یافته‌های نوین در علوم زیستی
جلد ۷، شماره ۲، صفحات ۲۲۸ الی ۲۴۱ (۱۳۹۹)
انتشارات دانشگاه خوارزمی

Nova Biologica Reperta 7(2): 228-241 (2020)
Print ISSN: 2423-6330/Online ISSN: 2476-7115
https://nbr.khu.ac.ir; Kharazmi University Press; DOI: 10.29252/nbr.7.2.228

# تبارزایی و تکامل صفات ریخت‌شناسی بخشه‌های آکانتوفاسه و اگاکانتا از سرده گون (تیره باقلائیان) بر اساس توالی‌های هسته‌ای و کلروپلاستی در ایران

**زهره خلیلی[۱]، شاهرخ کاظم پور اوصالو[۳،۱] و علی اصغر معصومی[۲]**

[۱]گروه علوم گیاهی، دانشکده علوم زیستی، دانشگاه تربیت مدرس، تهران، ایران؛ [۲]بخش گیاه‌شناسی، موسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران، ایران؛ [۳]قطب تبارزایی موجودات زنده ایران، دانشگاه تهران، تهران، ایران
مسئول مکاتبات: شاهرخ کاظم پور اوصالو، skosaloo@modares.ac.ir

**چکیده.** روابط تبارزایی و تکامل صفات ریخت‌شناسی بخشه‌های *Acanthophace* و *Aegacantha* از سرده *Astragalus* با استفاده از ترکیب داده‌های ITS و *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ و انتخاب گونه *Astragalus stocksii* به عنوان برون‌گروه بررسی شدند. از دستاوردهای تبارزایی این مطالعه تک نیا نبودن بخشه *Acanthophace* در مفهوم کنونی به دلیل جدایی گونه *A. ovigerus* و ناسازگاری موقعیت این گونه در داده‌های هسته‌ای با کلروپلاستی است. بخشه *Aegacantha* نیز به دلیل موقعیت گونه *A. montis-parrowii* در فاصله دور از سایر اعضای بخشه و قرارگیری در کنار سایر گون های خاردار، در مفهوم کنونی تک نیا نیست. بازسازی ۳۲ صفت بر روی درخت تبارزایی ترکیبی بیزین نشان داد که برخی از صفات برای تعیین حدود آرایه‌شناختی بخشه‌های *Acanthophace* و *Aegacantha* مفید است. تکامل صفاتی مانند وجود فشردگی در پهنک درفش، شکل نیام و داشتن نیام تک‌حجره به اندازه کافی برای جداسازی گونه *A. ovigerus* از سایر گونه‌های خویشاوند خود ارزشمند است. تکامل صفات منطبق با موقعیت تبارزایشی دور گونه *A. montis-parrowii* از سایر گونه‌های خویشاوند خود عبارتند از: تعداد گل در گل‌آذین، وجود دم گل‌آذین، گلبرگ‌های کرک‌دار، شکل ویولونی و وجود فشردگی در پهنک درفش، تمایز ناخنک در قاعده درفش، وجود ناخنک درفش و اختلاف اندازه طول ناو و بال.

**واژه های کلیدی.** بقولات، تکامل صفات، جورنمایی، روابط تبارزایشی، صفت مشترک پیشرفته

# Phylogeny and morphological traits evolution of *Astragalus* sects. *Acanthophace* and *Aegacantha* in Iran on the basis of nrDNA ITS and *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ sequences

**Zohreh Khalili[1], Shahrokh Kazempour-Osaloo[1, 3] & Ali Asghar Maassoumi[2]**

[1]Department of Plant Biology, Faculty of Biological Sciences, Tarbiat Modares University, Tehran, Iran; [2]Department of Botany, Research Institute of Forests and Rangelands, Agricultural Research Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran; [3]Center of Excellence in Phylogeny of Living Organisms, University of Tehran, Tehran, Iran
Corresponding author: Shahrokh Kazempour-Osaloo, skosaloo@modares.ac.ir

**Abstract**. In this study, phylogenetic relationships and evolutionary trends of morphological characters of *Astragalus* sects. *Acanthophace* and *Aegacantha* were studied using nrDNA ITS and *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ datasets while *Astragalus stocksii* was selected as the outgroup. The phylogenetic results indicated the non-monophyly of *A.* sect. *Acanthophace* in its current circumscription due to the distant exclusion of *A. ovigerus* from the core group, and incongruence between nuclear and plastid datasets on the basis of different position of latter species in the resulted phylogenetic trees. *Astragalus* sect. *Aegacantha* was also found to not being monophyletic due to the distant position of *A. montis-parrowii* from the other representatives of the section while accompanying with other spiny *Astragalus* species. The Optimization of 32 morphological characters on the Bayesian combined tree indicated that some characters were most useful for delimitation of taxa in sections *Acanthophace* and *Aegacantha*. The results obtained from the evolution of characters showed that standard blade constriction, legume shape and possessing unilocular pods were of diagnostic importance for the separation of *A. ovigerus* from other species. The traced characters were in accordance with the phylogenetic

Received 06.08.2019/ Revised 11.12.2019/ Accepted 18.12.2019/ Published 01.07.2020
دریافت ۱۳۹۸/۰۵/۱۶/ اصلاح ۱۳۹۸/۰۹/۲۰/ پذیرش ۱۳۹۸/۰۹/۲۷/انتشار ۱۳۹۹/۰۴/۱۱



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

position of *A. montis-parrowii*, which was separated from other members of sect. *Aegacantha*, as the number of flowers in inflorescences, the presence of peduncle, hairy petal, pandurate standard and constriction of standard that is differentiatiated to claw, the presence of claw in standard and the length difference between keel and wing were different from those in other members of the sect. *Aegacantha*.

**Keywords**. Character evolution, homoplasy, leguminosae, phylogenetic relationship, synapomoprphy

## مقدمه

سرده *Astragalus* L. متعلق به تیره باقلائیان (Fabaceae) با بیش از ۳۰۰۰ گونه یکی از بزرگ‌ترین و متنوع‌ترین سرده‌های گیاهان گلدار (Lock & Simpson, 1991; Maassoumi, 1998; Podlech & Zarre, 2013) و با ۸۴۰ گونه، بزرگ‌ترین سرده در ایران است (Ghahremaninejad & Joharchi 2020). گون‌های خاردار با بیش از ۳۰۰ گونه طبقه‌بندی شده در چندین بخشه، یکی از گروه‌های اصلی سرده *Astragalus* را تشکیل می دهند (Maassoumi, Podlech & Zarre, 2013; 1998). بر اساس آخرین طبقه‌بندی (Podlech & Zarre, 2013) بخشه *Acanthophace* Bunge از ۹ گونه تشکیل شده است که هفت گونه آنها بومی ایران هستند. این بخشه از درختچه های خاردار بالشتکی‌شکل تشکیل شده است که دارای کرک‌های عمدتا سفید در بخش‌های رویشی مخلوط با کرک‌های خاکستری و سیاه در گل‌آذین است. خوشه های آن ها دارای تعداد اندک تا ۱۰ گل؛ جام گل به رنگ صورتی یا مایل به آبی تا بنفش و نیام عمدتا دوحجره‌ای است (Maassoumi, 1998; Zarre & Podlech, 2001; Podlech & Zarre, 2013).

چندین صفت ابتدایی مشترک در گونه‌های متعلق به این بخشه وجود دارد مانند وجود کرک‌های صاف روبان مانند، نیام بزرگ صاف و درفشی که به‌طور مشخص به پهنک و ناخنک تمایز نیافته است (Zarre-Mobarakeh, 2000).

گونه‌های *A. ovigerus* Boiss. و *A. hezarensis* Zarre & Podlech در بسیاری از مطالعات به‌عنوان اعضای بخشه *Acanthophace* در نظرگرفته شده‌اند (Zarre & Podlech, 2001; Podlech et al., 2001; Podlech & Zarre, 2013)، درحالی‌که Maassoumi (2016) آنها را به دلیل داشتن نیام تک‌حجره در بخشه *Lamprocarpa* Maassoumi متمایز کرده است.

بخشه *Aegacantha* Bunge از ۵۶ گونه تشکیل شده است که شامل بوته‌های بالشتکی‌شکل خاردار با کرک‌های قاعده‌چسب سفید یا مخلوط سیاه و سفید، گل‌آذین خوشه با یک تا تعداد اندک گل، جام گل اکثراً زردرنگ و نیام غالباً دوحجره‌ای است (Podlech & Zarre, 2013). این بخشه در ایران دو گونه دارد (Maassoumi, 2016). اهداف این مطالعه ارزیابی تک‌تباری و روابط درون‌بخشه‌ای بخشه‌های فوق‌الذکر و بررسی روند تکامل صفات ریخت‌شناسی در آنها در چارچوب تبارشناسی مولکولی است.

## مواد و روش‌ها

### نمونه‌برداری

در مطالعه حاضر، هشت گونه از بخشه *Acanthophace*، پنج گونه از بخشه *Aegacantha* و شش گونه از سایر گون‌های خاردار متعلق به بخشه‌های مختلف مورد مطالعه قرار گرفته است و گونه *A. stocksii* Bunge از بخشه *Caraganella* بر اساس مطالعه قبلی (Amini et al., 2019) به عنوان برون‌گروه استفاده شده است (جدول ۱).

### تحلیل داده‌های تبارزایشی

براساس توالی‌های ITS nrDNA و *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ (Khalili et al., 2020)، روابط تبار زایشی داده‌های هسته‌ای و کلروپلاستی و ترکیب دو داده به روش استنباط بیزین در نرم‌افزار MrBayes 3.2.6 (Ronquist et al., 2012) با استفاده از پایگاه اینترنتی CIPRES (https://www.phylo.org, Miller et al., 2010) مورد تجزیه و تحلیل قرار گرفت و درخت بیزین حاصل از ترکیب داده‌ها انتخاب شد. درختان حاصل از هر سه مجموعه داده در شکل‌های ۱ A، B و C نشان داده شده است. مدل تکاملی TVM+G با استفاده از برنامه jModelTest (Posada, 2008) بر اساس معیار اطلاعاتی Akaike (AIC) برای داده‌های ترکیبی انتخاب شده است.

ترکیب‌پذیری داده‌های هسته‌ای و کلروپلاستی، با استفاده از آزمون اختلاف طول ناسازگار (ILD) (Faris et al., 1994) تعبیه شده در نرم افزار PAUP* (Swofford, 2002) مورد ارزیابی قرار گرفت. اطلاعات مربوط به نمونه‌های بررسی‌شده در درخت بیزین حاصل از داده‌های ترکیبی در جدول ۱ نشان داده شده است.

### تحلیل داده‌های ریخت‌شناسی

برای درک بهتر توزیع و تکامل صفات، پس از مطالعه چندین صفت ریخت‌شناسی، ماتریسی از ۳۲ صفت ریخت‌شناسی با همان آرایه‌هایی که در مطالعه مولکولی تبارزایشی مورد استفاده قرار گرفت، ایجاد شد (جدول ۳).

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

با مطالعه مقالات و مشاهده نمونه‌های هرباریومی مختلف، صفات و حالات صفات که در تعریف آرایه‌شناختی گونه‌های مورد مطالعه بیش‌ترین ارزش تشخیصی را داشتند، تعیین و کدگذاری شدند (Maassoumi, 1995; Podlech, 1999; Zarre-Mobarakeh, 2000; Maassoumi, 2005, 2016; Podlech & Zarre, 2013).

حالت‌های صفات با ارزش‌گذاری عددی به صورت نامرتب کدگذاری شدند (یعنی تغییر از یک حالت به حالت دیگر یک گام است). ارزش‌های داده شده به حالت‌های مختلف صفات، هیچ‌گونه برتری به یکدیگر نداشتند و نیایی یا پیشرفته بودن آنها تنها پس از مکان‌گذاری در قالب تبارزایی مشخص شدند. قطبیت صفات با توجه به روش برون‌گروه مشخص شد (Maddison et al., 1984). در این روش، اگر حالت صفتی در برون‌گروه مشاهده شود، برای آن عدد صفر و برای حالت متقابل عدد یک در نظر گرفته شد. نهایتا ماتریس داده‌های ریخت‌شناختی کدگذاری شده ذیل بر روی درخت حاصل از استنباط بیزین با روش Likelihood و بر اساس مدل Mk1 (مدل یک پارامتری مارکوو) در نرم افزار Mesquite v. 3.04 (Maddison & Maddison, 2015) مکان‌گذاری شد. صفات فرم رویشی، تراکم شاخه ها در قاعده گیاه، وجود کرک در گوشوارک، تعداد جفت برگچه ها، شکل برگچه، پراکندگی کرک در برگچه‌های جوان، وجود کرک در سطح فوقانی برگچه، شکل رأس برگچه، وجود گل‌هایی با کرک‌های مخلوط سیاه و سفید، تراکم گل در گل‌آذین، تعداد گل‌های موجود در گل‌آذین، تکامل دم گل‌آذین، طول دم گل‌آذین (سانتی‌متر)، پراکندگی کرک در برگه (براکته)، وجود برگک (براکتئول) در قاعده کاسه، شکل برگک، شکل دندانه های کاسه، وجود کرک در گلبرگ، رنگ پهنک گلبرگ، طول درفش، شکل ویولونی در درفش، تمایز درفش به ناخنک، شکل پهنک درفش، وجود فشردگی در پهنک درفش، شکل درفش در قاعده، شکل ناخنک درفش، طول بال در مقایسه با طول درفش، طول ناو در مقایسه با طول بال، شکل نیام و تعداد حجره نیام در این پژوهش مورد بررسی قرار گرفته است. صفات، حالت صفات و کدهای مربوط به ماتریس داده‌های ریخت‌شناختی در جدول های ۲ و ۳ مشخص شده است.

## نتایج

### داده‌های تبارزایشی

علی‌رغم مشاهده بصری ناسازگاری درخت هسته‌ای nrDNA ITS (شکل ۱ A) با درخت کلروپلاستی *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ (شکل ۱ B) که به دلیل موقعیت متفاوت گونه *A. ovigerus* بوده است، نتیجه آزمون ILD به منظور ترکیب داده‌های nrDNA ITS و *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ با مقدار ($P$=۰.۱۱) به معنای سازگاری جهت ترکیب داده‌ها مطابقت داشت. بنابراین ماتریس ترکیبی داده‌های nrDNA ITS و *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ تهیه شد. تجزیه و تحلیل مجموعه داده‌های ترکیبی با ۲۰ گونه؛ ۱۶۲۹ جایگاه نوکلئوتیدی، دارای ۸۶ جایگاه نوکلئوتیدی اطلاعاتی و ۲۲۷ جایگاه نوکلئوتیدی متغیر منجر به کوتاه‌ترین درخت با طول ۱۳۶ گام، شاخص سازگاری ۰/۷۳۵ و شاخص گروه‌پذیری ۰/۸۷۱ شد. درخت ترکیبی بازسازی‌شده با روش بیزین (شکل ۱ C) دو کلاد با حمایت بالا (PP) را نشان داد که شامل کلاد در برگیرنده گونه‌های بخشه *Aegacantha* با حمایت (PP=0.99) و کلاد دوم شامل گونه‌های بخشه *Acanthophace* به همراه دیگر آرایه‌های گون خاردار (PP=1.00) است. در کلاد دوم گونه *A. cryptocarpos* DC. در کنار زیر کلادی با حمایت (PP=0.92) شامل گونه‌های *A. lycioides* Boiss. *A. scleroclad*us Bunge و *A. cystosus* Zarre & Podlech قرار دارد و سپس روابط تبارزایشی حل‌نشده گونه‌های *A. stenostegius* Boiss. & Hausskn، *A. horridus* Boiss، *A. hezarensis* از بخشه *Acanthophace* گونه *A. ovigerus* با یک شاخه بلند در موقعیت قاعده‌ای زیر کلاد بعدی با حمایت (PP=0.96) شامل نمایندگان سایر بخشه‌های گون خاردار قرار دارد.

گونه *A. montis-parrowii* متعلق به بخشه *Aegacantha* در فاصله دور از سایر گونه‌های این بخشه در کنار گونه‌های دیگر خاردار در کلاد دوم قرارگرفته است (شکل ۱).

### داده‌های ریخت‌شناسی

داده‌های آماری درخت با استفاده از داده‌های حاصل از ماتریس صفات ریخت‌شناسی عبارتند از درختی به طول ۱۵۷ گام، شاخص سازگاری ۰/۲۹ و شاخص گروه‌پذیری ۰/۳۷ بالاترین شاخص سازگاری مربوط به صفات ۲۵ (ci=1.00) و ۲۴ (ci=0.66) و سپس صفات شماره ۸، ۱۳، ۲۰ و ۲۸ با ci=0.5 و کم‌ترین جورنمایی بودند. صفات شماره ۵، ۶، ۱۱، ۲۵، ۳۱ و ۳۲ سازگاری کمتری نسبت به سایر صفات نشان دادند که در آن ci=0.33 بود. کمترین میزان مربوط به صفت تراکم کرک در برگ جوان (صفات شماره ۷ و ۱۴) و سپس مربوط به صفات شماره ۳، ۴، ۱۴، ۱۶، ۱۷، ۲۲، ۲۹ و ۳۰ با شاخص سازگاری ۰/۱۶. بود. هفت صفت شامل شماره‌های ۴، ۵، ۷، ۱۵، ۱۶، ۲۰ و ۲۲ با شاخص گروه‌پذیری صفر، سطح بالای جورنمایی و صفت وجود دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۳) و شکل پهنک درفش (صفت شماره ۲۵) با شاخص گروه‌پذیری به ترتیب ۰/۸ و ۱/۰۰، سطح جورنمایی پایین را در گونه‌های مورد مطالعه نشان دادند.



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

از ۳۲ صفت ریخت‌شناسی مورد مطالعه، تنها مکان‌گذاری پنج صفت دقیقا مطابق با روابط تبارزایشی گونه‌های بخشه *Acanthophace* در درخت مولکولی ترکیبی آنها است. این صفات عبارتند از: شکل برگچه‌ها (صفت شماره ۶)، شکل پهنک درفش (صفت شماره ۲۵)، وجود فشردگی در درفش (صفت شماره ۲۶)، شکل درفش در قاعده (صفت شماره ۲۷) و شکل نیام (صفت شماره ۳۱). نتایج تجزیه و تحلیل تکامل صفات بر اساس صفات وجود دم گل‌آذین، شکل پهنک درفش، فشردگی در درفش، شکل درفش در قاعده و شکل نیام جدایی بخشه‌های *Acanthophace* و *Aegacantha* در درخت تبارزایشی ترکیبی تایید می کند. مقادیر ci (شاخص سازگاری) و ri (شاخص گروه‌پذیری)، صفات، حالت صفت و تعداد تغییرات برای هر صفت در جدول ۲ نشان داده شده است.

**بخشه *Acanthophace***

مکان‌گذاری صفات ریخت‌شناسی شامل کرک گوشوارک (صفت شماره ۳)، شکل برگچه‌ها (صفت شماره ۶) و شکل پهنک درفش (صفت شماره ۲۶) با موقعیت کلادهای کوچک در درخت تبارزایشی بخشه *Acanthophace* مطابقت دارد.

حالات صفات گوشوارک کرک‌دار، نسبت طول به عرض برگچه‌ها و برگچه‌هایی با رأس منفرجه تا حاشیه‌دار (حالت صفت شماره ۹) در کلاد کوچک بخشه *Acanthophace* شامل گونه‌های *A. lycioides*، *A. scleroclad*us و *A. cystosus* مشاهده شد. رنگ کرک در گونه‌های متعلق به بخشه *Acanthophace* مخلوط سفید و سیاه است به جز کرک‌های موجود در گونه *A. scleroclad*us که منحصراً سفید می‌باشد (حالت صفت شماره ۱۰). گل‌آذین خوشه با ۲-۳ گل (صفت شماره ۱۲) فقط در گونه‌های *A. ovigerus* و *A. hezarensis* مشاهده می شود. در تمام گونه‌های بخشه *Acanthophace* شکل دندانه‌های کاسه به صورت نوک‌تیز تا نوک‌تیز با پایه مثلثی (حالت صفت شماره ۱۹) و طول درفش حداقل ۱۲ میلی‌متر (حالت صفت شماره ۲۲) است به استثنای گونه‌های *A. horridus* و *A. stenostegius* که در آن شکل دندانه‌های کاسه رشته‌ای تا خطی با طول درفش حداکثر تا ۱۴-۱۵ میلی‌متر هستند.

**جدول ۱**- آرایه‌های مورد مطالعه در روش استنباط بیزین و تجزیه و تحلیل تکامل صفات ریخت‌شناسی.

**Table 1.** Taxa included in the Bayesian inference and morphological character evolution analyses.

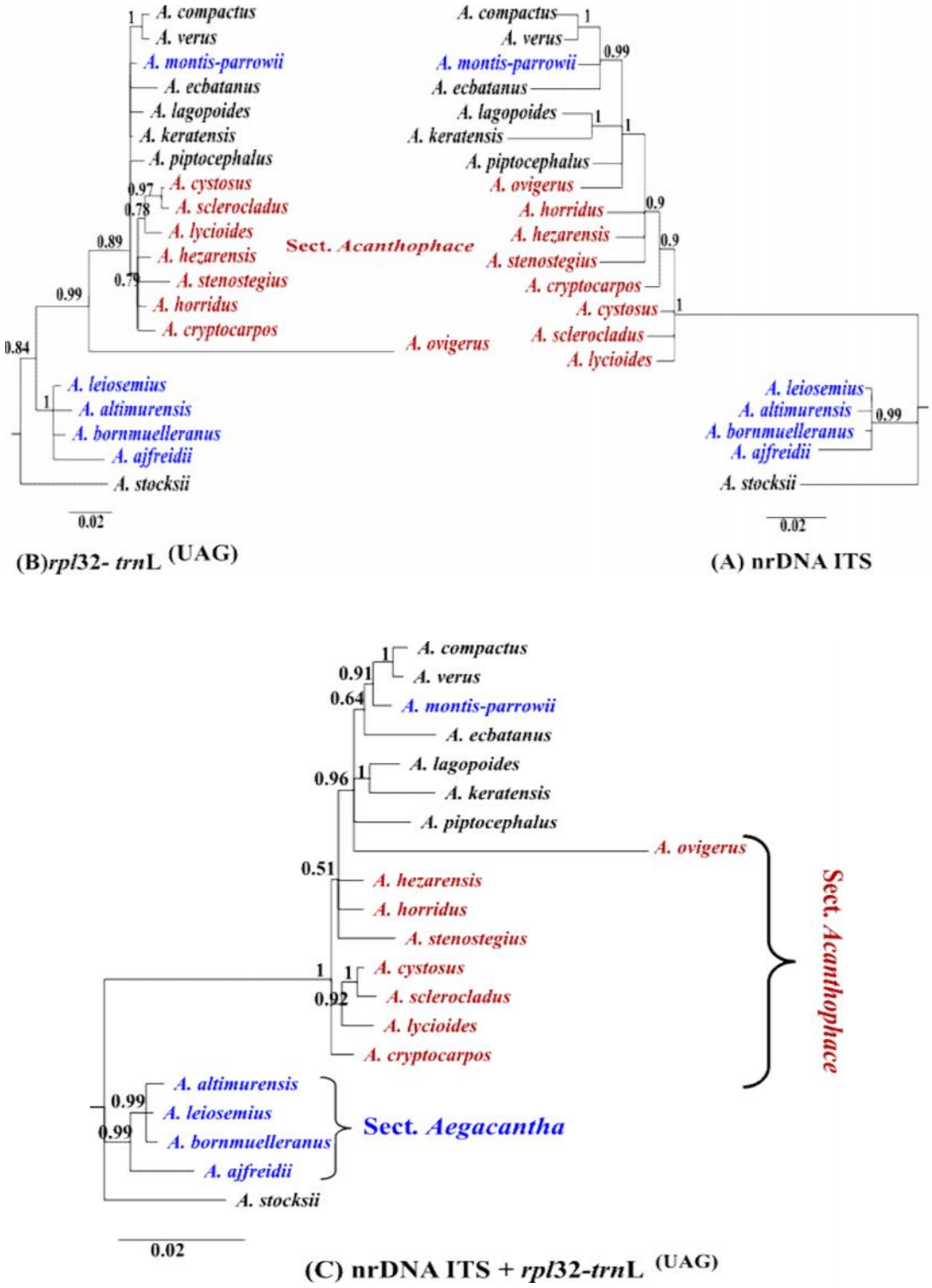
| گونه ها | بخشه ها | اطلاعات هرباریومی نمونه‌های مورد مطالعه و شماره دسترسی بانک ژن (nrDNA ITS/*rpl*32-*trn*L$^{UAG}$) |
|---|---|---|
| ***Astragalus stocksii*** Benth. ex Bunge | *Caraganella* | Iran: Foroughi 10802 (TARI) (AB051966/LC426004) |
| ***A. ecbatanus*** Bunge | *Campylanthus* | Iran: Hamzehee 1513 (TARI) (LC529244/LC529286) |
| ***A. lagopodioides*** Vahl | *Hymenostegis* | Iran: Assadi & Olfat 68825 (TARI) (AB052013/ LC529288) |
| ***A. verus*** Olivier | *Platonychium* | Iran: Mozaffarian & Maassoumi 47797 (TARI) (AB052023/AB908473) |
| ***A. compactus*** Lam. | *Rhacophorus* | Iran: Podlech et al. 55226 (MSB) (LC529252/LC529296) |
| ***A. keratensis*** Bunge | *Anthylloidei* | Iran: Maassoumi & Zarre 71945 (TARI) (AB908454/AB908595) |
| ***A. piptocephalus*** Boiss. & Hausskn. | *Polystegis* | Iran: Maassoumi & Mozaffarian 76763 (TARI) (AB052018/AB908522) |
| ***A. cryptocarpos*** DC. | *Acanthophace* | Turkey: Engel 108a (MSB) (LC529217/LC529257) |
| ***A. cystosus*** Zarre & Podlech | *Acanthophace* | Iran: Runemark & Sardabi 23785 (TARI) (LC529218/LC529258) |
| ***A. hezarensis*** Zarre & Podlech | *Acanthophace* | Iran: Mirtajeddini 1383-7-3 (TMUH) (LC529219/LC529259) |
| ***A. horridus*** Boiss. | *Acanthophace* | Iran: Runemark & Lazari 26188 (TARI) (LC529220/LC529260) |
| ***A. lycioides*** Boiss. | *Acanthophace* | Iran: Wendelbo & Foroughi 11456 (TARI) (LC529224/LC529265) |
| ***A. ovigerus*** Boiss. | *Acanthophace* | Iran: Sardari 3107 (TARI) (LC529229/LC529269) |
| ***A. scleroclad*us** Bunge | *Acanthophace* | Iran: Zarre 69116 (TARI) (LC529231/LC529271) |
| ***A. stenostegius*** Boiss. & Hausskn. | *Acanthophace* | Iran: Assadi & Mehregan 89036 (TARI) (LC529230/LC529270) |
| ***A. ajfreidii*** Aitch. & Baker | *Aegacantha* | Afghanistan: Freitag 3623 (MSB) (LC529239/LC529281) |
| ***A. altimurensis*** I.Deml | *Aegacantha* | Afghanistan: Podlech 18531 (MSB) (LC529238/LC529280) |
| ***A. bornmuelleranus*** B.Fedtsch. | *Aegacantha* | Tadzhikistan: N. G. Kaletkina 1976/12950 (W) (LC529240/LC529282) |
| ***A. leiosemius*** (Lipsky) Popov | *Aegacantha* | Iran: Amidi & Pariab 4812 (TARI) (LC529241/LC529283) |
| ***A. montis-parrowii*** Maassoumi & Nemati | *Aegacantha* | Iran: Nemati *et al*. 6108 (TARI) (LC529242/LC529284) |

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]

[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]

[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]




**شکل ۱**- درخت اجماعی (50% majority-rule) حاصل از استنباط بیزی توالی های، **A.** nrDNA ITS، **B.** *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$. **C.** توالی های ترکیبی هسته‌ای و کلروپلاستی. مقادیر احتمال پسین در شاخه‌ها مشخص شده است.

**Fig. 1.** The 50% majority-rule consensus trees inferred from Bayesian analysis using, **A.** nrDNA ITS. **B.** *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$. **C.** combined datasets. Posterior probability (PP) values are depicted on the branches.

...وجود برگک در قاعده کاسه (حالت صفت شماره ۱۷) با شکل نوک‌تیز تا خطی (حالت صفت شماره ۱۸) به جز در گونه‌های *A. cryptocarpos*، *A. horridus* و *A. stenostegius* وجود دارد. حالت صفت گلبرگ بدون کرک (حالت صفت شماره ۲۰) نیایی بوده که به حالت صفت گلبرگ کرک‌دار در گونه *A. cystosus* تکامل یافته است. رنگ پهنک گلبرگ (صفت شماره ۲۱) به طور عمده صورتی تا قرمز و آبی بوده به جز در گونه *A. hezarensis* که رنگ گلبرگ سفید نیایی در آن حفظ شده است. شکل نیام (صفت شماره ۳۱) از حالت ابتدایی مستطیلی-بیضوی به تخم‌مرغی فقط در *A. ovigerus* تکامل یافته است (شکل ۲ H). بررسی صفات موردمطالعه نشان داده است که بخشه *Acanthophace* چندین حالت صفت نیایی را حفظ کرده است درحالی‌که در برخی صفات دیگر به حالت تکامل یافته تغییر یافته است، همچنین برخی از صفات هیچ یکنواختی را نشان ندادند و یا برای گونه‌های خاص منحصر به فرد بودند و یا سطح بالایی از جورنمایی را نشان می دادند.

**بخشه *Aegacantha***

از بین صفات مورد بررسی، صفات فرم رویشی (صفت شماره ۱)، تراکم شاخه‌ها در قاعده گیاه (صفت شماره ۲)، گل‌هایی با کرک‌های مخلوط سیاه و سفید (صفت شماره ۱۰)، تعداد گل در گل‌آذین (صفت شماره ۱۲) ، وجود دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۳)، شکل برگه (صفت شماره ۱۵)، رنگ پهنک درفش (صفت شماره ۲۱)، شکل ویولونی در درفش (صفت شماره ۲۳)، شکل پهنک درفش (صفت شماره ۲۵) ، فشردگی در درفش (صفت شماره ۲۶)، شکل درفش در قاعده (صفت شماره ۲۷)، شکل ناخنک در درفش (صفت شماره ۲۸) و مقایسه طول ناو و بال (صفت شماره ۳۰) یکنواختی را در این بخشه نشان می دهند. گوشوارک کرک‌دار (حالت صفت شماره ۳) و شکل نیام تخم‌مرغی (حالت صفت شماره ۳۱) به جز درگونه‌های *A. leiosemius* (Lipsky) Popov. و *A. montis-parrowii* حالت‌های متداول صفات در گونه‌های مورد مطالعه این بخشه بودند. حالت صفات تعداد برگچه تا پنج جفت (صفت شماره ۵) فقط در گونه *A. ajfreidii* تکامل یافته است. شکل برگچه‌ها بجز در گونه *A. bornmuellerianus* B.Fedtsch که واژتخم‌مرغی بوده (حالت صفت شماره ۶) در بقیه شکل باریک‌شونده (نسبت طول به عرض برگچه بیشتر از ۲) داشته است. برگچه‌های جوان دارای کرک در سطح فوقانی (حالت صفت شماره ۸) فقط در گونه‌های *A. ajfreidii* و *A. montis-parrowii* تکامل یافته است. حالت های صفت شامل طول درفش حد اکثر تا ۱۴-۱۵ میلی‌متر (حالت صفت شماره ۲۲) و طول بال تا یک میلی‌متر کوتاه تر از درفش (حالت صفت شماره ۲۹) در گونه *A. altimurensis* I. Deml تکامل یافته است. صفات کرک برگچه (صفت شماره ۷)، شکل راس برگچه (صفت شماره ۹)، شکل دندانه‌های کاسه (صفت شماره ۱۹) در این بخشه یکنواخت نبودند.

گونه *A. montis-parrowii* با دیگر اعضای بخشه *Aegacantha* در صفات زیر تفاوت داشته است: تعداد گل در گل‌آذین (صفت شماره ۱۲)، وجود دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۳)، کرک در گلبرگ (صفت شماره ۲۰)، شکل ویولونی درفش (صفت شماره ۲۳)، تمایز درفش به ناخنک (صفت شماره ۲۴)، فشردگی در درفش (صفت شماره ۲۶)، شکل ناخنک درفش (صفت شماره ۲۸) و مقایسه طول ناو و بال (صفت شماره ۳۰).

صفات مکان‌گذاری شده بر روی درخت بیزین حاصل از مجموعه داده‌های ترکیبی هسته‌ای و کلروپلاستی در شکل‌های ۲ A-H ارائه شده‌اند. الگوهای جورنمایی با استفاده از رنگ‌های مختلف نشان داده شده است.

## بحث

گونه *A. ovigerus* (= *A. lamprocarpus* Maassoumi) در موارد بسیاری متعلق به بخشه *Acanthophace* در نظر گرفته شده است (Zarre & Podlech, 2001; Podlech et al., 2001; Podlech & Zarre, 2013) درحالی‌که در فلور ایران (Maassoumi, 2016) آن را در بخشه *Lamprocarpa* قرار داده است. در این پژوهش، تجزیه و تحلیل های تبارزایشی و تکامل صفات جدایی گونه *A. ovigerus* از بخشه *Acanthophace* را تایید می کند. این گونه در هر سه درخت تبارزایشی حاصل از تجزیه و تحلیل داده‌های nrDNA ITS ، *rpl*32-*trn*L$^{UAG}$ و ترکیب داده‌ها (شکل های ۱ A-C) در موقعیت خارج از کلاد *Acanthophace* قرارگرفته است موقعیت تبارزایشی این گونه بر اساس توالی کلروپلاستی -*trn*S$^{(GCU)}$ *trn*G$^{(UCC)}$ نیز در خارج از کلاد *Acanthophace* است (Khalili et al., 2020). مقایسه طول شاخه گونه *A. ovigerus* در دو درخت تبارزایشی هسته‌ای و کلروپلاستی (شکل های ۱ A، B)، همچنین موقعیت متفاوت آن در درختان تبار زایشی به طوری که در درختان تبارزایشی حاصل از داده‌های هسته‌ای (شکل ۱ A) و ترکیبی (شکل ۱ C) در داخل کلاد بزرگ گون‌های خاردار قرار گرفته است و در درخت تبارزایشی کلروپلاستی (شکل ۱ B) با شاخه بلند و حمایت بالا (PP=0.99) به‌صورت آرایه خواهر کلاد بزرگ گون‌های خاردار بازسازی شده است، می‌تواند حاکی از رویداد اخذ کلروپلاستی (Chloroplast capture) در گونه مذکور باشد. گونه *A. montis-parrowii* متعلق به بخشه *Aegacantha*،



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

**جدول ۲**- مقادیر ci: شاخص سازگاری و ri: شاخص گروه‌پذیری، صفات، حالت صفت و تعداد تغییرات برای هر صفت در گونه‌های مورد مطالعه.

**Table 2.** The values of the ci: consistency index, ri: retention index, characters, states and number of changes for each attribute in studied species.

| شماره | صفت | حالت صفت | تعداد گام | شاخص سازگاری | شاخص گروه‌پذیری |
|---|---|---|---|---|---|
| ۱ | فرم رویشی | (۰) نیمه درختچه‌ای، (۱) درختچه‌ای کوتاه | ۵ | ۰/۲ | ۰/۵ |
| ۲ | تراکم شاخه‌ها در قاعده گیاه | (۰) متراکم، (۱) غیر متراکم، (۲) متراکم یا غیر متراکم | ۷ | ۰/۲۸ | ۰/۱۶ |
| ۳ | کرک گوشوارک | (۰) وجود دارد، (۱) زود یا دیر بی کرک شونده | ۶ | ۰/۱۶ | ۰/۳۷ |
| ۴ | اندازه خار انتهای برگ | (۰) کوتاه تا ۱/۱ اندازه راسی‌ترین برگچه، (۱) بیشتر از ۱/۱ راسی‌ترین برگچه | ۶ | ۰/۱۶ | ۰ |
| ۵ | تعداد جفت برگچه‌ها | (۰) تا پنج جفت، (۱) بیشتر از پنج جفت | ۳ | ۰/۳۳ | ۰ |
| ۶ | شکل برگچه | (۰) غیر باریک شونده (نسبت طول به عرض < ۲)، (۱) باریک شونده( نسبت طول به عرض > ۲) | ۳ | ۰/۳۳ | ۰/۵ |
| ۷ | پراکندگی کرک در برگچه جوان | (۰) در هر دو سطح یا یک سطح کرک‌دار یا اغلب کرک‌دار، (۱) در هر دو سطح برگ بی کرک تا اغلب بی کرک یا دارای کرک پراکنده و تنک در یک سطح | ۷ | ۰/۱۴ | ۰ |
| ۸ | وجود کرک در سطح فوقانی برگچه جوان | (۰) کرک‌دار یا اغلب کرک‌دار، (۱) بی کرک یا اغلب بی کرک | ۷ | ۰/۱۴ | ۰/۲۵ |
| ۹ | شکل راس برگچه | (۰) گرد تا منفرجه، (۱) منفرجه تا حاشیه دار، (۲) نوک تیز تا منفرجه، (۳) گرد تا نوک تیز، (۴) نوک تیز، تا حدی نوک تیز تا نوک تیز شونده | ۹ | ۰/۴۴ | ۰/۴۴ |
| ۱۰ | گل با کرک مخلوط سیاه و سفید | (۰) دارد، (۱) ندارد | ۵ | ۰/۲ | ۰/۵ |
| ۱۱ | تراکم گل‌آذین | (۰) غیر متراکم و پراکنده در طول ساقه، (۱) متراکم | ۳ | ۰/۳۳ | ۰/۳۳ |
| ۱۲ | تعداد گل در گل‌آذین | (۰) همه یا اغلب دارای خوشه‌های جانبی با بیشتر از ۲-۳ گل، (۱) همه یا اغلب دارای خوشه‌های جانبی با ۲-۳ گل یا اغلب یک گل | ۴ | ۰/۲۵ | ۰/۵ |
| ۱۳ | تکامل دم گل‌آذین | (۰) دارای دم گل‌آذین، (۱) گل‌آذین سست بدون دم گل‌آذین | ۲ | ۰/۵ | ۰/۸ |
| ۱۴ | طول دم گل‌آذین (سانتی متر) | (۰) بیشتر از ۱,۵ سانتی‌متر، (۱) بدون دم گل‌آذین یا دم گل‌آذین کوتاه به طول تا ۱,۵ سانتی‌متر | ۶ | ۰/۱۶ | ۰/۲۸ |
| ۱۵ | شکل برگه | (۰) غیر باریک شونده، (۱) باریک شونده | ۵ | ۰/۲ | ۰ |
| ۱۶ | کرک در برگه | (۰) دارای کرک یا اغلب بیشتر از نصف سطح دارای کرک، (۱) همه تا اغلب بی کرک یا دارای کرک تنک یا فقط در قسمت‌های کوچک دارای کرک | ۶ | ۰/۱۶ | ۰ |
| ۱۷ | وجود برگک در قاعده کاسه | (۰) همیشه یا به ندرت وجود دارد، (۱) هرگز وجود ندارد | ۵ | ۰/۱۶ | ۰/۲۸ |
| ۱۸ | شکل برگک | (۰) خطی، (۱) رشته‌ای، (۲) تخم‌مرغی باریک شونده، (۳) وجود ندارد | ۶ | ۰/۵ | ۰/۴ |
| ۱۹ | شکل دندانه کاسه | (۰) نوک تیز تا نوک تیز با قاعده مثلثی، (۱) رشته‌ای تا خطی، (۲) مثلثی باریک شونده تا نوک تیز شونده | ۵ | ۰/۴ | ۰/۲۵ |
| ۲۰ | درفش کرک‌دار | (۰) ندارد، (۱) دارد | ۲ | ۰/۵ | ۰ |
| ۲۱ | رنگ پهنک درفش | (۰) همه یا اغلب سفید یا زرد، (۱) همه یا اغلب صورتی، | ۷ | ۰/۲۸ | ۰/۵ |



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

| | | | | | |
|---|---|---|---|---|---|
| | | قرمز یا آبی و بنفش، (۲) دارای هر دو طیف رنگ ۱ و ۲ | | | |
| ۰ | ۰/۱۶ | (۰) حداکثر ۱۵ میلیمتر، (۱) حداقل ۱۲ میلیمتر | ۶ | طول درفش | ۲۲ |
| ۰/۵ | ۰/۲ | (۰) وجود ندارد، (۱) وجود دارد | ۵ | شکل ویولونی درفش | ۲۳ |
| ۰/۶۶ | ۰/۶۶ | (۰) پهنک تدریجا باریک شونده به سمت ناخنک، (۱) پهنک به طور مشخص متمایز از ناخنک، (۲) هر دو شکل ۱ و ۲ با غالبیت یکی از اشکال | ۴ | تمایز درفش به ناخنک | ۲۴ |
| ۱ | ۱ | (۰) تخم‌مرغی تا واژ تخم‌مرغی، (۱) واژ تخم‌مرغی تا بیضوی گاهی زاویه دار | ۱ | شکل پهنک درفش | ۲۵ |
| ۰/۵ | ۰/۲۵ | (۰) دارد، (۱) ندارد. | ۴ | وجود فشردگی در پهنک | ۲۶ |
| ۰/۵۷ | ۰/۴۵ | (۰) باریک شونده به سمت ناخنک، (۱) هم عرض، باریک‌تر یا پهن تر از قسمت بالایی درفش | ۵ | شکل قاعده درفش | ۲۷ |
| ۰/۶۶ | ۰/۵ | (۰) بدون ناخنک متمایز، (۱) به صورت پهن تا گوه‌ای باریک شونده وجود دارد | ۳ | وجود ناخنک درفش | ۲۸ |
| ۰/۴۴ | ۰/۱۶ | (۰) بال هم طول یا حداکثر تا یک میلی‌متر کوتاهتر از طول درفش، (۱) بیش‌تر از یک میلی‌متر کوتاه‌تر از طول درفش | ۶ | مقایسه طول بال با درفش | ۲۹ |
| ۰/۱۶ | ۰/۱۶ | (۰) بال هم طول یا حداکثر تا یک میلی‌متر کوتاه‌تر از طول بال، (۱) بیش‌تر از یک میلی‌متر کوتاه‌تر از طول بال | ۶ | مقایسه طول ناو با بال | ۳۰ |
| ۰/۳۳ | ۰/۳۳ | (۰) بیضوی-مستطیلی، (۱) تخم‌مرغی | ۶ | شکل نیام | ۳۱ |
| ۰/۷۷ | ۰/۳۳ | (۰) دو حجره، (۱) تک حجره | ۳ | تعداد حجره نیام | ۳۲ |

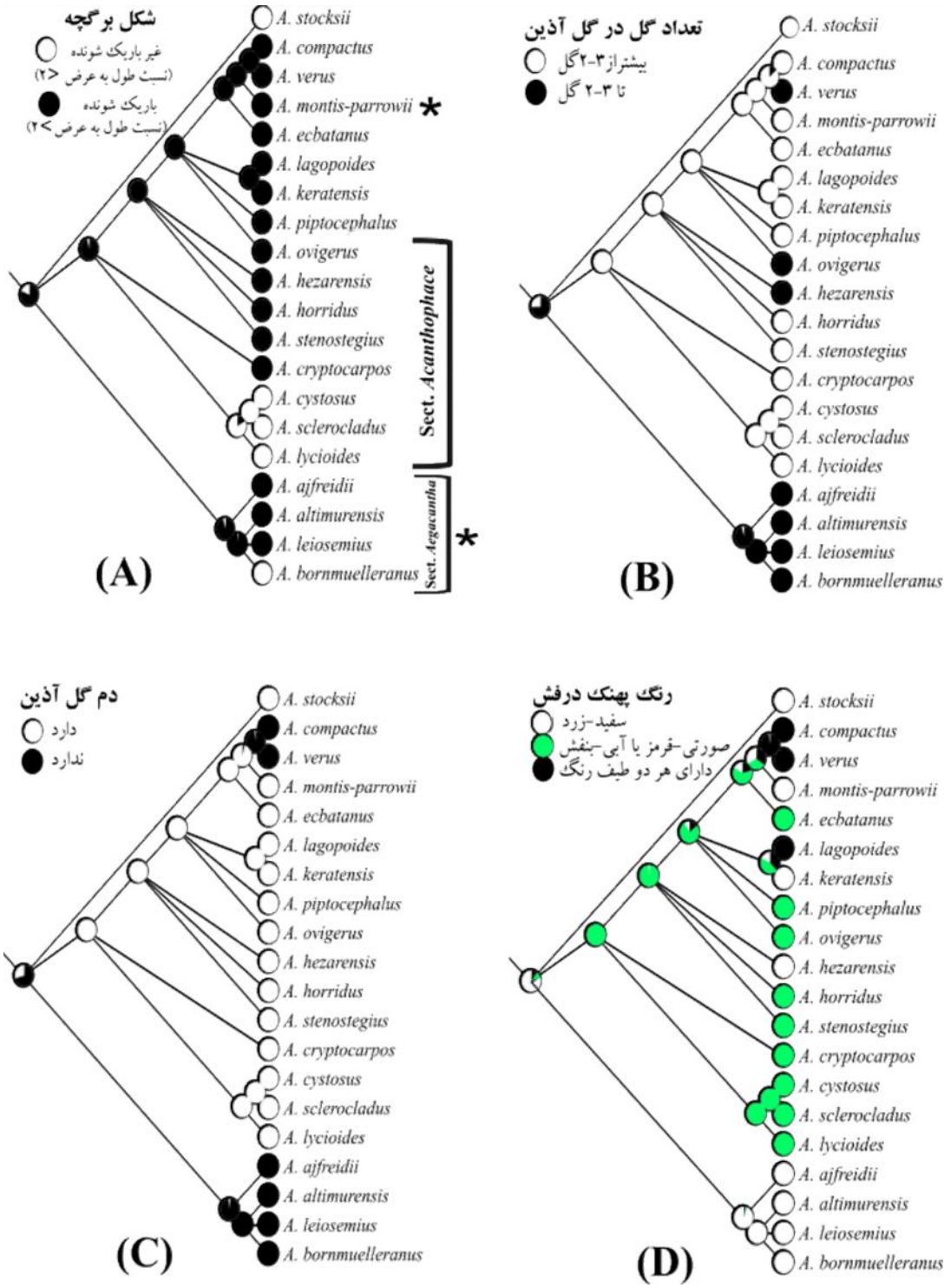
**جدول ۳**- ماتریس صفات مورد استفاده در بررسی روند تکامل صفات ریخت شناختی گونه‌های مورد مطالعه.**N**: حالت صفت نامشخص

**Table 3.** Morphological character binary matrix used in the ancestral reconstruction. **N**: unknown character state.

| Traits / Species | 1 | 2 | 3 | 4 | 5 | 6 | 7 | 8 | 9 | 10 | 11 | 12 | 13 | 14 | 15 | 16 | 17 | 18 | 19 | 20 | 21 | 22 | 23 | 24 | 25 | 26 | 27 | 28 | 29 | 30 | 31 | 32 |
|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|---|
| *A. stocksii* | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 01 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 |
| *A. ecbatanus* | 1 | 2 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| *A. lagopoides* | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | N | 1 |
| *A. verus* | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 1 | 0 | 2 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| *A. compactus* | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 4 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 3 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 |
| *A. mardis-parrowii* | 1 | 0 | 1 | N | 1 | 1 | 1 | 0 | 4 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | N | 1 | 1 | 3 | N | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 |
| *A. leiosemius* | 1 | 0 | 1 | N | 1 | 1 | 0 | 1 | 4 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | N | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *A. hezarensis* | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 |
| *A. herctensis* | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 |
| *A. piptocephalus* | 0 | 2 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 |
| *A. lycioides* | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *A. cystosus* | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| *A. sclerocladus* | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 |
| *A. horridus* | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 |
| *A. stenostegius* | 0 | 2 | 1 | 1 | 1 | 1 | 0 | 0 | 3 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 3 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *A. cryptocarpos* | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 | 3 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 |
| *A. altimurensis* | 1 | 0 | N | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 2 | 1 | 0 | 1 | 1 | N | 1 | 0 | 1 | 3 | 2 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 |
| *A. affreidii* | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 1 | 1 | 0 | N | 1 | 0 | 1 | 1 | N | 1 | 1 | N | N | 2 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |
| *A. bornmuelleranus* | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | N | 1 | 0 | 1 | 1 | N | 1 | 1 | N | N | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 |
| *A. ovigerus* | 0 | 0 | 0 | 0 | 1 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 1 | 0 | 0 | 0 | 0 | 0 | | 1 | 0 | 0 | 1 | 1 | 1 | 0 | 1 | 1 | 1 | 1 |



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]



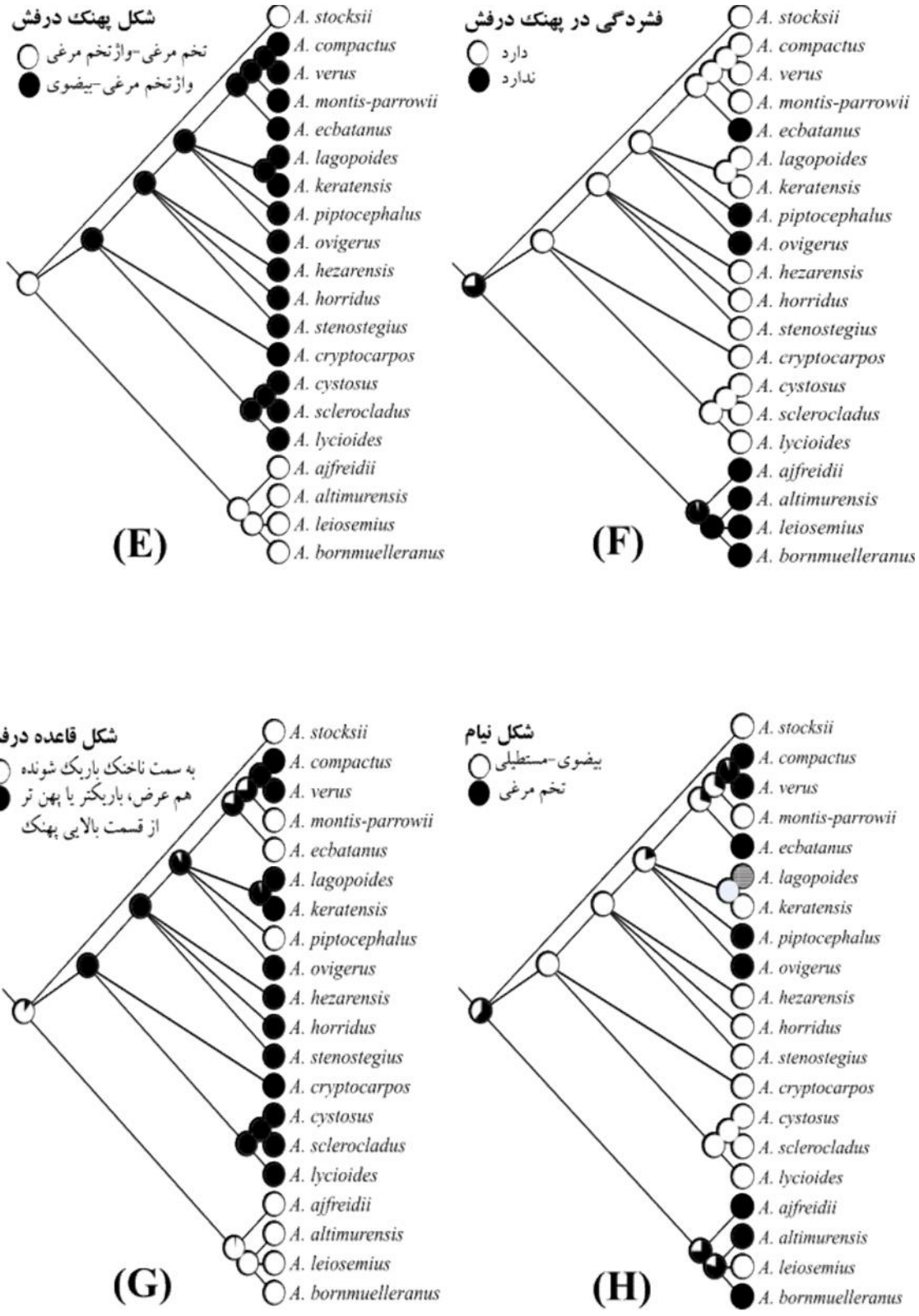

**شکل ۲**- بازسازی حالات نیایی-پیشرفته صفات ریخت‌شناسی که در متن بحث شده است. **A.** شکل برگچه (صفت ۶). **B.** تعداد گل در گل‌آذین (صفت ۱۲). **C.** تکامل دم گل‌آذین (صفت ۱۳). **D.** رنگ پهنک درفش (صفت ۲۱). **E.** شکل پهنک درفش (صفت ۲۵). **F.** فشردگی در پهنک درفش (صفت ۲۶). **G.** شکل قاعده درفش (صفت ۲۷). **H.** شکل نیام (صفت ۳۱). **I.** تعداد حجره نیام (صفت ۳۲). الگوهای جورنمایی با رنگ‌های مختلف نشان داده شده است.

**Fig. 2.** Ancestral state reconstructions of morphological characters discussed in the text. **A.** leaflets shape (character: 6). **B.** the number of flowers in inflorescence (character: 12). **C.** inflorescence peduncle (character: 13). **D.** the color of petal (character: 21). **E.** the shape of standard blade (character: 25). **F.** standard constriction (character: 26). **G.** standard shape at base (character: 27). **H.** legume shape (character: 31). **I.** the number of legume loculs (character: 32) The patterns of homoplasy are shown using various colors.



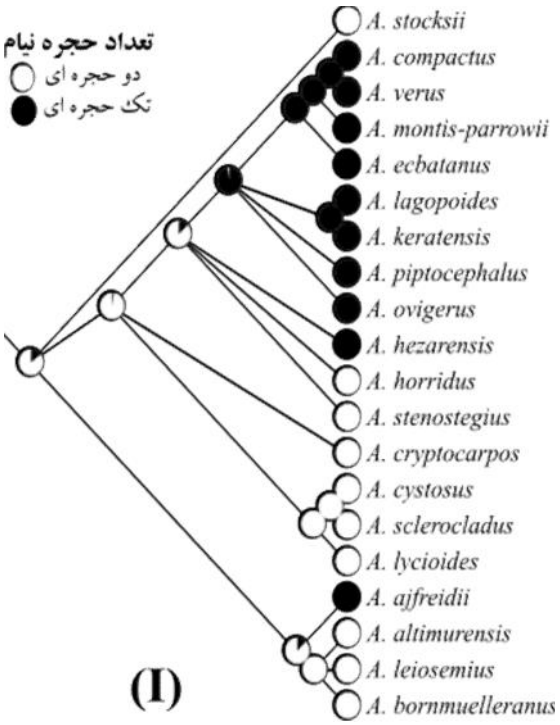
[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]




**شکل ۲**- ادامه.

**Fig. 2.** Continued.




**شکل ۲**ـ ادامه.

**Fig. 2.** Continued.

در تجزیه و تحلیل تبارزایشی داده‌های nrDNA ITS و-*rpl*32 $trnL^{UAG}$ در فاصله دور از اعضای این بخشه در کلادی همراه با اعضای دیگر گون‌های خاردار قرار گرفته است. نتیجه اخیر در تجزیه و تحلیل موقعیت تبارزایشی گونه *A. montis-parrowii* بر اساس توالی کلروپلاستی $trnS^{(GCU)}$-$trnG^{(UCC)}$ نیز بازسازی شده است (Khalili et al., 2020).

**تکامل صفات ریخت‌شناسی**

از آنجایی که تعداد حالت‌های صفت مورد بررسی در هر صفت محدود است، شاخص‌های ci و ri صفات کاهش می یابد و از طرف دیگر مقادیر کم اندازه گیری شده شاخص‌های آماری برای صفات ریخت‌شناسی نشان‌دهنده درجه‌ای از یکنواختی درصفات ریخت‌شناسی است (Sanderson & Dounogue, 1989; Sanderson & Hufford, 1996).

از آنجایی که مکان‌گذاری روند تکامل صفاتی با جورنمایی زیاد و تعداد کم صفات مشترک پیشرفته (سین آپومورف) بسیار دشوار است، در این مطالعه صفاتی انتخاب شده‌اند که در مقالات و منابع مختلف به عنوان صفات مفید با قابلیت دسترسی آسان و همچنین نمایانگر سطح پایین جورنمایی بوده‌اند. صفات کرک مخلوط سیاه و سفید (صفت شماره ۱۰)، تعداد گل‌های موجود در گل‌آذین (صفت شماره ۱۲)، درفش متمایز شونده به ناخنک (صفت شماره ۲۴)، شکل نیام (صفت شماره ۳۱) و تعداد حجره در نیام (صفت شماره ۳۲) در رده‌بندی‌های گذشته نیز مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Maassoumi, 2005, 2016; Podlech & Zarre, 2013). بیشتر ویژگی‌های ریخت‌شناسی مورد استفاده در تعیین حدود بخشه‌ها در گون‌های خاردار میزان بالای جورنمایی را نشان می دهند (Zarre-Mobarakeh, 2000). تجزیه و تحلیل داده‌ها در این مطالعه نشان داد که تنها تعداد معدودی از صفات مورد مطالعه نشانگر صفات مشترک بخشه *Acanthophace* بوده که منطبق با درخت تبارزایشی آن‌ها است. بیشتر صفات در گروه مورد مطالعه چندین بار واگرا شدند. در تلاش حاضر، صفات زیر شاخص سازگاری نسبتا کم دارند (۱۴/۲۵-۰/۰) که نشان دهنده سطح بالایی از یکنواختی و جورنمایی است: فرم رویشی (صفت شماره ۱)، وجود کرک در گوشوارک (صفت شماره ۳)، اندازه خار انتهای برگ (صفت شماره ۴)، وجود کرک در برگچه جوان (صفت‌های شماره ۷و ۸)، گل‌ها با کرک مخلوط سیاه و سفید (صفت شماره ۱۰)، تعداد گل در گل‌آذین (صفت شماره ۱۲)، طول دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۴)، وجود کرک در برگه (صفت شماره ۱۶)، وجود برگک در قاعده کاسه (صفت شماره ۱۷)، طول درفش (صفت شماره ۲۲)، شکل ویولونی درفش (صفت شماره ۲۳)، وجود فشردگی در



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

درفش (صفت شماره ۲۶)، مقایسه طول بال و درفش (صفت شماره ۲۹) و مقایسه طول ناو و بال (صفت شماره ۳۰).

روند تکامل صفاتی که جورنمایی کمتری را نشان می دهند در زیر مورد بحث قرار گرفته است.

**شکل برگچه (صفت شماره ۶)**: دو کلاد کوچک موجود در درخت تبارزایی بخشه *Acanthophace* دقیقاً با مکان‌گذاری تکامل این صفت سازگار است به این معنا که کلاد اول شامل گونه‌های *A. stenostegius*، *A. horridus* و *A. hezarensis* و گونه *A. cryptocarpos* حالت صفت مشترک پیشرفته یعنی شکل باریک شونده برگچه‌ها (دارای نسبت طول به عرض بیشتر از ۲) را دارا می باشند درحالی‌که کلاد دوم با روابط تبارزایی حل شده گونه‌های *A. sclerocladus*، *A. cystosus* و *A. lycioides* حاکی از حالت مشترک ابتدایی یعنی شکل غیر باریک شونده برگچه‌ها (با نسبت طول به عرض کمتر از ۲) است. حالت صفت برگچه غیر باریک شونده در بخشه *Aegacantha* رایج نبود و فقط در گونه *A. bornmuellerianus* تکامل یافته است (شکل ۲ A).

**تعداد گل‌ها در گل‌آذین (صفت شماره ۱۲)**: گل‌آذین با تعداد گل بیشتر از سه گل به عنوان حالت صفت ابتدایی در اکثر اعضای بخشه *Acanthophace* (به جز گونه‌های *A. hezarensis* و *A. ovigerus* با حالت صفت تعداد گل اندک تا سه گل در گل‌آذین) وجود دارد و گل‌آذین با تعداد گل اندک تا سه گل به عنوان یک حالت صفت مشترک در بخشه *Aegacantha* ( به جز گونه *A. montis-parrowii*) است (شکل ۲ B).

**تکامل دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۳)**: وجود دم گل‌آذین به عنوان یک حالت صفت مشترک در درون بخشه *Acanthophace* و گل‌آذین سست بدون دم گل‌آذین به عنوان حالت صفت مشترک برای بخشه *Aegacantha* (به جز گونه *A. montis-parrowii*) مکان‌گذاری شده است (شکل ۲ C).

**رنگ گلبرگ (صفت شماره ۲۱)**: این صفت در مطالعات قبل نیز مورد توجه قرار گرفته است. مکان‌گذاری این صفت اهمیت رنگ گلبرگ را به عنوان یک ویژگی تشخیصی بین بخشه‌های *Acanthophace* و *Aegacantha* نشان داد. رنگ گلبرگ سفید تا زرد به عنوان یک صفت مشترک برای بخشه *Aegacantha* و رنگ گلبرگ صورتی تا قرمز و آبی حالت صفت مشترک در گونه‌های بخشه *Acanthophace* (به جز گونه *A. hezarensis* با گلبرگ سفید) پیشنهاد شده است (شکل ۲ D).

**شکل پهنک درفش (صفت شماره ۲۵)**: صفات مربوط به شکل درفش در مطالعات قبل نیز مورد اهمیت قرار گرفته است (Maassoumi, 2005, 2016; Podlech & Zarre, 2016). در این مطالعه شکل واژ تخم‌مرغی تا بیضوی پهنک حالت صفت مشترک بخشه *Acanthophace* است درحالی‌که شکل تخم‌مرغی تا واژ تخم‌مرغی پهنک به عنوان حالت مشترک در درون بخشه *Aegacantha* ( به جز گونه *A. montis-parrowii*) مکان‌گذاری شد (شکل ۲ E).

**وجود فشردگی در پهنک درفش (صفت شماره ۲۶)**: تکامل پهنک دارای فشردگی به عنوان حالت صفت مشترک بخشه *Acanthophace* (به جز در گونه *A. ovigerus*) و پهنک بدون فشردگی در بخشه *Aegacantha* (به جز گونه *A. montis-parrowii*) مکان‌گذاری شده است (شکل ۲ F).

**شکل قاعده درفش (صفت شماره ۲۷)**: قاعده پهنک هم عرض، باریک تر یا پهن تر از قسمت فوقانی پهنک، حالت صفت مشترک برای بخشه *Acanthophace* بوده درحالی‌که قاعده پهنک باریک شونده به ناخنک به عنوان حالت صفت مشترک برای بخشه *Aegacantha* در نظر گرفته شده است. در کل گون‌های خار دار مورد بررسی حالت صفت پیشرفته پهنک درفش هم عرض، باریکتر یا پهن تر از قسمت بالایی درفش چندین بار تکامل یافته است (شکل ۲ G).

**شکل نیام (صفت شماره ۳۱)**: شکل مستطیلی- بیضوی نیام در بخشه *Acanthophace* به عنوان حالت صفت مشترک (به جز در گونه *A. ovigerus*) و در گونه‌های متعلق به بخشه *Aegacantha* شکل تخم‌مرغی نیام حالت صفت مشترک (به جز گونه *A. leiosemius* و گونه *A. montis-parrowii*) مکان‌گذاری شدند و این در حالی است که در گون‌های خاردار مورد بررسی حالت پیشرفته صفت (شکل نیام بیضوی-مستطیلی) چندین بار تکامل یافته است (شکل ۲ H).

**تعداد حجره نیام (صفت شماره ۳۲)**: حالت صفت نیام دو حجره‌ای در بخشه *Acanthophace* به جز گونه‌های *A. ovigerus* و *A. hezarensis* و در بخشه *Aegacantha* (به جز گونه *A. ajfreidii*) تکامل یافته است. در بقیه گونه‌های گون خاردار مورد بررسی حالت صفت نیام تک حجره‌ای مکان‌گذاری شده است (شکل ۲ I).

## نتیجه گیری

در مطالعه حاضر ارزش چندین صفت ریخت‌شناسی اصلاح شده است. اکثر صفات ریخت‌شناسی که در تعیین حدود بخشه‌ها مورد استفاده قرار گرفته‌اند، میزان بالای جورنمایی را نشان می دهند. در این پژوهش چندین صفت مانند شکل برگچه، تکامل دم گل‌آذین، تعداد گل در گل‌آذین، رنگ گلبرگ، شکل پهنک درفش، فشردگی در درفش، شکل درفش در قاعده و شکل نیام برای تعیین حدود آرایه‌ها در بخشه‌های *Acanthophace* و *Aegacantha* ارزشمند می باشد. بازسازی این صفات با نتایج



[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

حاصل از داده‌های تبارزایشی همگام است. تجزیه و تحلیل‌های تبارزایشی و تکامل صفات منتج به جداسازی گونه *A. ovigerus* از بخشه *Acanthophace* شده است. از طرف دیگر، نتایج مکان‌گذاری حالات صفات پهنک بدون فشردگی (حالت صفت شماره ۲۶) و شکل تخم‌مرغی نیام (حالت صفت شماره ۳۱)، همچنین داشتن نیام تک حجره (حالت صفت شماره ۳۲) از نظر تشخیصی برای جداسازی *A. ovigerus* از سایر گونه‌های این بخشه کافی می باشد. ویژگی گل‌آذین خوشه متشکل از ۲-۳ گل جانبی یا عمدتا یک گل (حالت صفت شماره ۱۲) و نیز داشتن نیام تک حجره صفاتی بوده‌اند که Maassoumi (2016) بر جدایی گونه‌های *A. ovigerus* و *A. hezarensis* به عنوان یک بخشه مستقل *Lamprocarpa* تاکید داشته است.

صفات مکان‌گذاری شده که با موقعیت گونه-*A. montis parrowii* در درخت تبارزایشی بخشه *Aegacantha* منطبق است و جدایی گونه مذکور از این بخشه را تایید می‌کند عبارتند از: تعداد گل‌های گل‌آذین (صفت شماره ۱۲)، تکامل دم گل‌آذین (صفت شماره ۱۳)، گلبرگ کرک‌دار (حالت صفت شماره ۲۰)، درفش ویولونی شکل (حالت صفت شماره ۲۳)، تمایز درفش به ناخنک ( حالت صفت شماره ۲۴)، وجود فشردگی در درفش (حالت صفت شماره ۲۶)، شکل ناخنک درفش (صفت شماره ۲۸) و مقایسه طول ناو و بال (صفت شماره ۳۰).

## سپاسگزاری

این مطالعه با حمایت مالی دانشگاه تربیت مدرس انجام شده است. از هرباریوم‌های TARI، MSB و W که امکانات لازم جهت مطالعه و تهیه نمونه‌های گیاهی را فراهم نموده‌اند، کمال تشکر را داریم.

## REFERENCES

**Amini, E., Kazempour-Osaloo, Sh., Maassoumi, A.A. & Zare-Maivan, H**. 2019. Phylogeny, biogeography and divergence times of *Astragalus* section *Incani* DC. (Fabaceae) inferred from nrDNA ITS and plastid *rpl*32-*trn*L $^{(UAG)}$ sequences. Nordic Journal of Botany, 37.

**Farri, J.S., Kallersjo, M., Kluge, A.G. & Bult, C.** 1994. Testing significance of incongruence. Cladistics 10: 315-319.

**Ghahremaninejad, F. & Joharchi, M.R.** 2020. 840$^{th}$ species of genus *Astragalus* (Fabaceae) for the flora of Iran from Khorassan Province as a new record: *A. globiceps* Bunge. J. Plant Res. 32: 906-910.

**Khalili, Z., Ghalenoyi, S., Maassoumi, A.A. & Kazempour -Osaloo, Sh.** 2020. Phylogenetic relationships, biogeography and taxonomic delimitation of *Astragalus* sect. *Acanthophace* (Fabaceae) using cpDNA and nrDNA ITS sequences analyses. Plant Biosyst. Published online, [DOI: 10.1080/11263504.2020.1739162]

**Lock, J.M. & Simpson, K.** 1991. Legumes of west Asia, a checklist. Royal Botanical Gardens Press. Kew. 263 pp.

**Maassoumi, A.A.** 1995. The genus *Astragalus* in Iran, perennials, Vol. 3. Research Institute of Forests and Rangeland, Tehran, 502 pp.

**Maassoumi, A.A.** 1998. *Astragalus* in the Old World, a checklist. Research Institute of Forests and Rangeland, Tehran, 617 pp.

**Maassoumi, A.A.** 2005. The genus *Astragalus* in Iran, Vol. 5. Research Institute of Forests and Rangeland, Tehran, 551 pp.

**Maassoumi, A.A.** 2016. Flora of Iran, Fabaceae (*Astragalus* II), Vol. 85. Research Institute of Forests and Rangeland, Tehran, 506 pp.

**Maddison, W.P. & Maddison, D.R.** 2015. Mesquite: a modular system for evolutionary analysis. Version 3.04. Avaiable from: http://www.mesquiteproject.org. [Accessed: 30 November 2019]

**Maddison, W.A., Donoghue, M.J. & Maddison, D.R.** 1984. Outgroup analysis and parsimony. Syst. Zool. 33: 83-103.

**Miller, M.A., Pfeiffer, W. & Schwartz, T.** 2010. Creating the CIPRES science gateway for inference of large phylogenetic trees. *In* Proceedings of the Gateway Computing Environments Workshop (GCE). New Orleans, LA. 8 pp.

**Podlech, D., Zarre Sh. & Maassoumi, A.A.** 2001. Papilionaceae IV: *Astragalus* II. *In* Rechinger, K.H. (ed.), Flora Iranica, no. 175. Akademische Druck-u.Verlagsanstalt, Graz, Austria, 197 pp.

**Podlech, D.** 1999. Papilionaceae III: *Astragalus*. *In* Rechinger, K.H. (ed.), Flora Iranica, no. 174. Akademische Druck-u.Verlagsanstalt, Graz, Austria, 350 pp.

**Podlech, D. & Zarre, Sh. (with collaboration of Ekici, M., Maassoumi, A.A. & Sytin, A.).** 2013. A taxonomic revision of the genus *Astragalus* L. (Leguminosae) in the Old World, vols. 1-3. Naturhist. Mus. Vienna, Austria, 2439 pp.

**Posada, D.** 2008. JModelTest: phylogenetic model averaging. Mol. Biol. Evol. 25: 1253-1256.

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]
[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]
[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]

**Ronquist, F., Teslenko, M., Mark, P., Ayres, D., Darling, D., Höhna, S., Larget, B., Liu, L., Suchard, M.A. & Huelsenbeck, J.** 2012. MrBayes 3.2: efficient bayesian phylogenetic inference and model choice across a large model space. Syst Biol. 61: 539-542.

**Sanderson, M.J. & Hufford, L.** 1996. Homoplasy and the evolutionary process: An afterword. *In* Sanderson, M.J. & Hufford, L. (eds.), Homoplasy: the recurrence of similarity in evolution. Academic Press, San Diego, Calif. London, pp: 271-301.

**Sanderson, M.J. & Dounogue. M.J.** 1989. Patterns of variation in levels of homoplasy. Evolution 43: 1781-95.

**Swofford, D.L.** 2002. PAUP*: Phylogenetic Analysis Using Parsimony (*and Other Methods), Version 4.0b10. Sunderland, Sinauer Associates. [Accessed 11 Áugust 2019].

**Zarre, Sh. & Podlech, D.** 2001. Taxonomic revision of *Astragalus* sect. *Acanthophace* (Fabaceae). Sendtnera 7: 233-255.

**Zarre-Mobarakeh, Sh.** 2000. Systematic revision of *Astragalus* sect. *Adiaspastus*, sect. *Macrophyllium* and sect. *Pterophorus* (Fabaceae). Englera 18: 219.

*****

**How to cite this article:**

**Khalili, Z., Kazempour-Osaloo, Sh. & Maassoumi, A.A.** 2020. Phylogeny and morphological traits evolution of *Astragalus* sects. *Acanthophace* and *Aegacantha* in Iran on the basis of nrDNA ITS and rpl32-trnL$^{UAG}$ sequences. Nova Biologica Reperta 7: 228-241. (In Persian)

**خلیلی، ز.، کاظم پور اوصالو، ش. و معصومی، ع.ا.** ۱۳۹۹. تبارزایی و تکامل صفات ریخت‌شناسی بخشه‌های آکانتوفاسه و اگاکانتا از سرده گون (تیره باقلائیان) بر اساس توالی‌های هسته‌ای و کلروپلاستی در ایران. یافته‌های نوین در علوم زیستی ۷: ۲۴۱-۲۲۸.

[ Downloaded from ndea10.khu.ac.ir on 2026-11-07 ]

[ DOR: 20.1001.1.24236330.1399.7.2.12.6 ]

[ DOI: 10.52547/nbr.7.2.228 ]