

КРАТКИЕ СООБЩЕНИЯ

DOI 10.24412/2076-8176-2026-1-76-87

Две революции в систематике пауков

К.Г. МИХАЙЛОВ

Зоологический музей, Московский государственный университет им. М.В. Ломоносова,
Москва, Россия; mikhailov2000@gmail.com

В истории систематики пауков выделено два революционных этапа. Первая революция заключалась в преимущественном использовании признаков строения копулятивных органов (гениталий) для диагностики видов пауков и произошла в середине XIX в. Вторая революция — использование этих признаков для выделения родов и даже семейств пауков — связана с именем П.Т. Лехгинена и его классической работой 1967 г., но была растянута во времени.

Ключевые слова: Aranei, пауки, систематика, копулятивные структуры.

По видовому разнообразию отряд пауков (Aranei) составляют подавляющее большинство представителей класса паукообразных (Arachnida) в мировой фауне (около 53 000 видов) и фауне России (свыше 2 500 видов), за исключением клещей (представленных не одним, а несколькими отрядами). Поэтому изучение систематики пауков особенно важно.

Отряд пауков — один из двух в классе паукообразных, в котором для определения видов ныне принято использовать детали строения хитинизированных копулятивных органов — видоизмененных пальп (пальпусов) самцов и эпигин самок, расположенных вентрально на VIII сегменте тела, рядом с половым отверстием. В другом отряде — сенокосцах (Opiliones) для видовой идентификации используют детали строения пенисов самцов и яйцекладов самок. Пальпусы и эпигины у пауков и пенисы и яйцеклады сенокосцев свойственны только представителям этих отрядов и отсутствуют у других паукообразных. Половые структуры ложноскорпионов

сложны и не используются при идентификации. Определение скорпионов, сольпуг, ложноскорпионов и клещей ведут по разнообразным соматическим, негенитальным структурам их тела.

Пальпус самца паука — это в первую очередь видоизмененный конечный членик пальпы, т. е. лапка, которая превратилась в чашеобразную структуру, которую называют лодочкой (*cymbium*), с дополнительным новообразованием — несколькими (обычно тремя) склеритами, соединенными мембрановидными структурами — гематодохами, в которые может накачиваться гемолимфа (или, по другой точке зрения, кровь) пауков (рис. 1).

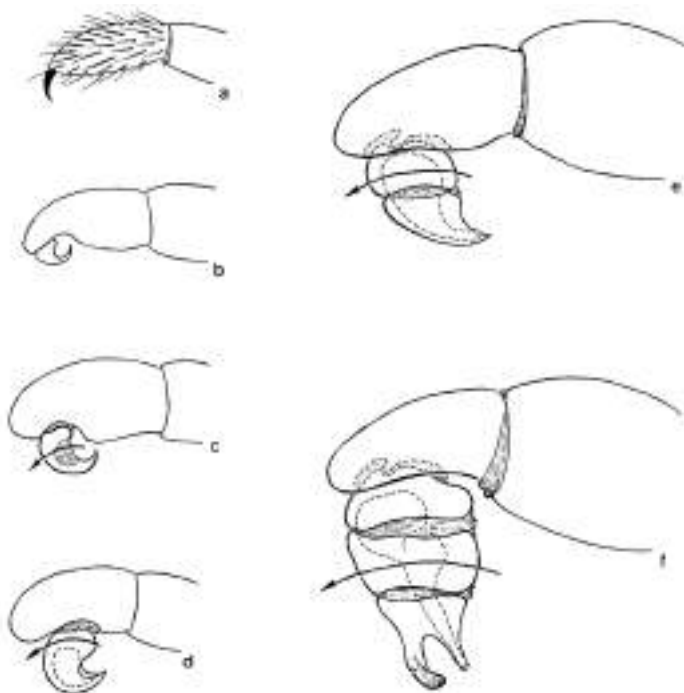


Рис. 1. Предполагаемая схема эволюции лапки пальпы самца паука (по О. Краусу (Kraus, 1984))

Fig. 1. Proposed scheme of the evolution of palpal tarsus in male spider (Kraus, 1984)

Вместе взятые, эти новые структуры называют бульбусом (*bulbus*): действительно, в сложенном состоянии бульбус имеет более или менее округлую или овоидную форму. На вершине последнего склерита расположена более или менее игловидная структура — эмболус, который вводится в эпигину самки. Сам эмболус имеет строение, подобное игле шприца, т. е. полый изнутри; он заполняется семенной жидкостью самца. Для этого самец выделяет каплю семенной жидкости из полового отверстия на паутину, а затем перемещается и закачивает ее в эмболус. При закачивании гемолимфы (крови) в гематодохи склериты выдвигаются вперед, и пальпус приходит в состояние готовности к копуляции. В некоторых группах пауков (большая часть *Megalomorphae* и *Harlogynae*, см. ниже) склериты бульбуса вторично сливаются в единую структуру (Kraus, 1978).

Эпигина самки представлена примерно у 90% видов пауков. Это хитинизированная структура, расположенная непосредственно над половым отверстием, через которое самка откладывает яйца. В эпигине есть два небольших отверстия, которые по парным копуляторным каналам ведут в так называемые семеприемники, в которых семенная жидкость самца может храниться какое-то время. Спаривание, т. е. непосредственное введение семенной жидкости, происходит при контакте эмболюса самца и отверстия эпигины самки. Поскольку эпигина сильно хитинизирована, откладка яиц через недостаточно эластичные копуляторные каналы невозможна; она происходит через половое отверстие. У оставшихся 10% видов пауков эпигина отсутствует, и спаривание происходит непосредственно через половое отверстие.

Первоначально для характеристики видов, родов и семейств пауков использовали соматические признаки, т. е. особенности строения тела. Хотя уже в первой арахнологической работе с бинарными латинскими названиями, служащей, согласно Международному кодексу зоологической номенклатуры, основой систематики пауков, — «Пауках Швеции» К. Клерка (Clerck, 1757) даны иллюстрации копулятивных (совокупительных) органов, или гениталий самцов и самок пауков (рис. 2), при этом эпигины изображены очень схематично.

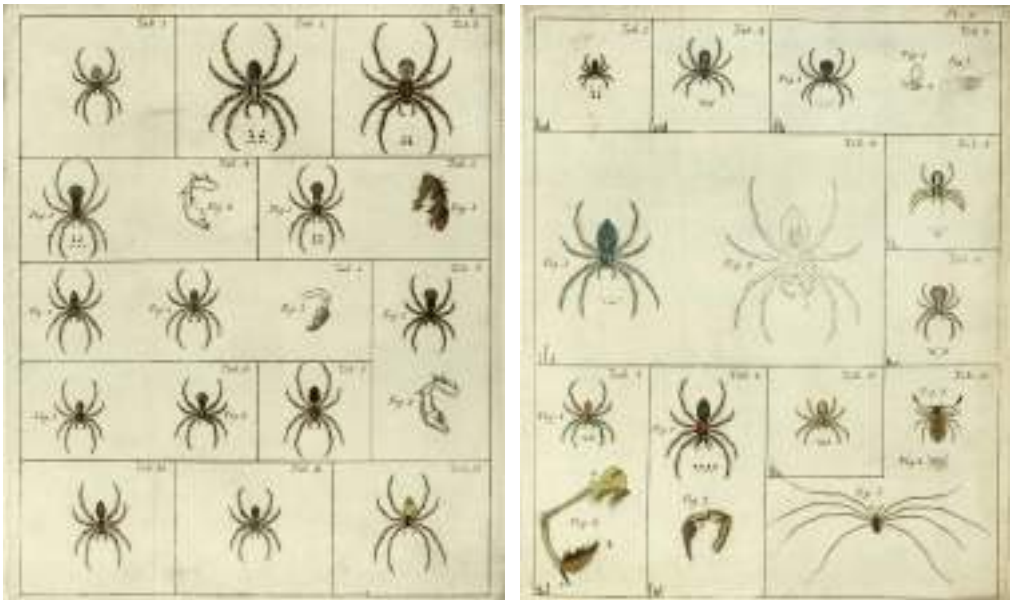


Рис. 2. Иллюстрации пауков в работе К. Клерка (Clerck, 1757)

Fig. 2. Spider illustrations (Clerck, 1757)

В работе В. Одуэна (Audouin, 1826) по паукам Египта есть детальные изображения гениталий и даже описания пальпусов, однако эти структуры не выделены в качестве диагностических признаков. Вплоть до 1850-х гг. при определении пауков использовали преимущественно соматические признаки (рис. 3).

И лишь в работах А. Менге (Menge, 1866, 1868, etc.) для характеристики видов пауков использованы признаки строения гениталий самцов (пальпус) и самок (эпигина) (рис. 4).



Рис. 3. Изображения пауков в работе К.Л. Коха (Koch, 1844)

Fig. 3. Spider drawings (Koch, 1844)

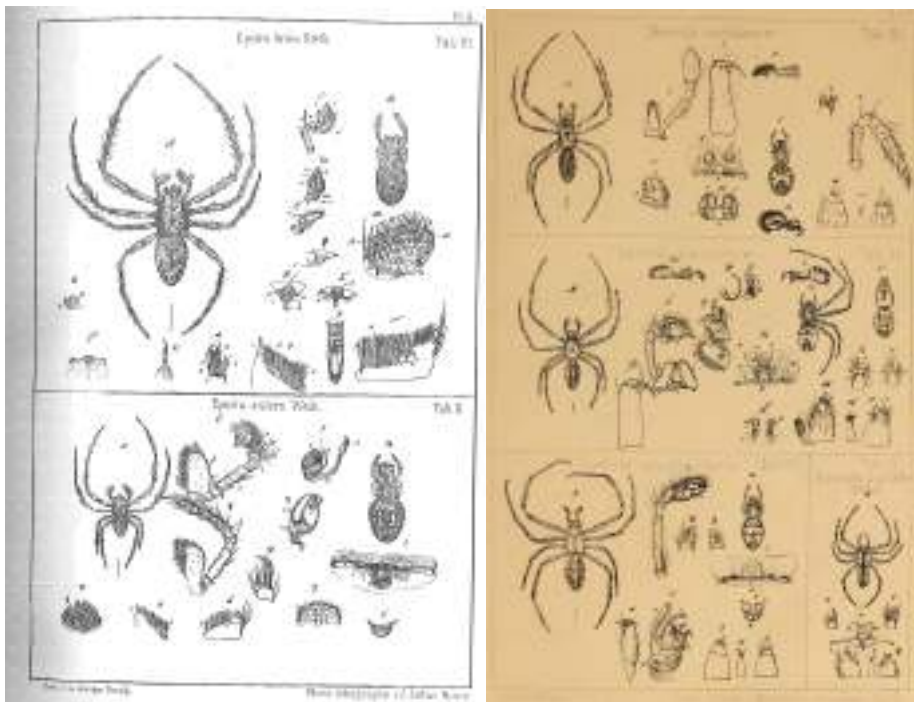


Рис. 4. Изображения пауков в работах А. Менге (Menge, 1866, 1868)

Fig. 4. Spider drawings (Menge, 1866, 1868)

Этот автор разработал и терминологию названий соответствующих структур. Пальпусы самцов также достаточно детально изображены в работах Дж. Блэквелла начиная с 1861 г. (Blackwall, 1861, etc.), но в описаниях видов эти характеристики не приведены. С другой стороны, в ряде работ даны подробные описания гениталий пауков без соответствующих иллюстраций (Westring, 1861; Thorell, 1870, etc.). Однако уже с 1870-х гг. арахнологи в большинстве случаев при характеристике видов либо описывают и иллюстрируют гениталии пауков, либо хотя бы описывают их. Таким образом, *первая революция* в систематике пауков заключалась в переходе в видовых описаниях от соматических признаков к преимущественному использованию гениталий при учете соматических признаков. В описаниях таксонов родового уровня и уровня семейства признаки строения гениталий тогда не использовали.

Работа московского (а позднее питерского) зоолога и зоопсихолога В.А. Вагнера (рис. 5) по систематике надвидовых таксонов пауков на основании строения гениталий самцов, опубликованная в том числе и на немецком языке (Wagner, 1888) (рис. 6), почти на 80 лет предвосхитила вторую революцию в систематике пауков, связанную в первую очередь с именем П.Т. Лехтинена. В своей классической работе 1967 г. (см. ниже) Лехтинен ссылается на работу В.А. Вагнера 1888 г., хотя и не обсуждает его предложения.



Рис. 5. Русский зоолог и зоопсихолог Владимир Александрович Вагнер (1849–1934)

Fig. 5. Russian zoologist Vladimir Aleksandrovich Wagner (1849–1934)

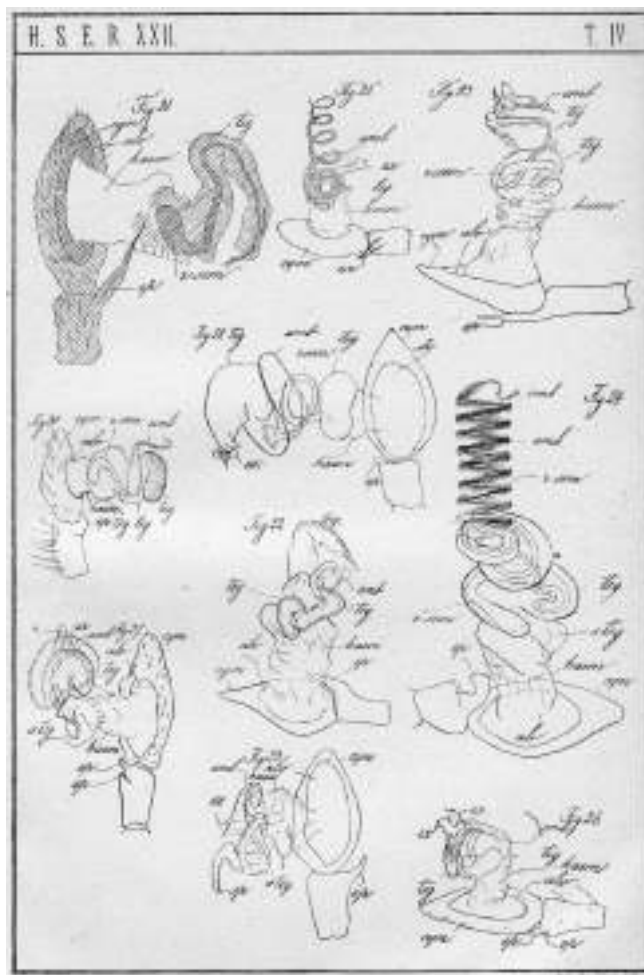


Рис. 6. Иллюстрации копулятивных органов пауков, сделанные В.А. Вагнером (Wagner, 1888)

Fig. 6. Illustrations of spider copulatory organs, made by V.A. Wagner (Wagner, 1888)

В.А. Вагнер тщательно препарировал пальпы самцов 100 различных видов из коллекции Зоологического музея Московского университета, на его рисунках они изображены во вздутом (расправленном) виде, выдержанные 24 часа в растворе щелочи, вовсе не сложенные, как мы видим их на спиртовых необработанных препаратах и как принято их изображать в современных видовых определительных таблицах. Значительная часть, более половины труда В.А. посвящена анализу ранее принятых соматических признаков и систем пауков. Затем, после вполне современного анализа морфологии пальпы автор выделяет четыре основных типа его строения, распределяя по этим типам семейства пауков, которых к тому времени было известно двадцать (ныне — более сотни), причем семейство Cheiracanthiidae выделено прямо в работе Вагнера. Интересно, что пауки с территорий вне Российской империи, обработанные В.А. Вагнером, были приобретены для Зоомузея при уча-

стии А.П. Богданова — тогда заведующего кафедрой зоологии и директора музея — в 1872 г. у В.С. Розенгауэра в Вене (около 600 экземпляров из Западной Европы и США, определены Л. Кохом) и в торговом музее Годаффруа (Museum Godeffroy) в Гамбурге (около 220 экземпляров из Австралии и Океании, определены тем же Л. Кохом) (Михайлов, 2018). В дальнейшем В.А. Вагнер переключился на работы по биологии пауков, а после переезда в Санкт-Петербург — на решение общебиологических проблем, связанных с поведением животных.

Традиционная большая «не-филогенетическая» система отряда пауков, принятая в течение почти всего XX в., была в основном разработана трудами французского арахнолога Э. Симона (Simon, 1892, 1893, и далее ряд выпусков до 1902 г.), который в своей работе “Histoire naturelle des araignées” представил полную — и последнюю по времени — ревизию всех известных к тому времени пауков на уровне рода и семейства. Согласно этой системе, отряд разделялся на три подотряда — членистобрюхих пауков (Liphistiomorphae), пауков-птицеедов в широком смысле, или мигаломорфных пауков (Megalomorphae) и аранеоморфных пауков (Araneomorphae). Членистобрюхие пауки немногочисленны и примитивны, обитают только в Юго-Восточной Азии, у них не редуцированы сегменты брюшка между паутинными бородавками и анальным бугорком. Хелицеры мигаломорфных пауков расположены параллельно друг другу, тогда как у аранеоморфных пауков они направлены друг к другу, что позволяет увеличивать их мускульное усилие, важное при захватывании добычи. Помимо этого, у мигаломорфных пауков две пары легких, а у аранеоморфных — как правило, одна пара. Этот последний подотряд включает свыше 90% видового состава всех пауков и подразделяется далее на группы гаплогинных (Haplogynae) и энтелегинных (Entelegynae) пауков. У гаплогинных пауков эпигина отсутствует и представлено, как правило, 6 глаз, у энтелегинных — эпигина в наличии, а глаз чаще всего 8. Энтелегинных пауков подразделяют далее на крибеллятных (Cribellatae) и некрибеллятных (Ecribellatae). У крибеллятных пауков передние срединные паутинные бородавки превращены в ситечко-крибеллюм, через который сотнями мелких паутинных желез выделяется очень тонкая паутина, для расчесывания которой на предлапках четвертой пары ног образуется гребешок-каламиструм из видоизмененных щетинок. У некрибеллятных пауков крибеллюм и каламиструм отсутствуют, и эту группу подразделяют далее на двух- и трехкоготковых пауков (*Dionyscha* и *Trionyscha*), по числу коготков на лапках ходильных ног.

В работе П.Т. Лехтинена (рис. 7) (Lehtinen, 1967) признаки гениталий самцов использованы для выделения родов и даже семейств пауков в широком объеме и на современном уровне (рис. 8). По сути, Лехтинен разрушил систему аранеоморфных пауков, принятую после Симона, соединив в некоторых семействах и крибеллятных, и некрибеллятных пауков. Он показал, что с точки зрения кладистической систематики наличие крибеллюма и каламиструма у пауков — не синапоморфный, а плезиоморфный признак и поэтому не может учитываться при построении «филогенетической системы» отряда. Таким образом, вторая революция в систематике пауков заключалась в использовании признаков строения гениталий на уровне рода и семейства.

Конечно, у П. Лехтинена были предшественники. Для мелких пауков семейства *Linyphiidae* выделение новых родов исключительно по признакам строения гениталий практиковали как минимум с 1930-х гг. (напр., Bishop, Crosby, 1930), но и в ранних работах некоторые арахнологи описывали при характеристике родов



Рис. 7. Известный финский арахнолог Пекка Т. Лехтинен (Pekka Taisto Lehtinen, род. 1934)

Fig. 7. A renowned Finnish arachnologist Pekka Taisto Lehtinen (b. 1934)

линифицированное строение пальпуса самцов (напр., Emerton, 1882). Впрочем, другие арахнологи в то время не использовали «генитальные» признаки для родов этого семейства (напр., Simon, 1884). Шведский специалист по многоножкам (там надвидовые «генитальные» таксоны были введены раньше, чем у пауков) Г. Льомандер выделил несколько родов в семействе Clubionidae (Lohmander, 1944), вскоре сведенных в синонимы к роду Clubiona. Американский арахнолог А.Ф. Арчер (Archer, 1951a, b, 1953, etc.) выделил и переописал много родов пауков аранеоидного комплекса на основании строения гениталий. Тогда его новшества не были приняты и многие названия свели в синонимы; в настоящее время некоторые таксоны Арчера восстановлены. Другой американский арахнолог Р. Шик (Schick, 1965) произвел аналогичную процедуру с тем же результатом с пауками-бокоходами (ныне в семействах Philodromidae и Thomisidae).

Предложения самого Лехтинена постепенно, примерно в течение двух десятилетий, входили в общепринятую систематику пауков. Некоторые его предложения, например о близости некрибеллятных (Araneidae) и крибеллятных (Uloboridae) пауков-кругопрядов, оказались ошибочными. Одними из первых в духе Лехтинена немецкие исследователи Э. Кульман и В. Циммерман (Kullmann, Zimmermann, 1976) предложили объединить семейства крибеллятных пауков Oecobiidae и некрибеллятных Urocteidae в единое семейство Oecobiidae. Собственно «генитальные» семейства пауков стали широко приняты лишь в последние десятилетия. Так, паука-серебрянку *Argyroneta aquatica* (Clerck, 1758) с характерными приспособлениями к водному образу жизни перенесли недавно в крибеллятное семейство Dictynidae только на основании строения мужских гениталий.

Таким образом, *вторая революция* в систематике пауков оказалась сильно, буквально на несколько десятилетий, растянутой во времени. Тем не менее, основные революционные постулаты были сформулированы П.Т. Лехтиным в его работе 1967 г.



Рис. 8. Страница из работы П.Т. Лехтинена (Lehtinen, 1967)

Fig. 8. A page from Lehtinen's work (Lehtinen, 1967)

Признаки строения копулятивных органов, преимущественно самцов, используют в систематике других групп членистоногих. Для многоножек характерно сперматофорное осеменение, тем не менее в классе *Diplopoda* по особенностям структуры гонопод самцов выделяют не только виды, но и таксоны уровня рода и семейства. В классе *Chilopoda* гоноподы, как правило, не выражены, за исключением отряда *Lithobiomorpha*, где их особенности используют для видовой диагностики. У насекомых с их настоящей копуляцией, требующей развитых морфологических структур типа пениса, признаки строения гениталий используют с конца XIX в. (чешуекрылые), начала XX в. (жуки) и с 1920-х гг. (двукрылые). По крайней мере в первых двух отрядах в настоящее время эти признаки пригодны в качестве дополнительных и на более высоких таксономических уровнях. В отличие от пауков с их уникальными эпигинами копулятивные органы у самок насекомых, как правило, отсутствуют, вместо этого в систематике некоторых отрядов иногда используют признаки строения яйцекладов.

Начиная с 1990-х гг. в систематике животных и растений в целом произошла следующая, молекулярная, революция. Несмотря на то, что компьютерно-молекулярные построения основаны на сильных допущениях, во многих таксонах наблюдается отход от ранее принятых структурных признаков. Например, за последние 20 лет очень сильно перестроены системы млекопитающих, птиц, жуков. Система семейств и родов пауков до сих пор базируется в первую очередь на морфологических признаках, как соматических, так и генитальных.

Я благодарен своим коллегам Ю.М. Марусику (Магадан) и К.Ю. Еськову (Москва) за ценные критические замечания, А.И. Шаталкину, Г.Ю. Любарскому, В.Ю. Савицкому, Арк.А. Шилейко, А.В. Крупицкому (все — Москва) за консультации по систематике отдельных групп наземных членистоногих.

Исследование выполнено в рамках Государственного задания МГУ им. М.В. Ломоносова.

Литература

- Михайлов К.Г.* Революционеры в систематике пауков: В.А. Вагнер и П.Т. Лехтинен // Природа. 2018. Вып. 2. С. 37–44.
- Archer A.F.* Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). 1 // American Museum Novitates. 1951a. No. 1487. P. 1–52.
- Archer A.F.* Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). 2 // American Museum Novitates. 1951b. No. 1502. P. 1–34.
- Archer A.F.* Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). 3 // American Museum Novitates. 1953. No. 1622. P. 1–27.
- Audouin V., Savigny, M.J.C.L. de.* Description de l'Égypte, ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Explication sommaire des planches d'araignées de l'Égypte et de la Syrie // Histoire Naturelle. 1826. Vol. 1. No. 4. P. 99–186, pl. 1–7.
- Bishop S.C., Crosby C.R.* Studies in American spiders: genera *Ceratinopsis*, *Ceratinopsidis* and *Tutaibo* // Journal of the New York Entomological Society. 1930. Vol. 38. P. 15–33.
- Blackwall J.* A history of the spiders of Great Britain and Ireland. London: Ray Society, 1861. 174 p., pl. I–XII.
- Clerck C.* Araneae Suecici, descriptionibus et figures oeneis illustrate, ad genera subalterna reducti speciebus ultra LX determinati. Svenska Spindlar... Stockholmiae. 1757. 154 p., 6 pl.
- Emerton J.H.* New England spiders of the family Theridiidae // Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences. 1882. Vol. 6. P. 1–86.
- Koch C.L.* Die Arachniden. Elfter Band. Nürnberg: C.H. Zeh'schen Buchhandlung, 1844 (1845). 174 S., Tab. CCCLXI–CCCXCVI.
- Kraus O.* *Liphistius* and the evolution of spider genitalia // Symposia of the Zoological Society of London. 1978. Vol. 43. P. 235–254.
- Kraus O.* Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function // Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg. Neue Folge. 1984. Bd. 27. S. 373–382.
- Kullmann E., Zimmermann W.* Ein neuer Beitrag zum Cribellaten-Ecribellaten-Problem: Beschreibung von *Uroecobius ecribellatus* n. gen. n. sp. und Diskussion seiner phylogenetischen Stellung (Arachnida: Araneae: Oecobiidae) // Entomologica Germanica. 1976. Bd. 3. H. 1–2. S. 29–40.

- Lehtinen P.T.* Classification of the Cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha // *Annales Zoologici Fennici*. 1967. Vol. 4. No. 3. P. 199–468.
- Lohmander H.* Vorläufige Spinnennotizen // *Arkiv för Zoologi*. 1944. Bd. 35A. Nr. 16. S. 1–21.
- Menge A.* Preussische Spinnen. Erste Abteilung // *Schriften naturforsch. Ges. Danzig*. N.F. 1866. Bd. 1. S. 1–152, Taf. I–XXVIII.
- Menge A.* Preussische Spinnen. II. Abteilung // *Schriften naturforsch. Ges. Danzig*. N.F. 1868. Bd. 2. S. 153–218, Taf. XXIX–XLIII.
- Schick R.X.* The crab spiders of California (Araneae, Thomisidae) // *Bulletin of the American Museum of Natural History*. 1965. Vol. 129. No. 1. P. 1–180.
- Simon E.* Les arachnides de France. T. 5. Pt. 2 et 3. Paris: Roret, 1884. P. 180–885, pl. 26–27.
- Simon E.* Histoire naturelle des araignées. Deuxième édition, tome premier. Paris: Roret, 1892. P. 1–256.
- Simon E.* Histoire naturelle des araignées. Deuxième édition, tome premier. Paris: Roret, 1893. P. 257–488.
- Thorell T.* Remarks on synonyms of European spiders. No. 1. Uppsala, 1870. P. 1–96.
- Wagner W.* Copulationsorgane des Mannchens als Criterium für die Systematik der Spinnen // *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*. 1888. T. 22. P. 3–132 + tab. I–X.
- Westring N.* Araneae Svecicae // *Göteborgs Kongl. Vetenskaps- och Vitterhets Samhälles Handlingar*. 1861. Bd. 7. S. 1–615.

Two revolutions in spider taxonomy

KIRILL G. MIKHAILOV

Zoological Museum, Lomonosov Moscow State University, Moscow, Russia; mikhailov2000@gmail.com

Two revolutionary stages were identified in the history of spider taxonomy. The first revolution was associated with the predominant use of characters of the structure of the copulatory organs (genitalia) to identify spider species and occurred in the mid-19th century. The second revolution — using these characters to distinguish spider genera and even families — is associated with the name of P.T. Lehtinen and his fundamental 1967 work although it was stretched over time.

Keywords: Aranei, spiders, taxonomy, copulatory structures.

References

- Mikhailov, K.G. (2018). Revolyutsionery v sistematike paukov: V.A. Vagner i P.T. Lekhtinen. [Revolutionaries in spider taxonomy: V.A. Vagner and P.T. Lehtinen] *Priroda*, 2, 37–44 (in Russian).
- Archer, A.F. (1951a). Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). I. *American Museum Novitates*, (1487), 1–52.
- Archer, A.F. (1951b). Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). II. *American Museum Novitates*, (1502), 1–34.
- Archer, A.F. (1953). Studies in the orbweaving spiders (Argiopidae). III. *American Museum Novitates*, (1622), 1–27.
- Audouin, V., & Savigny, M.J.C.L. de. (1826). *Description de l'Égypte, ou recueil des observations et des recherches qui ont été faites en Égypte pendant l'expédition de l'armée française, publié par les ordres de Sa Majesté l'Empereur Napoléon le Grand. Explication sommaire des planches d'arachnides de l'Égypte et de la Syrie. Histoire naturelle*, 1 (4), 99–186, pls. 1–7.

- Bishop, S.C., & Crosby, C.R. (1930). Studies in American spiders: Genera *Ceratinopsis*, *Ceratinopsidis* and *Tutaibo*. *Journal of the New York Entomological Society*, 38, 15–33.
- Blackwall, J. (1861). *A history of the spiders of Great Britain and Ireland*. London: Ray Society.
- Clerck, C. (1757). *Araneae Suecici, descriptionibus et figuris oeneis illustrati, ad genera subalterna redacti, species ultra LX determinati*. Stockholmiae.
- Emerton, J. H. (1882). New England spiders of the family Theridiidae. *Transactions of the Connecticut Academy of Arts and Sciences*, 6, 1–86.
- Koch, C. L. (1844 [1845]). *Die Arachniden* (Elfter Band). Nürnberg: C.H. Zeh'sche Buchhandlung.
- Kraus, O. (1978). *Liphistius* and the evolution of spider genitalia. *Symposia of the Zoological Society of London*, 43, 235–254.
- Kraus, O. (1984). Male spider genitalia: Evolutionary changes in structure and function. *Verhandlungen des Naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg (Neue Folge)*, 27, 373–382.
- Kullmann, E., & Zimmermann, W. (1976). Ein neuer Beitrag zum Cribellaten–Ecribellaten-Problem: Beschreibung von *Uroecobius ecribellatus* n. gen., n. sp. und Diskussion seiner phylogenetischen Stellung (Arachnida: Araneae: Oecobiidae). *Entomologica Germanica*, 3 (1–2), 29–40.
- Lehtinen, P.T. (1967). Classification of the cribellate spiders and some allied families, with notes on the evolution of the suborder Araneomorpha. *Annales Zoologici Fennici*, 4 (3), 199–468.
- Lohmander, H. (1944). Vorläufige Spinnennotizen. *Arkiv för Zoologi*, 35A (16), 1–21.
- Menge, A. (1866). Preussische Spinnen. Erste Abteilung. *Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig (Neue Folge)*, 1, 1–152, pls. I–XXVIII.
- Menge, A. (1868). Preussische Spinnen. Zweite Abteilung. *Schriften der Naturforschenden Gesellschaft in Danzig (Neue Folge)*, 2, 153–218, pls. XXIX–XLIII.
- Schick, R.X. (1965). The crab spiders of California (Araneae, Thomisidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History*, 129 (1), 1–180.
- Simon, E. (1884). *Les arachnides de France* Vol. 5, pts. 2–3. Paris: Roret.
- Simon, E. (1892). *Histoire naturelle des araignées* 2nd ed., Vol. 1. Paris: Roret.
- Simon, E. (1893). *Histoire naturelle des araignées* 2nd ed., Vol. 1. Paris: Roret.
- Thorell, T. (1870). *Remarks on synonyms of European spiders*, 1. Uppsala.
- Wagner, W. (1888). Copulationsorgane des Männchens als Kriterium für die Systematik der Spinnen. *Horae Societatis Entomologicae Rossicae*, 22, 3–132, pls. I–X.
- Westring, N. (1861). *Araneae Suecicae. Göteborgs Kongliga Vetenskaps- och Vitterhets-Samhälles Handlingar*, 7, 1–615.