

An Overview of Species Concept used in Spiders Taxonomy with an Emphasis on Mating Structures

Omid Mirshamsi¹, Sepideh Shafaie^{2*}, Mansour Aliabadian³, Majid Moradmand⁴, Yuri Marusik⁵

¹ Department of Biology, Faculty of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad and Research Department of Zoological Innovations (RDZI), Institute of Applied Zoology, Faculty of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

² Department of Biology, Faculty of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

³ Department of Biology, Faculty of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad and Research Department of Zoological Innovations (RDZI), Institute of Applied Zoology, Faculty of Sciences, Ferdowsi University of Mashhad, Mashhad, Iran

⁴ Department of Biology, Faculty of Sciences University of Isfahan, Isfahan, Iran

⁵ Institute for Biological Problems of the North RAS, Portovaya Str. 18, Magadan 685000, Russia and Department of Zoology & Entomology, University of the Free State, Bloemfontein 9300, South Africa and Zoological Museum, University of Turku, FI-20014 Turku, Finland

Abstract

Although arachnology has a long-standing history but the main progress in spiders taxonomy is related to the Golden Age of Araneology. Indeed, from this period onward the copulatory organs (primary and secondary structures) found their true positions in new species description and delimitation. But it is surprising that only a few arachnologists have taken a clear stand about species, considering the inordinate number of concepts. According to the importance of species in taxonomy, the aim of this paper is to present an acceptable definition of the species concept and to investigate the role of copulatory structures in species identification. Studies have shown that species are reproductive communities that are genetically isolated from such other communities. Proceeding relatively independently evolution in different species implies that the species concept is not a universal and comprehensive concept for all the species. On the other hand, as the genital traits often evolve faster than other morphological characters, the role of genital traits is undeniable in distinguishing closely related species and species delimitation. Anyway, there is no certainty about the species-specificity of the copulatory structures. As a final result, it should be noted that variation studies and morphological-molecular congruence analyses will probably advance our knowledge to understand the significance of copulatory structures in the systematics of different spider species.

Key words: Spider, Systematic, Species Concept, Mating Concept.

* omid.mirshamsi@gmail.com

مروری بر پیشینه مفهوم گونه‌ای استفاده‌شده در آرایه‌شناسی عنکبوت‌ها با تأکید بر ساختارهای جفت‌گیری

امید میرشمسی^{۱*}، سپیده شفتائی^۲، منصور علی‌آبادیان^۳، مجید مرادمند^۴، یوری ماروسیک^۵

^۱ دانشیار گروه زیست‌شناسی، دانشگاه فردوسی مشهد و مرکز پژوهشی جانورشناسی کاربردی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

^۲ دانشجوی دکتری گروه زیست‌شناسی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

^۳ استاد گروه زیست‌شناسی، دانشگاه فردوسی مشهد و مرکز پژوهشی جانورشناسی کاربردی، دانشگاه فردوسی مشهد، مشهد، ایران

^۴ استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشگاه اصفهان، اصفهان، ایران

^۵ استاد انیستیتوی مشکلات زیست‌شناسی شمال، ماگادان، روسیه و گروه جانورشناسی و حشره‌شناسی، دانشگاه دولتی آزاد، بلومفونتن، آفریقای جنوبی و موزه جانورشناسی، دانشگاه تورکو، فنلاند

چکیده

علم عنکبوت‌شناسی تاریخچه‌ای طولانی دارد، اما پیشرفت اصلی آرایه‌شناختی عنکبوت‌ها به عصر طلایی علم مربوط است. در واقع، از دوره یادشده به بعد اندام‌های جفت‌گیری (اولیه و ثانویه) جایگاه حقیقی خود را در تعریف گونه‌های جدید و تعیین حدود آنها پیدا کردند؛ هرچند تعجب‌برانگیز است که با وجود تعدد مفاهیم گونه، تنها چندین عنکبوت‌شناس موضع خود را درباره گونه مشخص کرده‌اند. باتوجه به اهمیت گونه در مطالعه‌های آرایه‌شناختی، هدف مطالعه حاضر ارائه تعریف مقبولی از مفهوم گونه و بررسی نقش ساختارهای جفت‌گیری در شناسایی گونه است. مطالعه‌ها نشان داده‌اند گونه‌ها جوامع حقیقی تولیدمثل‌کننده هستند که از نظر ژنتیکی از سایر جوامع جدا شده‌اند. تکامل نسبتاً مستقل در گونه‌های مختلف به‌تنهایی دلیل بر اینست که مفهوم گونه مفهومی جهانی و جامع برای تمام گونه‌ها نیست. از سویی باتوجه به اینکه صفات‌های ژنی‌تالیک، بیشتر تکامل سریع‌تری نسبت به سایر صفات‌های ریختی نشان می‌دهند نقش این صفات‌ها در شناسایی گونه‌های نزدیک به هم و تعیین حدود گونه انکارنشده‌ای است؛ باوجود این، هیچ قطعیتی درباره گونه ویژه بودن ساختارهای جفت‌گیری وجود ندارد. در نتیجه‌گیری نهایی باید به این نکته اشاره کرد که احتمالاً بررسی تنوع و تحلیل‌های همخوانی داده‌های ریختی و مولکولی چندگانه به بهبود سطح دانش ما در زمینه درک اهمیت ساختارهای جفت‌گیری در سیستماتیک گونه‌های مختلف عنکبوت‌ها منجر می‌شود.

واژه‌های کلیدی: عنکبوت، سیستماتیک، مفهوم گونه، ساختارهای جفت‌گیری.

*omid.mirshamsi@gmail.com

مقدمه

تاریخچه و اهمیت ساختارهای جفت‌گیری در سیستماتیک عنکبوت‌ها

هفت دوره اصلی در بررسی پیشینه عنکبوت‌شناسی وجود دارند که عبارتند از: عهدهای عتیق (پیش از سال ۴۰۰ میلادی)، میانی (۱۴۵۰-۴۰۰)، پیش از لینه (۱۷۵۷-۱۴۵۰)، لینه (۱۸۰۴-۱۷۵۷)، بنیان‌گذاران عنکبوت‌شناسی (۱۸۵۰-۱۸۰۴)، دوران طلایی علم (۱۹۰۰-۱۸۵۰) و عهد حاضر (Hedgpeth, 1947).

بخش مهمی از مباحث سیستماتیک عنکبوت‌ها به ۲۵۰ سال پیش و مقاله‌های چاپ‌شده Carl Clerck باز می‌گردد (Clerck, 1757). یک سال پس از آن، لینه در چاپ دهم کتاب مشهور خود با عنوان *Systema Naturae* به معرفی ۳۹ گونه عنکبوت در سرتاسر جهان پرداخت (Linné, 1758)؛ این در حالی بود که Clerck در کتاب خود با عنوان *Svenska Spindlar* تعداد گونه‌های بیشتری را تنها از کشور سوئد معرفی کرد و تصاویر رنگی با کیفیتی از تمام اجزای بدن نمونه‌های مطالعه‌شده نمایش داد؛ از این رو، معقول به نظر می‌رسد که عنکبوت‌شناسان Clerck را نقطه عطف مباحث عنکبوت‌شناسی در نظر می‌گیرند (Platnick and Raven, 2013) هرچند پیشرفت کنونی در آرایه‌شناسی عنکبوت‌ها به دوران طلایی مربوط است. پیش از دوران طلایی (۱۸۵۰-۱۹۰۰)، اندام‌های جفت‌گیری نقش کم‌رنگی در توصیف گونه‌های جدید عنکبوتی و روابط بین آنها ایفا می‌کردند (Bonnet, 1945). در آن زمان، تأکید اصلی بر توصیف صفت‌های پیکری مانند شکل بدن، موقعیت چشم‌ها، الگوی خارهای پا و رنگ‌بندی بود و اندام‌های جفت‌گیری به عنوان صفت‌های ضمیمه‌ای بررسی می‌شدند؛ با وجود این،

Dufour (۱۸۴۴) حشره‌شناسی بود که نتیجه گرفت نمونه‌هایی که از نظر ریختی باهم مشابه هستند و یک گونه قلمداد می‌شوند اغلب بر اساس تفاوت در ساختار اندام‌های جفت‌گیری در گونه‌های مختلف دسته‌بندی می‌شوند. اساس کالبدشناختی عنکبوت‌ها با آنچه در حشرات وجود دارد متفاوت است؛ برای نمونه، انتقال اسپرم در حشرات از طریق منافذ تولیدمثل موجود در بندهای انتهایی شکم انجام می‌شود و اسپرم عنکبوت‌های نر به وسیله ساختارهای منحصر به فرد موجود در پدی‌پالپ‌ها به درون شکاف جفت‌گیری فرد ماده انتقال می‌یابد. در واقع، هنگامی که عنکبوت‌شناسان با نمونه‌های دارای صفت‌های پیکری مشابه مواجه می‌شوند، مشکل شناسایی را بدون نیاز به مطالعه آرایش چشم‌ها، غدد تارریس و پاها و تنها با مطالعه پالپ نر و اپی‌ژینوم ماده حل می‌کنند.

از سویی مطالعه‌های نوین آرایه‌شناختی آلفا ساختارهای جفت‌گیری عنکبوت‌ها را در اولویت قرار می‌دهند و سایر ساختارها را در پس‌زمینه این ویژگی مقایسه می‌کنند؛ چنین اولویتی درباره بیشتر جنس‌هایی دیده می‌شود که بیش از ۱۰ تا ۱۲ گونه مشابه دارند و در چنین مواردی گونه‌ها در درجه اول به وسیله ساختارهای جفت‌گیری از هم تفکیک می‌شوند (Gertsch, 1982; Bosselaers and Jocqué, 2000; Platnick, 2000; Huber, 2001). اندام‌های جفت‌گیری (ساختارهای اولیه جفت‌گیری) تنها ساختارهای درگیر در انتقال و دریافت اسپرم نیستند و در خانواده‌های مختلف عنکبوتی ساختارهای ثانویه متفاوتی وجود دارند که هنگام جفت‌گیری وارد عمل می‌شوند از جمله اجزای روی پای عنکبوت‌های نر، تغییرات موجود در کلیسر افراد نر و برجستگی‌های سر

Bosselaers and Jocqué, 2000; Hormiga, 2000; Wang, 2002; Huber, 2003).

گفتنی است ویژگی‌های کیفی به اندازه صفت‌های کمی در مطالعه‌های آرایه‌شناختی و تبارزادی ارزشمندند.

باتوجه به مطالب یادشده، هدف مطالعه حاضر بررسی کاربرد اندام‌های جفت‌گیری در تبیین مفهوم گونه در آرایه‌شناسی عنکبوت‌ها و مرور فرضیه‌هایی است که تاکنون درباره اهمیت اندام‌های جفت‌گیری در تفکیک گونه‌های عنکبوتی ارائه شده‌اند.

مفهوم یا مفاهیم گونه در آرایه‌شناسی عنکبوت‌ها

آرایه‌شناسان طی دهه‌ها با این چالش روبه‌رو بوده‌اند که گونه چیست (هستی‌شناسی) (Meier, 2000) و چگونه تشخیص داده می‌شود (معرفت‌شناسی)؟ بر اساس نظریه Wilson (۱۹۹۲) گونه‌ها موجودیت‌های بدیهی، حسی و بصری هستند و مفهوم گونه به‌مثابه هدفی نهایی در متون سیستماتیک مطرح می‌شود. از سوی Ehrlich (۱۹۶۱) چنین پیش‌بینی کرده بود که پردازش داده‌های الکترونیک انقلاب بزرگی در سیستماتیک جانوری به پا خواهد کرد؛ این پیش‌گویی تا حدی در مباحث مربوط به تبارزادی درست بود، ولی هرگز راه‌حلی قطعی برای حل مسئله گونه مطرح نشد. اکنون سؤال اینجاست که:

آیا ما به مفهومی جهانی برای گونه نیاز داریم و یا اینکه اجماع مفاهیم را قبول داریم؟

گونه‌ها چه هستند و چگونه تشخیص داده می‌شوند؟ آیا از نظر معرفت‌شناختی، گونه‌ها اساس تحلیل‌های تبارزادی هستند یا به‌عنوان نتیجه آنها مطرح می‌شوند؟

عنکبوت‌ها که باعث نگه‌داشتن فرد ماده و شکل‌گیری ارتباط صحیح با وی می‌شوند (Huber and Eberhard, 1997; Coyle, 1988; Schaible *et al.*, 1986). از آنجا که در اغلب موارد ساختارهای ژنیتالیک سریع‌تر از صفت‌های پیکری تکامل می‌یابند در شناسایی گونه‌های نزدیک به هم و نمایش تغییرات بین گونه‌ای ناپیوسته به‌خوبی عمل می‌کنند. بررسی‌های جدید مشخص کرده‌اند تکامل نسبتاً سریع صفت‌های مرتبط با جفت‌یابی در ریخت‌شناسی و رفتار و حتی در سطح مولکولی قابل‌بررسی هستند (Eberhard and Cordero, 1995; Palumbi, 1998; Rice, 1998; Gavrillets, 2000; Swanson and Vacquier, 2002)؛ اما اینکه چه درجه‌ای از این صفت‌ها در آرایه‌شناسی مولکولی استفاده می‌شود (Westheide and Hass-Cordes, 2001) و این تغییرات تا چه میزانی باید با صفت‌های ریختی و رفتاری متناسب باشند هنوز در حال بررسی است (Lipscomb *et al.*, 2003; Seberg *et al.*, 2003; Tautz *et al.*, 2003; Sim, 2013; Slowik and Sikes, 2013).

پژوهش‌های تبارزادی امروزی بیشتر بر ساختارهای جفت‌گیری تأکید می‌کنند و در این مطالعه‌ها، صنف‌های فراگونه‌ای توسط صفت‌های پیکری و هم‌تافت گونه‌ها به‌وسیله صفت‌های ژنیتالیک مشخص می‌شوند (Platnick, 1975; Griswold, 1993; Foelix, 1996). حتی اگر در پژوهش‌های نوین تبارزادی موازنه صفت‌ها به‌شکل غیرعلمی و فقط بر اساس طرز تفکر فرد باشد (Kitching *et al.*, 1998) بازهم ساختارهای جفت‌گیری به‌علت پیچیدگی زیاد منع سودمندی از صفت‌های مجزا هستند که در تحلیل صفت‌ها کاربرد دارند (Griswold, 1990, 1993; Hormiga, 1994; Scharff and Coddington, 1997;

جفت‌گیری یکسان اما دارای سایر صفات‌های ناپیوسته متفاوت اغلب ریخت‌های یک گونه چندریختی (در حالت هم‌جا) یا زیرگونه یک گونه چندسنخی (در حالت ناهم‌جا) مطرح می‌شوند.

در بحث هستی‌گونه، دو گزینه اول تأثیر اندکی در کارهای عملی مربوط به رده‌بندی عنکبوت‌ها دارند و غالباً سومین گزینه چگونگی برخورد با یک گونه را تعیین می‌کند و می‌گوید ریخت، زیرگونه و به زبان ساده‌تر، تنوع چیست.

در مباحث مربوط به عنکبوت‌ها نمی‌توان مفهوم گونه را از بعد ریختی و سنخ‌شناختی جدا کرد (مفهوم Cuvier)؛ باین‌حال، بعد معرفت‌شناختی نقش تعیین‌کننده‌ای در این زمینه ایفا می‌کند. در بخش بعدی به بررسی اصول بالقوه‌ای پرداخته خواهد شد که شامل بخش نظری و عملی می‌شوند (نظری: گونه‌ها در اندام‌های جفت‌گیری تفاوت دارند/عملی: افراد با اندام‌های جفت‌گیری متفاوت به‌عنوان گونه‌های مختلف تعریف می‌شوند).

گونه ویژه بودن ساختارهای جفت‌گیری

برای توصیف گونه ویژه بودن ساختارهای جفت‌گیری، فرضیه‌های متفاوت همسو با مفاهیم مختلف گونه‌ای به کار می‌روند (Eberhard, 1985; Arnqvist, 1997; Edward, 1993)؛ برای نمونه، از آنجا که تفاوت‌های اندام‌های جفت‌گیری سازوکار جداکننده تفسیر شده است فرض قفل و کلید Dufour (۱۸۴۴) رد می‌شود؛ هرچند شواهد نظری فراوانی هم در برابر این فرض آورده شده است (Gering, 1953; Kraus, 1968; Blanke, 1980; Berube and Myers, 1983; Eberhard, 1985; Shapiro and Porter, 1989; Ware and Opell, 1989; Porter and

آیا در تشخیص گونه به «احساس» نیاز داریم (Mayr, 2000) یا برای هر گونه معیاری عینی وجود دارد؟

هرچند ممکن است این لیست سؤالات ادامه یابد، نظرهایی که Mayden (۱۹۹۷) ارائه کرده است شامل فهرستی با بیش از ۲۴ تعریف برای گونه است؛ بنابراین جای تعجب دارد باتوجه به تعدد مفاهیم گونه، هیچ توضیحی درباره مفهوم اساسی گونه در مقاله‌های آرایه‌شناختی عنکبوت‌ها وجود ندارد و تنها تعداد انگشت‌شماری از عنکبوت‌شناسان موضع خود را در این زمینه مشخص کرده‌اند (Grasshoff, 1968; Martens, 1969; Levi, 1973; Kraus, 2002; Platnick, 2000). بخشی از این کمبود اطلاعات به علت نبود آگاهی از مشکل است و از سویی غالباً تصور می‌شود اعلام‌نظر در این موارد نوعی دست‌بردن در امور کاملاً تخصصی است که برداشت تجربی با آن همخوانی ندارد؛ باوجود این، توافقی ضمنی در بین عنکبوت‌شناسان به شرح زیر وجود دارد:

۱. گونه‌ها صرفاً ساخته ذهن بشر نیستند و در واقعیت وجود دارند؛ به این ترتیب که می‌توان مرزهای طبیعی و واقعی بین گونه‌های مختلف و افراد موجود در یک گونه قائل شد.

۲. گونه‌ها جوامع باروری هستند که از نظر ژنتیکی از سایر جوامع جدا شده‌اند و از سویی ممکن است تکامل نسبتاً مستقلی بین گونه‌ها جریان داشته باشد؛ به این معنا که مفهوم گونه مفهومی جامع و عمومی نیست.

۳. هرچند تمام صفات‌هایی که تغییر ناپیوسته نشان می‌دهند شاخص‌های بالقوه برای محدودیت‌های گونه به شمار می‌روند، ساختارهای جفت‌گیری همچنان نقش تعیین‌کننده‌ای دارند؛ در این موارد، افراد با ساختارهای

که امکان رسیدن به راه‌حل مطلوب را از فرد نر سلب می‌کند (West-Eberhard, 1983; 1984).

Alexander و همکاران (۱۹۹۷) فرضیهٔ تعارض منافع را مطرح کردند. طبق این نظریه، نرها و ماده‌ها در مسابقه‌ای تسلیحاتی برای به‌دست‌گرفتن زمام امور مربوط به جفت‌یابی، حفظ شرایط موجود و تعیین سرنوشت اسپرم تلاش می‌کنند (Arnqvist and Rowe, 2002). سؤال اینست که آیا ماده‌ها به موازات تکامل حالت‌های صفت‌ها در نرها، اولویت‌ها یا مقاومت خود را در برابر آنها تکامل می‌بخشند (Holland and Rice, 1998)؟ پیش‌بینی دربارهٔ فرضیهٔ تعارض منافع اینست که در گروه‌هایی که ماده‌ها رفتار کنترل‌گرایانه روی جفت‌گیری دارند و نرها به معاشقه مجبور می‌شوند و پیش‌از جفت‌گیری برای ماده‌ها هدیه می‌برند، ساختارهای جفت‌گیری باید ساختارهای نسبتاً ساده و یکنواختی باشند که البته بعد عملی مربوط به عنکبوت‌ها به‌وضوح با این پیش‌گویی متناقض است (Huber, 1998).

فرضیهٔ Jocqué (۱۹۹۸؛ ۲۰۰۲) با عنوان «بررسی جفت» هر دو ایدهٔ Mayr (۱۹۶۳) مبنی بر ارتباط ژنتیکی بین صفت‌های جفت‌گیری و پیکری و ایدهٔ مشروعیت نر Dufour (۱۸۴۴) را با هم ترکیب کرده است. ساختارهای جفت‌گیری گونه ویژه در حکم عواملی هستند که وجود سازش‌های اساسی (ریختی و غیرریختی) را تضمین می‌کنند. اگر این سازش‌ها آشکارا از ظاهر فرد ماده درک نشوند به احتمال زیاد دوباره ناپدید خواهند شد. از سویی انتخاب فرد ماده بیشتر به‌شکل «نتیجه» دیده می‌شود تا «دلیلی برای اندام‌های جفت‌گیری گونه ویژه». باوجود تمام تفاوت‌هایی که در سه فرضیهٔ اخیر دیده می‌شوند، تشابه

Shapiro, 1990; Mikkola, 1992; Arnqvist *et al.*, 1997; Sota and Kubota, 1998).

از سویی مشخص نیست اهمیت فرضیهٔ پلیوتروپیسم یا چنداثری Mayr (۱۹۶۳) چیست. طبق این فرض، ارتباطات ژنتیکی بین ساختارهای جفت‌گیری و پیکری به تجمع تغییرات انتخابی بزرگ خنثی منتج می‌شوند (Eberhard, 1985; Arnqvist *et al.*, 1997; Jocqué, 1998). مطرح‌شدن چنین ایده‌های اغراق‌آمیزی دربارهٔ ساختار اندام‌های جفت‌گیری تا حدی از طبیعت انتخاب خنثی منشأ گرفته و به‌مرور گسترش بیشتری یافته است (Müller, 1957; Kraus, 1968; Goulson, 1993). گفتنی است چنین ادعاهایی تنها بر اساس اطلاعاتی‌اند که دربارهٔ آنها حتی از نظر مبانی نظری نیز تردید وجود دارد (Eberhard, 1985).

Kraus (۱۹۸۴) نتیجه گرفت پیچیدگی اندام جفت‌گیری با شیوهٔ جفت‌گیری همبستگی دارد؛ باوجوداین، بررسی وضعیت گونه ویژه بودن مستقل از پیچیدگی اندام جفت‌گیری و نیازمند اطلاعات جامع‌تر است.

نظریهٔ Eberhard (۱۹۸۵) مبنی بر «انتخاب جنسی و اندام جفت‌گیری جانور» نقطه‌عطفی در این نوع استدلال‌ها بود. وی فرض‌های پیشین را بررسی و آنها را با فرضیهٔ «انتخاب فرد ماده» Darwin (۱۸۷۱) مقایسه کرد؛ بر اساس این، اندام جفت‌گیری فقط ساختاری برای انتقال اسپرم نیست بلکه ساختار معاشقه‌کننده نیز محسوب می‌شود (West-Eberhard, 1984)؛ زیرا فرد ماده در این مسیر درگیر فرایندهایی می‌شود که طبق آنها، ماده تنها اسپرم یک فرد نر (به‌جای اسپرم چندین نر رقابت‌کننده) را استفاده می‌کند. بحرانی‌ترین جنبه از این نظر، فشار رقابتی مداوم بین نرهای هم‌گونه، قلمرو، آزادی عمل و ترجیحات پیش‌بینی‌نشدهٔ فرد ماده است

گونه‌های مختلف حشرات و عنکبوت‌ها نشان می‌دهند ساختار اندام جفت‌گیری در یک گونه نسبت به سایر ساختارها تغییرات بسیار کمی یافته است (Arnold, 1986; Teder, 1998; Eberhard *et al.*, 1998; Palestrini *et al.*, 2000; Tatsuta *et al.*, 2001) باوجود این در مطالعه حاضر برای مقایسه بین گونه‌ها، هر گونه توسط افراد یک جمعیت موضعی مشخص شدند؛ البته باید یادآوری شود اصطلاح «گونه ویژه» در توصیف گونه‌ها به کار می‌رود و گونه‌ها نیز دارای توزیع مکانی و زمانی هستند. از سویی صفت‌هایی که از نظر آرایه‌شناختی در شرایط بدون بعد ارزشمند محسوب می‌شوند ممکن است به محض مطرح شدن مباحث تنوع جغرافیایی و نواحی هیبریدی مفهوم خود را از دست بدهند (Leong and Hafernik, 1992; Tanabe *et al.*, 2001).

نباید فراموش کرد تمام مطالعه‌های آرایه‌شناختی سنتی تأکید منطقه‌ای دارند و حتی به نظر می‌رسد در برخی موارد، آثار علمی نوین با محوریت آرایه‌ای بر مفهوم گونه‌ای بدون بعد تأکید دارند (برای نمونه، مفهوم سنخ‌شناختی گونه). گونه ویژه بودن اندام‌های جفت‌گیری ما را بر آن می‌دارد آنها را به منزله جمعیت‌های ناهم‌جایی در نظر بگیریم که در صورت مشاهده تفاوت در ساختارهای جفت‌گیری، گونه‌های مختلف قلمداد می‌شوند. این امر فرض اصلی ما درباره گونه ویژه بودن را در تکمیل اطلاعات ابعاد منطقی توجیه می‌کند (Herre, 1964).

دو نکته مهم در این زمینه عبارتند از:

۱. در گروه‌های جانوری خاص مانند پرندگان، پستانداران، پروانه‌ها و حلزون‌ها که Mayr (۱۹۶۳) مفهوم گونه چندسنخی را درباره آنها مطرح کرده

بارز اینست که در هر سه فرضیه به ساختارهای جفت‌گیری به‌عنوان ساختارهایی با عملکردی فراتر از عملکردهای اولیه (ساختارهای علامت‌دهنده یا جوامع‌ساز) نگریسته شده است.

اتفاق نظرها، تضادها و بعد منطقی در مطالعه‌ها

اگر گونه‌ها را جوامع بارور جدا از هم در نظر بگیریم که اندام‌های جفت‌گیری آنها هیچ نقشی در این جدایی تولیدمثلی نداشته است، در نظر گرفتن همبستگی زیاد بین جوامع بارور و مجموعه افرادی که از نظر ریخت‌شناسی تولیدمثلی تعیین‌حدود شده باشند کار بیهوده‌ای خواهد بود. با توجه به اینکه مقاله‌های آرایه‌شناسی نقشی اساسی در رابطه‌بندی تکامل ساختارهای جفت‌گیری دارند (Eberhard, 1985) چنین سؤالاتی مطرح می‌شوند: آیا مدرکی وجود دارد که مسئول پدیده‌های ظاهری گونه ویژه بودن باشد؟ چه عاملی تکامل نسبتاً سریع اندام جفت‌گیری را باعث می‌شود؟

در زیر به بررسی سه نکته خواهیم پرداخت که به ترتیب عبارتند از: تأثیر فرضیه «گونه ویژه بودن اندام جفت‌گیری» در کشف چندسنخی و چندریختی و همچنین مشکلات مربوط به نمونه‌های با اندازه کوچک (Huber, 2003).

۱. چندسنخی: معمولاً تشخیص گونه‌های مختلف

در یک منطقه جغرافیایی محدود (و در یک افق زمانی محدود) کار سختی نیست. در چنین وضعیتی که از نظر زیست‌شناسان با عنوان «بدون بعد» یاد می‌شود (Mayr, 1955) اندام‌های جفت‌گیری منع سودمندی از صفت‌های تشخیصی عالی در سطح گونه مطرح می‌شوند. بررسی‌های جامع ریخت‌سنجی درباره

Jocqué (۱۹۹۸) در فرضیه «بررسی جفت» پیش‌بینی کرده است چندریختی ژنیتالی باید پدیده رایجی در حوزه گونه‌زایی هم‌جا باشد (Jocqué, 2002).

فرا تر از تمام این گمانه‌زنی‌ها با اطمینان نسبی بیان می‌شود که عمل کردن ابعاد روش‌شناختی و عملی مطالعه‌های آرایه‌شناختی به موازات هم باعث می‌شود کشف چندریختی‌های اندام جفت‌گیری در وهله نخست غیرمحتمل به نظر برسد؛ پس در این راستا سه فرض به شرح زیر مطرح می‌شود:

i. فرض اساسی گونه ویژه بودن و غالبیت اندام جفت‌گیری و سایر صفت‌های منتخب جنسی در تعیین حدود گونه (Zeh and Eberhard 1985; Zeh, 1992; Huber, 2003; Jocqué, 2002)

ii. فقدان داده‌های کافی در حوزه زیستی بخش وسیعی از گونه‌های اسمی بی‌مهرگان (Stork, 1997)؛

iii. محدودیت نمونه‌های دارای اندازه کوچک که نقشی کاربردی در کشف چندریختی‌ها و ارزیابی تنوع دارند.

۳. اندازه نمونه: اگر در مطالعه‌ای گونه‌های فراوانی از منطقه‌ای مجزا و دارای تعداد کم نمونه گزارش شوند باید چه توضیحی درباره تنوع، مورفوکلاین‌ها و هم‌پوشانی یا ناهم‌پوشانی توزیع فراوانی داشته باشیم؟ متأسفانه از آنجا که زیست‌شناسی نوین روی بخش بسیار کوچکی از تنوع جهانی (انسان، رت، مگس سرکه و ...) فعالیت می‌کند، اطلاعات زیادی درباره بخش عمده‌ای از گونه‌های شناخته‌شده وجود ندارد و در واقع ارائه اطلاعات آماری دقیق در چنین مواردی کار بسیار دشواری است؛ با وجود این، مطالعه‌های بیشتر مشخص کرده‌اند در مباحث گونه ویژه باید درصد زیادی از گونه‌های شناخته‌شده را

است (Mayr and Ashlock, 1969) ساختار اندام

جفت‌گیری برای توصیف گونه به کار نرفته است؛

ii. درصد زیادی از گونه‌های بی‌مهره تنها بر اساس محل تیب شناخته می‌شوند (Stork, 1993; 1997; Baker, 2011; Sim, 2013; Slowik and Sikes 2013; Régnier *et al.* 2015; Escobar-Suárez *et al.*, 2017).

۲. چندریختی: برخلاف پدیده یادشده، اصطلاح

چندریختی برای گونه‌هایی استفاده می‌شود که تغییر ناپیوسته‌ای را درون جمعیت‌ها نشان می‌دهند؛ هرچند این امر پدیده رایجی در اغلب گروه‌های جانوری است شواهد بسیار اندکی درباره چندریختی بودن اندام جفت‌گیری ثبت شده‌اند (Johnson, 1995; Müller, 1957; Kunze, 1959; Inger and Marx, 1962; Ulrich, 1988; Mound *et al.*, 1998; Hausmann, 1999; Huber and Perez, 2001a). اکنون سؤال اساسی اینست که چه زمانی ریخت‌های متفاوت یک گونه، گونه‌های مختلف قلمداد می‌شوند؟ پژوهشگران درباره این موضوع با جزئیات بیشتر بحث کرده‌اند و نتیجه گرفته‌اند با داده‌های موجود در این سطح امکان تصمیم‌گیری قطعی وجود ندارد (Huber and Perez, 2001b).

مطالعه‌های مختلف نشان داده‌اند ریخت‌شناسی اندام جفت‌گیری بسته به شرایط متفاوت هنگام انترژی تغییرات زیادی می‌یابد (Hribar, 1996; Arnqvist and Thornhill, 1998)؛ این امر دلیل بر اینست که چندریختی‌های فصلی (به‌ویژه پلی‌فنیسم: سازوکاری زیستی که در پاسخ به تغییر شرایط محیطی رخ می‌دهد و به بروز چندین حالت صفت از یک ژن واحد منجر می‌شود) همانند آنچه در حشرات وجود دارد پدیده‌های رایجی‌اند (Müller, 1957; Kunze, 1959; Vitalievna, 1995).

۲. مطالعه‌های متعددی از وقوع تغییرات درون گونه‌ای درخور توجه در ساختارهای جفت‌گیری عنکبوت‌ها پرده برداشته‌اند؛

۳. کشف‌شدن گونه‌های همزاد با ساختارهای جفت‌گیری غیرقابل تشخیص رو به افزایش است؛

۴. ساختارهای جفت‌گیری نسبتاً تکامل یافته هستند و نباید نادیده گرفت مطالعه این ویژگی به اندازه بررسی الگوهای فرومونی و معاشقه مشکل است؛ ضمن اینکه این ساختارها سازوکارهای جداکننده هستند و به احتمال زیاد شاخص‌های معتبری برای محدودیت‌های گونه هستند. نکته نهایی اینکه احتمالاً تأکید دوباره بر بررسی تنوع و انجام تحلیل‌های همخوانی بین داده‌های ریختی و داده‌های مولکولی چندگانه روش بسیار مفیدتری برای بهبود سطح دانش ما درباره اهمیت ساختارهای جفت‌گیری در سیستماتیک خواهد بود.

سپاسگزاری

نویسندگان از حمایت‌های علمی زنده‌یاد جناب آقای پروفیسور جمشید درویش در پیشبرد علمی مقاله حاضر سپاسگزاری می‌کنند.

حذف کرد و بنابراین صرف‌نظر از هر اندازه‌ای ما فقط باید نمونه‌ها را باهم قیاس کنیم.

بدیهی است چندریختی‌های اندام جفت‌گیری پدیده رایجی نیست اما ۲۰ برابر رایج‌تر از چیزی است که پیش‌ازین تصور می‌شد. از سویی بخش مشکل‌تر، کمیت گونه‌ها در مناطق مطالعه‌شده مانند اروپا است (Huber, 2003)؛ با این حال اعتقاد به اینکه تمام موارد چندریختی اندام جفت‌گیری به‌طور تصادفی کشف شده‌اند آگاهی‌نداشتن ما از فراوانی این پدیده و ضرورت انجام بررسی‌هایی را نشان می‌دهد که باید به‌طور ویژه روی حل چنین مشکلاتی تمرکز کنند.

جمع‌بندی

اگرچه ساختارهای جفت‌گیری نقش بسیار قطعی در سیستماتیک عنکبوت‌ها (به‌ویژه در آرایه‌شناختی آلفا) دارند هنوز هیچ مدرک قانع‌کننده‌ای وجود ندارد که مشخص کند اندام‌های جفت‌گیری تا چه اندازه محدودیت‌های گونه زیستی را نشان می‌دهند:

۱. فرضیه قفل و کلید که با محتوای سنخ‌شناختی درهم آمیخته کاملاً رد شده است؛

منابع

- Alexander, R. D., Marshall, D. C. and Cooley, J. R. (1997) Evolutionary perspectives on insect mating. *The Evolution of Mating Systems in Insects and Arachnids* 4-31.
- Arnold, E. N. (1986) Why copulatory organs provide so many useful taxonomic characters: the origin and maintenance of hemipenial differences in lacertid lizards (Reptilia: Lacertidae). *Biological Journal of the Linnean Society* 29(4): 263-281.
- Arnqvist, G. (1997) The evolution of animal genitalia: distinguishing between hypotheses by single species studies. *Biological Journal of the Linnean Society* 60(3): 365-379.
- Arnqvist, G. and Rowe, L. (2002) Antagonistic coevolution between the sexes in a group of insects. *Nature* 415(6873): 787-789.
- Arnqvist, G. and Thornhill, R. (1998) Evolution of animal genitalia: patterns of phenotypic and genotypic variation and condition dependence of genital and nongenital morphology in a water strider (Heteroptera: Gerridae: Insecta). *Genetical Research* 71(3): 193-212.

- Arnqvist, G., Thornhill, R. and Rowe, L. (1997) Evolution of animal genitalia: morphological correlates of fitness components in a water strider. *Journal of Evolutionary Biology* 10(4): 613-640.
- Baker, J. L. (2011) Marine invertebrates of potential conservation concern in the Adelaide & Mt Lofty Ranges Natural Resources Management Region-a review. Report for Adelaide and Mt Lofty Ranges NRM Board. Government of South Australia, Adelaide.
- Berube, D. E. and Myers, J. H. (1983) Reproductive isolation between *Urophora affinis* and *U. quadrifasciata* (Diptera: Tephritidae) in British Columbia. *Canadian Journal of Zoology* 61(4): 787-791.
- Blanke, R. (1980) Die verschiedenen bei Kreuzspinnen (Araneidae) auftretenden Bastardierungssperren. Proceeding 8th Internationaler Arachnologen-Kongress, Wien, Austria.
- Bonnet, P. (1945) *Bibliographia araneorum: Analyse méthodique de toute la littérature aranéologique jusqu'en 1939*. Tome I. Douladoure, Toulouse.
- Bosselaers, J. and Jocqué, R. (2000) *Hortipes*, a huge genus of tiny Afrotropical spiders (Araneae, Liocranidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 256: 4-108.
- Clerck, C. (1757) Svenska Spindlar: uti sina hufvud-slägter indelte samt under några och sextio särskildte arter; beskrefne och med illuminerade figurer uplyste. Salvii, Stockholmia.
- Coyle, F. A. (1988) A revision of the American funnel web mygalomorph spider genus *Euagrus* (Araneae, Dipluridae). Revisión de las arañas migalomorfes americanas del género *Euagrus* (Araneae, Dipluridae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 187(3): 203-292.
- Darwin, C. (1871) *The descent of man, and selection in relation to sex*. John Murray, London.
- Dufour, L. (1844) Anatomie générale des diptères. *Annales des Sciences Naturelles* 1: 244-264.
- Eberhard, W. G. (1985) *Sexual Selection and Animal Genitalia*. Harvard University Press, Cambridge.
- Eberhard, W. G. and Cordero, C. (1995) Sexual selection by cryptic female choice on male seminal products- a new bridge between sexual selection and reproductive physiology. *Trends in Ecology and Evolution* 10(12): 493-496.
- Eberhard, W. G., Huber, B. A., Rafael Lucas Rodriguez S., Briceño, R. D., Salas, I. and Rodriguez, V. (1998) One size fits all? Relationships between the size and degree of variation in genitalia and other body parts in twenty species of insects and spiders. *Evolution* 415-431.
- Edwards, R. (1993) Entomological and mammalogical perspectives on genital differentiation. *Trends in Ecology and Evolution* 8(11): 406-409.
- Ehrlich, P. R. (1961) Systematics in 1970: some unpopular predictions. *Systematic Biology* 10(4): 157-158.
- Escobar-Suárez, S., Huanca-Mamani, W. and Vargas, H. A. (2017) Genetic divergence of a newly documented population of the cecidogenous micromoth *Eugnosta azapaensis* Vargas & Moreira (Lepidoptera: Tortricidae) in the Atacama Desert of northern Chile. *Revista Brasileira de Entomologia* 61(3): 266-270.
- Foelix, R. F. (1996) *Biology of Spiders*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Gavrilets, S. (2000) Rapid evolution of reproductive barriers driven by sexual conflict. *Nature* 403: 886-889.
- Gering, R. L. (1953) Structure and function of the genitalia in some American agelenid spiders. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 121(4): 1-84.
- Gertsch, W. J. (1982) The spider genera *Pholcophora* and *Anopsisus* (Araneae, Pholcidae) in North America, Central America and the West Indies. Los géneros de arañas *Pholcophora* y *Anopsisus*

- (Araneae, Pholcidae) en Norteamérica, Centroamérica y las Indias Occidentales. *Bulletin of the Texas Memorial Museum* 28: 95-144.
- Goulson, D. (1993) Variation in the genitalia of the butterfly *Maniola jurtina* (Lepidoptera: Satyrinae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 107(1): 65-71.
- Grasshoff, M. (1968) Morphologische Kriterien als Ausdruck von Artgrenzen bei Radnetzspinnen der Subfamilie Araneinae (Arachnida: Araneae: Araneidae). *Abhandlungen der Senckenbergischen Naturforschenden Gesellschaft* 516: 1-100.
- Griswold, C. E. (1990) A revision and phylogenetic analysis of the spider subfamily Phyxelidinae (Araneae, Amaurobiidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 196: 1-206.
- Griswold, C. E. (1993) Investigations into the phylogeny of the lycosoid spiders and their kin (Arachnida: Araneae, Lycosoidea), Vol. 539. Smithsonian Institution Press, Washington, D. C.
- Hausmann, A. (1999) Falsification of an entomological rule: polymorphic genitalia in geometrid moths. *Spixiana* 22(1): 83-90.
- Hedgpeth, J. W. (1947) On the evolutionary significance of the Pycnogonida. *Smithsonian Miscellaneous Collections* 106(18): 1-54.
- Herre, W. (1964) Zur Problematik der innerartlichen Ausformung bei Tieren. *Zoologischer Anzeiger* 172(6): 403-425.
- Holland, B. and Rice, W. R. (1998) Perspective: chase-away sexual selection: antagonistic seduction versus resistance. *Evolution* 52(1): 1-7.
- Hormiga, G. (1994) A revision and cladistic analysis of the spider family Pimoidae (Araneoidea: Araneae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 549: 1-104.
- Hormiga, G. (2000) Higher level phylogenetics of erigonine spiders (Araneae, Linyphiidae, Erigoninae). *Smithsonian Contributions to Zoology* 609: 1-60.
- Hribar, L. J. (1996) Larval rearing temperature affects morphology of *Anopheles albimanus* (Diptera: Culicidae) male genitalia. *Journal of the American Mosquito Control Association- Mosquito News* 12(2): 295-297.
- Huber, B. A. (1998) Spider reproductive behavior: a review of Gerhardt's work from 1911-1933, with implications for sexual selection. *Bulletin of the British Arachnological Society* 11(3): 81-91.
- Huber, B. A. (2001) The pholcids of Australia (Araneae; Pholcidae): taxonomy, biogeography, and relationships. *Bulletin of the American Museum of Natural History* 260: 1-144.
- Huber, B. A. (2003) Rapid evolution and species-specificity of arthropod genitalia: fact or artifact? *Organisms Diversity and Evolution* 3(1): 63-71.
- Huber, B. A. (2003) High species diversity in one of the dominant groups of spiders in East African montane forests (Araneae: Pholcidae: *Buitinga* n. gen., *Spermophora* Hentz). *Zoological Journal of the Linnean Society* 137(4): 555-619.
- Huber, B. A. and Eberhard, W. G. (1997) Courtship, copulation, and genital mechanics in *Physocyclus globosus* (Araneae, Pholcidae). *Canadian Journal of Zoology* 75(6): 905-918.
- Huber, B. A. and Perez, G. A. (2001a) A new genus of pholcid spiders (Araneae: Pholcidae) endemic to western Cuba, with a case of female genitalic dimorphism. *American Museum Novitates* 3329: 1-23.
- Huber, B. A. and Perez, G. A. (2001b) Female genital dimorphism in a spider (Araneae: Pholcidae). *Journal of Zoology* 255(03): 301-304.
- Inger, R. F. and Marx, H. (1962) Variation of hemipenis and cloaca in the colubrid snake *Calamaria lumbricoidea*. *Systematic Zoology* 11(1): 32-38.

- Jocqué, R. (1998) A point of view. Female choice, secondary effect of mate check? A hypothesis. *Belgian Journal of Zoology (Belgium)* 128(2): 99-117.
- Jocqué, R. (2002) Genitalic polymorphism- a challenge for taxonomy. *Journal of Arachnology* 30(2): 298-306.
- Johnson, N. F. (1995) Variation in male genitalia of *Merope tuber Newman* (Mecoptera: Meropeidae). *Journal of the Kansas Entomological Society* 68(2): 224-233.
- Kitching, I. J., Forey, P. L., Humphries, C. J. and Williams, D. M. (1998) *Cladistics*, 2nd ed. Oxford University Press, Oxford.
- Kraus, O. (1968) Isolations mechanismen und Genital strukturen bei wirbellosen Tieren. *Zoologischer Anzeiger* 81(1/2): 22-38.
- Kraus, O. (1984) Male spider genitalia: evolutionary changes in structure and function. *Verhandlungen des naturwissenschaftlichen Vereins in Hamburg* 27: 373-382.
- Kraus, O. T. T. O. (2002) Why no subspecies in spiders. 19th European Colloquium of Arachnology, Arhus, Denmark.
- Kunze, L. (1959) Die funktionsanatomischen Grundlagen der Kopulation der Zwergzikaden, untersucht an *Euscelis plebejus* (Fall.) und einigen Typhlocybinen. *Deutsche Entomologische Zeitschrift* 6(4): 322-387.
- Leong, J. M. and Hafernik, J. E. (1992) Hybridization between two damselfly species (Odonata: Coenagrionidae): Morphometric and genitalic differentiation. *Annals of the Entomological Society of America* 85(6): 662-670.
- Levi, H. W. (1973) Small orb-weavers of the genus *Araneus* North of Mexico (Araneae: Araneidae). Pequeñas tejedoras de esferas del género *Araneus* al Norte de México (Araneae: Araneidae). *Bulletin of the Museum of Comparative Zoology* 145(9): 473-552.
- Linné, C. (1758) *Systema naturae: Appendices zoologicae*. Hage Comitis, London.
- Lipscomb, D., Platnick N. and Wheeler, Q. (2003) The intellectual content of taxonomy: a comment on DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution* 18(2): 65-66.
- Martens, J. (1969) Die Abgrenzung von Biospezies auf biologisch-ethologischer und morphologischer Grundlage am Beispiel der Gattung *Ischyropsalis* C. L. Koch 1839 (Opiliones, Ischyropsalidae). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere (Jena)* 96: 133-264.
- Mayr, E. (1955) Karl Jordan's contribution to current concepts in systematics and evolution. *Ecological Entomology* 107(1-14): 45-66.
- Mayr, E. (1963) *Animal species and evolution*, Vol. 797. Belknap Press of Harvard University Press, Cambridge, Massachusetts.
- Mayr, E. (2000) A critique from the biological species concept perspective: what is a species, and what is not? In: *Species concepts and phylogenetic theory. A Debate* (Eds. Wheeler, Q. D. and Meier, R.). Columbia University Press, New York.
- Mayr, E. and Ashlock, P. D. (1969) *Principles of systematic zoology*. Mc Graw Hill, New York.
- Mayden, R. L. (1997) A hierarchy of species concepts: the denouement in the saga of the species problem. In: *Species: The Units of Biodiversity* (Eds. Claridge, M. F. *et al.*) 381-424. Chapman and Hall, London.
- Meier, R. (2000) *Species concepts and phylogenetic theory: a debate*. Columbia University Press, New York.

- Mikkola, K. (1992) Evidence for lock-and-key mechanisms in the internal genitalia of the *Apamea* moths (Lepidoptera, Noctuidae). *Systematic Entomology* 17(2): 145-153.
- Mound, L. A., Crespi, B. J. and Tucker, A. (1998) Polymorphism and kleptoparasitism in thrips (Thysanoptera: Phlaeothripidae) from woody galls on Casuarina trees. *Australian Journal of Entomology* 37(1), 8-16.
- Müller, H. J. (1957) Die Wirkung exogener Faktoren auf die zyklische Formenbildung der Insekten, insbesondere der Gattung *Euscelis* (Hom. Auchenorrhyncha). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 85: 317-430.
- Palestrini, C., Rolando, A. and Laiolo, P. (2000) Allometric relationships and character evolution in *Onthophagus taurus* (Coleoptera: Scarabaeidae). *Canadian Journal of Zoology* 78(7): 1199-1206.
- Palumbi, S. R. (1998) Species formation and the evolution of gamete recognition loci. In: *Endless forms: species and speciation* (Eds. Howard, D. J. and Berlocher, S. H.) 271-278. Oxford University Press, Oxford.
- Platnick, N. I. (1975) A Revision of the Palpimanid Spiders of the New Subfamily Otiotopinae (Araneae, Palpimandae). *American Museum of Natural History* 2562: 1-32.
- Platnick, N. I. (2000) A defense of the phylogenetic species concept. In: *Species concepts and phylogenetic theory: A debate.* (Eds. Wheeler, Q. D. and Meier, R.) 185-197. Columbia University Press, New York.
- Platnick, N. I. (2000) A relimitation and revision of the Australasian ground spider family Lamponidae (Araneae: Gnaphosoidea). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 1-328.
- Platnick, N. I. and Raven, R. J. (2013) Spider systematics: past and future. *Zootaxa* 3683(5): 595-600.
- Porter, A. H. and Shapiro, A. M. (1990) Lock-and-key hypothesis: lack of mechanical isolation in a butterfly (Lepidoptera: Pieridae) hybrid zone. *Annals of the Entomological Society of America* 83(2): 107-114.
- Régnier, C., Achaz, G., Lambert, A., Cowie, R. H., Bouchet, P., and Fontaine, B. (2015) Mass extinction in poorly known taxa. *Proceedings of the National Academy of Sciences* 112(25): 7761-7766.
- Rice, W. R. (1998) Intergenomic conflict, interlocus antagonistic coevolution, and the evolution of reproductive isolation. In: *Endless forms: species and speciation* (Eds. Howard, D. J. and Berlocher, S. H.) 261-270. Oxford University Press, Oxford.
- Seberg, O., Humphries, C. J., Knapp, S., Stevenson, D. W., Petersen G., Scharff, N. and Andersen, N. M. (2003) Shortcuts in systematics? A commentary on DNA-based taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution* 18(2): 63-65.
- Schaible, U., Gack, C. and Paulus, H. F. (1986) Zur Morphologie, Histologie und biologischen Bedeutung der Kopfstrukturen männlicher Zwergspinnen (Linyphiidae, Erigoninae). *Zoologische Jahrbücher, Abteilung für Systematik, Ökologie und Geographie der Tiere* 113: 389-408.
- Scharff, N. and Coddington, J. A. (1997) A phylogenetic analysis of the orb-weaving spider family Araneidae (Arachnida, Araneae). *Zoological Journal of the Linnean Society* 120(4): 355-434.
- Shapiro, A. M. and Porter, A. H. (1989) The lock-and-key hypothesis: evolutionary and biosystematic interpretation of insect genitalia. *Annual review of entomology* 34(1): 231-245.
- Sim, K. (2013) Genetic analysis of *Pardosa* wolf spiders (Araneae: Lycosidae) across the northern Nearctic. MSc thesis, McGill University, Montreal, Canada.

- Slowik, J. and Sikes, D. S. (2013) Synonymy of four *Pardosa* species (Araneae: Lycosidae) undiagnosable without geography. *The Journal of Arachnology* 41(3), 327-334.
- Sota, T. and Kubota, K. (1998) Genital lock-and-key as a selective agent against hybridization. *Evolution* 52(5): 1507-1513.
- Stork, N. E. (1993) How many species are there? *Biodiversity and Conservation* 2(3): 215-232.
- Stork, N. E. (1997) *Measuring global biodiversity and its decline*, Vol. 41. Joseph Henry Press, Washington, DC.
- Swanson, W. J. and Vacquier, V. D. (2002) Reproductive protein evolution. *Annual Review of Ecology and Systematics* 33: 161-179.
- Tanabe, T., Katakura, H. and Mawatari, S. F. (2001) Morphological difference and reproductive isolation: morphometrics in the millipede *Parafontaria tonominea* and its allied forms. *Biological Journal of the Linnean Society* 72(2): 249-264.
- Tatsuta, H., Mizota, K. and Akimoto, S. I. (2001) Allometric patterns of heads and genitalia in the stag beetle *Lucanus maculifemoratus* (Coleoptera: Lucanidae). *Annals of the Entomological Society of America* 94(3): 462-466.
- Tautz, D., Arctander, P., Minelli, A., Thomas, R. H. and Vogler, A. P. (2003) A plea for DNA taxonomy. *Trends in Ecology and Evolution* 18(2): 70-74.
- Teder, T. T. (1998) Limited variability of genitalia in the genus *Pimpla* (Hymenoptera: Ichneumonidae): inter-or intraspecific causes? *Netherlands journal of zoology* 48(4): 335-347.
- Ulrich, H. (1988) Das Hypopygium von *Microphor holosericeus* (Meigen). *Bonner Zoologische Beitrage* 39: 179-219.
- Vitalievna, N. M. (1995). Seasonal variation in the male genitalia of *Plagodis dolabraria* (Linnaeus, 1758) (Lepidoptera, Geometridae). *Atalanta* 26(1-2): 311-313.
- Wang, X. P. (2002) A generic-level revision of the spider subfamily Coelotinae (Araneae, Amaurobiidae). *Bulletin of the American Museum of Natural History* 1-150.
- Ware, A. D. and Opell, B. D. (1989) A test of the mechanical isolation hypothesis in two similar spider species. *Journal of Arachnology* 17: 149-162.
- West-Eberhard, M. J. (1983) Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology* 58(2): 155-183.
- West-Eberhard, M. J. (1984) Sexual selection, social competition, and speciation. *Quarterly Review of Biology* 58(2): 155-183.
- Westheide, W. and Hass-Cordes, E. (2001) Molecular taxonomy: description of a cryptic *Petitia* species (Polychaeta: Syllidae) from the island of Mahé (Seychelles, Indian Ocean) using RAPD markers and ITS2 sequences. *Journal of Zoological Systematics and Evolutionary Research* 39(1/2): 103-111.
- Wilson, E. O. (1992) *The Diversity of Life*. The Balknap Press of Harvard University Press, Cambridge.
- Zeh, J. A. and Zeh, D. W. (1992) Are sexually-selected traits reliable species characters? Implications of intra-brood variability in *Semeiochernes armiger* (Balzan) (Pseudoscorpionida: Chernetidae). *Bulletin of the British Arachnology Society* 9(2): 61-64.

