015: Spiders of Europe. Version 03.2015. – Internet: <http://www.araneae.unibe.ch> (5.3.2015)
- Osterloh A 1922 Beiträge zur Kenntnis des Kopulationsapparates einiger Spinnen. – Zeitschrift für wissenschaftliche Zoologie 118: 326-422
- Sadana GL 1972 Mechanics of copulation in *Lycosa chaperi* Simon (Araneida: Lycosidae). – Bulletin of the British arachnological Society 2: 87-89
- Uhl G, Huber BA & Rose W 1995 Male pedipalp morphology and copulatory mechanics in *Pholcus phalangoides* (Fuesslin, 1775) (Araneae, Pholcidae). – Bulletin of the British arachnological Society 10: 1-9
- Vertainen L, Alatalo RV, Mappes J & Parri S 2000 Sexual differences in growth strategies of the wolf spider *Hygrolycosa rubrofasciata*. – Evolutionary Ecology 14: 595-610 – doi: [10.1023/A:1011080706931](https://doi.org/10.1023/A:1011080706931)
- Wiehle H 1960 Der Embolus des männlichen Spinnen-tasters. – Verhandlungen der deutschen zoologischen Gesellschaft 1960: 450-480
- Wunderlich J 1987 Die Spinnen der Kanarischen Inseln und Madeiras. Triops, Langen. 435 S.
- Wunderlich J 2008 Differing views of the taxonomy of spiders (Araneae), and on spiders' intraspecific variability. – Beiträge zur Araneologie 5: 756-781
- Yoo JS, Framenau VW & Kim JP 2007 *Arctosa stigmosa* and *A. subamylacea* are two different species (Araneae, Lycosidae). – Journal of Arachnology 35: 171-180 – doi: [10.1636/H06-24.1](https://doi.org/10.1636/H06-24.1)
- Zyuzin AA 1993 Studies on the wolf spiders (Araneae: Lycosidae). I. A new genus and new species from Kazakhstan, with comments on the Lycosinae. – Memoirs of the Queensland Museum 33: 693-700