



<https://ijpb.ui.ac.ir/?lang=en>
Journal of Plant Biological Sciences
[E-ISSN: 3041-9603](https://doi.org/10.22108/ijpb.2026.148253.1436)
Vol. 18, Issue 1, No. 67, 2026
Document Type: Research Paper
Received: 03/02/2026 Accepted: 31/05/2026

Micromorphology, numerical taxonomy, and ancestral character reconstruction of petals in *Cleome* and *Rorida* from Iran

Atena Eslami Farouji ^{*}

Department of Biology, College of Science, Shiraz University, Shiraz, Iran

Abstract

In this study, for the first time, the micromorphology of the dorsal and ventral surfaces of petals in species of the genera *Cleome* and *Rorida* (family Cleomaceae) was investigated in Iran using a scanning electron microscope (SEM). Epidermal cell traits of petals, including cell shape (conical papillose or tabular-rugose), anticlinal wall shape (straight or curved), cuticular ornamentation (striate or rugose), presence or absence of trichomes and their type, and the presence or absence of stomata, were examined. After character coding and scoring, the data were analyzed using cluster analysis, Principal Coordinate Analysis (PCoA), and Detrended Correspondence Analysis (DCA) in PAST software. Ancestral state construction of petal characters was also performed based on molecular data. The results showed that the dorsal and ventral surfaces of petals in *Rorida* and some *Cleome* species (*C. heratensis*, *C. foliolosa*, and *C. turkmena*) exhibited tabular-rugose epidermal cells. In contrast, other species demonstrated conical papillose cells. Anticlinal wall shapes were straight or curved, or exclusively curved, and trichomes were observed in simple or glandular forms (short or long); stomata were reported only in some species. The inferred ancestral states included tabular-rugose cells, striate cuticular ornamentation, and the absence of trichomes and stomata. The obtained results provided valuable information on petal traits at the microscopic scale and successfully distinguished the two genera under study.

Keywords: Ancestral characters, Cleomaceae family, Derived characters, Micromorphology, Petal.

*Corresponding Author: atena.eslami@shirazu.ac.ir



Introduction

The spider-flower family, Cleomaceae, comprises annual and perennial herbs, shrubs, and small trees. It is mainly distributed in tropical, desert, and temperate regions and encompasses around 27 genera and 270 species worldwide (Bayat et al., 2018). Taxonomically, this family was treated as a subfamily of Capparaceae (Pax & Hoffmann, 1936; Messina, 2020), while some taxonomists reassigned Cleomaceae as a distinct family (Heywood et al., 2007; Iltis & Cochrane, 2007). In a phylogenetic context, Cleomaceae is closely related to Brassicaceae (Nikolov et al., 2019; Mabry et al., 2023). Some taxa within this family possess medicinal, nutritional, and ornamental value (Hassan et al., 2022; Khuntia et al., 2022).

The genera *Cleome* and *Rorida* belong to the family Cleomaceae, and comprise approximately 203 and 15 species worldwide, respectively (POWO, 2026), and ca. 10 and 6 species in Iran, respectively. Although *Rorida* is taxonomically assigned as a synonym of *Cleome* (POWO, 2026), recent taxonomic and phylogenetic investigations supported its recognition as a distinct genus (Thulin & Roalson, 2017; Eslami-Farouji et al., 2025).

While the petal micromorphology has been investigated in several plant families have been studied previously, the micromorphology of petals within Cleomaceae has remained unexplored. Therefore, the present study specifically aims to investigate the micromorphology, numerical taxonomy, and ancestral character reconstruction of petals of *Cleome* and *Rorida*.

Materials and Methods

In this study, a total of 13 species from the genera *Cleome* and *Rorida* were investigated. The studied specimens are preserved in the Herbarium of Shiraz University (HSHU). The information regarding the collected specimens, including locality, date, altitude, geographical coordinates, and collector's name, was recorded. The mature flowers of each species were selected. Specimens were transferred to the Central Laboratory of Shiraz University for further analyses using scanning electron microscopy (SEM). The dorsal and ventral surfaces of the petals were placed on the aluminum stubs and fixed with double-sided carbon tape. The stubs were then coated with a thin layer of gold for ten minutes. Microscopic examination was performed using a TESCAN Vega-3 SEM at an accelerating voltage of 20 kV. Epidermal cell traits of petals, comprising cell shape (conical papillose or tabular-rugose), anticlinal wall shape (straight or curved), cuticular ornamentation (striate or rugose), presence or absence of trichomes and their type, and the presence or absence of stomata, were recorded. Qualitative and quantitative micromorphological traits were examined. The latter characteristics were measured using Digimizer software. After character state determination and scoring, the data were analyzed using the unweighted pair group method with arithmetic mean (UPGMA), Principal Coordinate Analysis (PCoA), and Detrended Correspondence Analysis (DCA) in PAST software. Ancestral state reconstruction of petal characters was also conducted using Bayesian Binary MCMC in the RASP software. *Arivela viscosa* was selected as the outgroup.

Results and Discussion

In this study, various images were captured and used to examine qualitative and quantitative characteristics. One-way ANOVA and Welch F test show that all measured quantitative traits (petal length, width, epidermal cell area) differed significantly among the studied species of two genera within Iran ($p < 0.05$). Multivariate statistical analyses of 13 *Cleome* and *Rorida* species using the Gower coefficient revealed three distinct phenons. The first phenon comprises species related to *Rorida*, while the remaining two phenons belong to the genus *Cleome*. Based on DCA analyses, the most diagnostic traits were identified in all three phenons. Box plots were used to illustrate differences in cell area of the dorsal and ventral surfaces of each species. Subsequently, the maximum and minimum variations were recorded. According to the Bayesian Binary MCMC analyses, the graphical output of the petal character analyses showed the ancestral and derived traits, respectively (Tabular-rugose with striation cells vs. Papillose conical cells with striation/ striate vs. non-striate/ glabrous vs. glandular trichome/ without stomata vs. with stomata).

Overall, numerous morphological and micromorphological investigations have been conducted by researchers to establish the taxonomic delimitation of taxa. Indeed, selecting apomorphic traits within numerical taxonomy

plays an important role in delineating taxa. Therefore, understanding the evolutionary trends of morphological characters is crucial.

Conclusion

Due to the limited information on petal micromorphology in the two genera *Rorida* and *Cleome*, detailed investigations are necessary. In this study, the micromorphology of the dorsal and ventral petal surfaces was investigated for the first time. The results provided valuable information on petal characteristics and led to the interpretation of ancestral and derived characters. Moreover, these traits enabled us to distinguish the two genera based on the specimens studied. However, since the present findings are limited to Iran, comprehensive worldwide plant sampling is necessary. These results support future research and highlight the utility of petal traits in generic and specific delimitation, as well as in understanding the evolutionary history of this group.

Acknowledgement

The author expresses her gratitude to Shiraz University for financial support and to the Central Laboratory of Shiraz University for providing SEM images.

ریزریخت‌شناسی، تاکسونومی عددی و بازسازی صفات اجدادی گلبرگ‌ها در سرده‌های *Rorida* و *Cleome* در ایران

آتنا اسلامی فاروجی *

بخش زیست‌شناسی، دانشکده علوم، دانشگاه شیراز، شیراز، ایران

چکیده

در این پژوهش، برای نخستین بار ریز ریخت‌شناسی سطوح شکمی و پشتی گلبرگ در گونه‌های دو سرده *Cleome* و *Rorida* از تیره Cleomaceae در ایران توسط میکروسکوپ الکترونی روبشی (Scanning Electron Microscope: SEM) بررسی شد. صفات گلبرگ شامل شکل سلول‌ها (مخروطی پاپیلوز یا تخت چین‌دار)، شکل دیواره آنتی‌کلینال (صاف یا موج‌دار)، تزئینات کوتیکول (خط‌دار یا چروکیده)، حضور یا عدم حضور کرک و نوع آن، و وجود یا عدم وجود روزنه مورد بررسی قرار گرفت. پس از تعیین حالات صفات و امتیازدهی، داده‌ها با بهره‌گیری از آنالیزهای خوشه‌بندی، مختصات اصلی و آنالیز تطبیقی قوس‌گیری‌شده در نرم‌افزار PAST واکاوی شدند. همچنین، بازسازی حالات صفات اجدادی گلبرگ‌ها براساس داده‌های مولکولی انجام گرفت. نتایج نشان داد سطح شکمی و پشتی گلبرگ‌ها در سرده *Rorida* و برخی گونه‌های *Cleome* (*C. heratensis*, *C. foliolosa*, & *C. turkmena*) دارای سلول‌های اپیدرمی تخت و چین‌دار است، با این وجود، در سایر گونه‌ها حالت مخروطی پاپیلوز مشاهده شد. شکل دیواره آنتی‌کلینال به صورت صاف یا موج‌دار یا صرفاً موج‌دار بود و کرک‌ها به شکل ساده یا غده‌ای (کوتاه و بلند) مشاهده شد؛ روزنه تنها در برخی از گونه‌ها گزارش شد. حالت‌های صفات اجدادی شامل سلول‌های صاف و چین‌خورده، تزئینات کوتیکول شیاردار و فقدان کرک و روزنه تشخیص داده شد. نتایج حاصل، اطلاعات ارزشمندی درباره صفات گلبرگ‌ها در مقیاس میکروسکوپی فراهم آورد و در جداسازی دو سرده مورد بررسی موفق عمل نمود.

واژه‌های کلیدی: تیره گل‌عنکبوتی، ریزریخت‌شناسی، صفات اجدادی، صفات پیشرفته، گلبرگ.

مقدمه

تیره گل عنکبوتی (Cleomaceae) شامل گیاهان علفی یک‌ساله و چندساله، درختچه و درختان کوچک است و حدود ۲۷ سرده و ۲۷۰ گونه دارد. این تیره از نظر پراکنش در مناطق گرمسیری، بیابانی و معتدل گرم در همه قاره‌ها، به جز قطب جنوب، یافت می‌شود (Bayat et al., 2018). در سال‌های گذشته، تیره Cleomaceae به عنوان زیرتیره Brassicales و راسته Capparaceae در نظر گرفته شده است (Pax & Hoffmann, 1936; Messina, 2020). برخی تاکسونومیست‌ها از تفکیک سه تیره Capparaceae، Brassicaceae و Cleomaceae حمایت کرده‌اند (Heywood et al., 2007; Iltis & Cochrane, 2007).

این تیره از نظر تکاملی، ژنتیکی و فیزیولوژیک به تیره کلمیان (Brassicaceae) نزدیک است که گونه *Arabidopsis thaliana* (L.) Heynh در آن قرار دارد (Nikolov et al., 2019; Mabry et al., 2024). تیره Cleomaceae شامل گیاهانی با مسیرهای تنفسی C_2 میانی (intermediate C_2)، C_3 و C_4 است (Mabry et al., 2024)، که آن را به یک مدل مهم برای بررسی تکامل مسیرهای فتوسنتزی تبدیل می‌کند (Koteyeva et al., 2022; Parma et al., 2022). همچنین، این گروه برای بررسی تأثیر دورگ‌گیری بر مرز گونه‌ها اهمیت دارد. برخی از اعضای این تیره کاربرد دارویی، غذایی و زینتی دارند (Hassan et al., 2022; Khuntia et al., 2022). برخی از خواص دارویی گونه‌های *Cleome* شامل آنتی‌اکسیدان، حشره‌کش، مسکن، ضداسهال، ضد مالاریا، ضد سرطان و ضد HIV است (Joshi et al., 2015). همه این ویژگی‌ها، Cleomaceae را به یک تیره گیاهی ارزشمند و مدل مهم برای پژوهش‌های فرآیندهای تکاملی تبدیل می‌کند. سرده *Rorida* و *Cleome* هر دو متعلق به تیره Cleomaceae هستند و به ترتیب حدود ۲۰۳ و ۱۵ گونه در جهان (POWO, 2026) و حدود ۱۰ و ۶ گونه در ایران دارد. البته بر اساس پایگاه معتبر POWO، موقعیت آرایه‌شناختی سرده

Rorida هنوز به‌روزرسانی نشده، و همچنان به عنوان مترادف *Cleome* در نظر گرفته می‌شود، اما براساس دو مقاله اخیر (Thulin & Roalson, 2017; Eslami-Farouji et al., 2025)، این سرده از نظر پژوهش‌های آرایه‌شناختی و تبارزایی به رسمیت شناخته شده است. پژوهش‌های پیشین در زمینه ریخت‌شناسی سلول‌های اپیدرمی گلبرگ‌ها عمدتاً بر تفاوت‌های میان سلسله مراتب بالای رده‌بندی (Papierek et al., 2014)، یا تیره‌های خاص (Ojeda et al., 2009) متمرکز بوده‌اند و پژوهش‌های محدودی بر روی جنس‌ها انجام شده است (Ojeda et al., 2016; 2012). در میان گیاهان گلدار، صفات ریزریخت‌شناسی گلبرگ ارتباط نزدیکی با تعاملات گیاه و گرده‌افشان‌ها دارند و به عنوان ابزاری مفید در آرایه‌شناسی به شمار می‌روند (Millner & Baldwin, 2016; Ojeda et al., 2016; Costa et al., 2017; Piwowarczyk & Kasińska, 2017). اهمیت آرایه‌شناختی و تبارزایی صفات گلبرگ تاکنون در تیره‌های Lamiaceae (Moon & Hong, 2004)، Boraginaceae (Akçın, 2009)، Commelinaceae (Chwil, 2011)، Orchidaceae (Barone Lumaga et al., 2012)، Fabaceae (Bailes & Wang et al., 2018)، Menispermaceae (Glover, 2018)، Polygonaceae (Kong & Hong, 2018)، Asteraceae (Song et al., 2020)، Rosaceae (Žarković et al., 2021) و Apiaceae (Kim et al., 2024) تأیید شده است. در جدیدترین پژوهش‌ها، Saunders et al. به بررسی ۲۳۶ گونه از تیره Cleomaceae پرداخت که در ۱۱ کlad لانه‌گزینی کردند. این پژوهش نشان داد که تیره Cleomaceae از تیره نزدیک خود (Brassicaceae)، حدود ۵۶ میلیون سال پیش از هم جدا شده‌اند (Saunders et al., 2024). با وجود این، بررسی ریزریخت‌شناسی گلبرگ‌ها در این تیره تاکنون صورت نپذیرفته است. از سوی دیگر، تصویربرداری توسط میکروسکوپ الکترونی روبشی اطلاعات ارزشمندی در زمینه رده‌بندی و تعیین مرز تاکسونومیک گونه‌ها در اندام‌های رویشی و زایشی ارائه

می‌دهد (Kim et al., 2024). بنابراین، با توجه به پژوهش‌های ریخت‌شناختی و مولکولی که اخیراً بر روی این آرایه‌ها صورت پذیرفته است و ضرورت یافتن صفاتی که توانایی جداسازی آرایه‌ها را از یکدیگر را در حد گونه فراهم می‌کند، پژوهش حاضر به بررسی جامع ریزریخت‌شناسی اپیدرم گلبرگ با استفاده از میکروسکوپ الکترونی روبشی می‌پردازد. اهداف این پژوهش شامل: (۱) آرایش سلول‌های اپیدرمی گلبرگ، شکل سلول‌ها، شکل دیواره آنتی‌کلینال، تزئینات کوتیکول، حضور یا عدم حضور کرک و روزنه و نوع کرک، (۲) تعیین حالات کیفی صفات در گلبرگ، (۳) ارزیابی ارزش آرایه‌شناختی صفات گلبرگ با استفاده از تاکسونومی عددی آنالیز خوشه، مختصات اصلی و آنالیز تطبیقی قوس‌گیری‌شده، و (۴) بازسازی حالات صفات اجدادی گلبرگ در دو سرده Cleome و Rorida از تیره Cleomaceae با بهره‌گیری از داده‌های مولکولی است.

مواد و روش‌ها

نمونه‌برداری از گیاهان مورد بررسی: در پژوهش اخیر، ۱۳ گونه از دو سرده Cleome و Rorida مورد واکاوی قرار گرفت. شناسایی گونه‌های مورد بررسی بر اساس فلور ایران و فلورهای معتبر در هرباریوم دانشگاه شیراز (Herbarium of Shiraz University, HSHU) انجام شد (Eslami-Farouji et al., 2025).

در این پژوهش، در مجموع، نمونه‌های هرباریومی متعددی از ۱۳ گونه متعلق به دو سرده بررسی شد و در نهایت سالم‌ترین و بالغ‌ترین نمونه‌ها، در بازه زمانی جمع‌آوری ۱۳۵۴ تا ۱۳۹۹، برای پژوهش‌های بعدی انتخاب شد (جدول ۱). برای هر گونه، ۳ نمونه گیاهی از یک یا دو محل جمع‌آوری متفاوت مورد بررسی قرار گرفت (جدول ۱). با وجود این، برای برخی گونه‌های نادر که تنها یک نمونه از

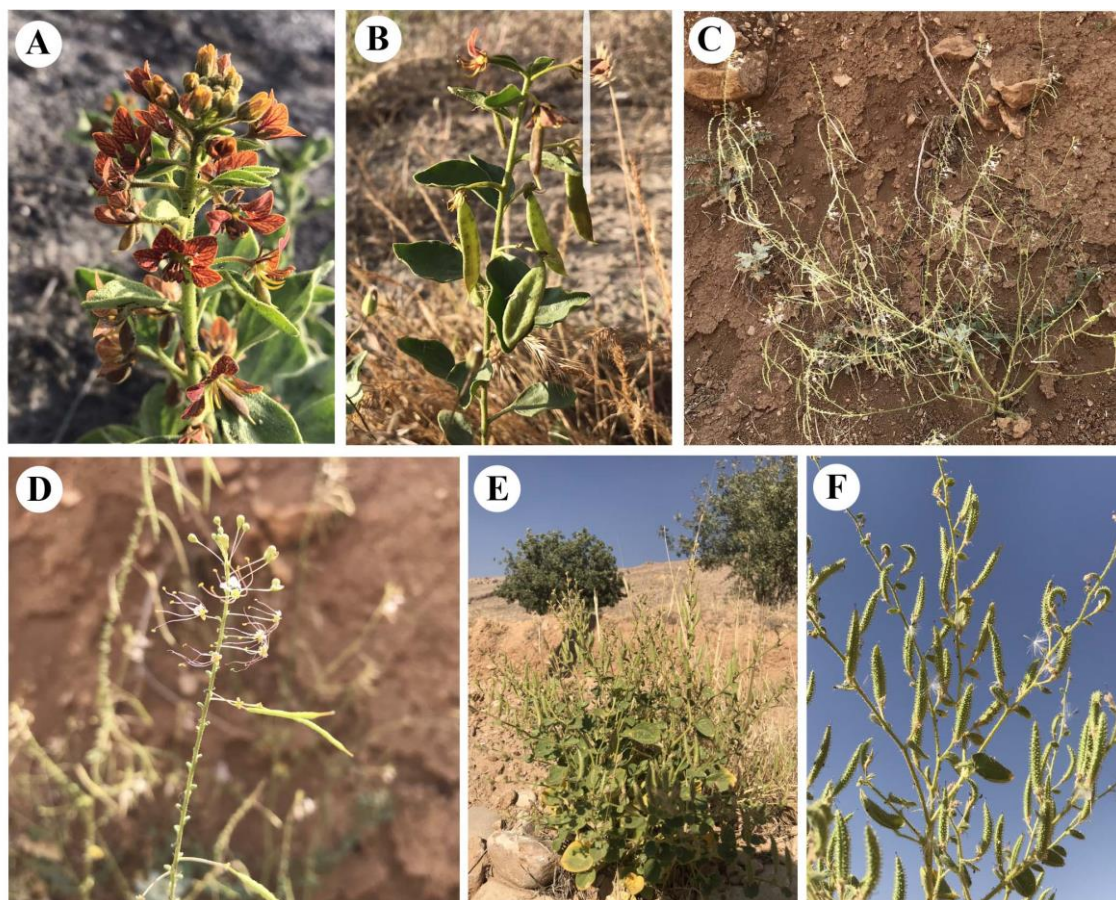
آنها در دسترس بود، چندین گل بالغ از همان نمونه برای افزایش دقت بررسی‌ها انتخاب شد. اگر چه تعداد نمونه‌ها نقش اساسی در افزایش دقت برآورد و اعتبار نتایج دارد، اما در برخی موارد، مانند بررسی گونه‌هایی که پراکنش محدود دارند یا دسترسی به آنها دشوار است، به علت محدودیت‌های عملی یا زمانی، افزایش تعداد نمونه مورد بررسی همیشه امکان‌پذیر نیست. بنابراین، نتایج حاصل از گونه‌های با تعداد کم باید با احتیاط بیشتری تفسیر شوند. شایان ذکر است که حتی همین نمونه‌های اندک نیز می‌توانند داده‌های ارزشمندی برای درک دقیق‌تر مرزبندی‌های آرایه‌شناختی فراهم کنند و حذف آنها از آنالیز، منجر به از دست رفتن اطلاعات مهمی خواهد شد. با توجه به ماهیت آرایه‌شناختی این پژوهش و تمرکز آن بر بررسی کیفی صفات ریخت‌شناسی و ریزریخت‌شناسی، تمامی نمونه‌های در دسترس که از کیفیت مناسبی برخوردار بودند مورد بررسی قرار گرفتند. این رویکرد با روش‌های رایج در پژوهش‌های آرایه‌شناسی مطابقت دارد و برای ارزیابی پایدار صفات تشخیصی گونه‌ها مناسب است.

در مرحله نخست، تمامی نمونه‌ها از نظر میزان تنوع صفات ریزریخت‌شناسی گلبرگ درون هر گونه ارزیابی شدند. پس از اطمینان از وجود ثبات نسبی این صفات در نمونه‌های هر گونه، برای بررسی صفات ریخت‌شناسی و ریزریخت‌شناسی، از هر نمونه، ۲ تا ۴ گل بالغ و سالم انتخاب شد. این نمونه‌برداری به گونه‌ای انجام شد که ضمن حفظ سلامت نمونه‌های هرباریومی، نماینده مناسبی از صفات هر گونه فراهم شود. اطلاعات مربوط به نمونه‌های بررسی‌شده، شامل محل جمع‌آوری، تاریخ جمع‌آوری، ارتفاع از سطح دریا، مختصات جغرافیایی و نام جمع‌آوری‌کننده، در جدول ۱ ارائه شده است. همچنین، تصاویر تعدادی از گونه‌های نماینده این دو سرده در شکل ۱ ارائه شده است.

جدول ۱- فهرست و مشخصات نمونه‌های مورد بررسی، شامل محل جمع‌آوری، تاریخ، ارتفاع از سطح دریا، طول و عرض جغرافیایی، نام جمع‌آوری‌کننده و کد هرباریومی، در پژوهش ریزریخت‌شناسی گلبرگ دو سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران.

Table 1- List of the studied specimens, including locality, date, altitude above sea level, geographic longitude, latitude, collector, and herbarium code, in the micromorphological study of the petals of the two genera *Cleome* and *Rorida* in Iran.

Species	Voucher
<i>Arivela viscosa</i> (Raf.) L.	Iran: Fars, Rostam, Kopen, 1393.01.17 (2014.08.06), 784 m, 30°19'38.3"N 51°17'09.2"E, P. Dashtian, HSHU: 208
<i>C. noeana</i> Boiss. (<i>R. quinquenervia</i> (DC.) Thulin and Roalson)	Iran: Fars, Mamassani, Kuh-e Dakal, 1392.04.20 (2013.07.11), 1031 m, 30°08'22.5"N 51°32'31.3"E, Sahar Karami, HSHU: 221; Fars, Mamassani, road of Babamonir to Mishan, 2 km to Mishan, 1370.06.31 (1991.09.22), 800 m, 30°00'30.1"N 51°55'26.7"E, A.R. Khosravi, HSHU: 1724
<i>C. rostrata</i> Bobrov (<i>R. rostrata</i> (Bobrov) Thulin and Roalson)	Iran: Khorasan Razavi, Torbat-e jam, between Mohammadabad and Mallou, Tappe Gachi, Southwest of Pasgah-e Zakni, 1382.05.08 (2003.07.30), 1900 m, 35°09'50.2"N 60°57'11.9"E, Faghihnia & Zangooei, HSHU: 35042
<i>Cleome dolichostyla</i> Jafri (<i>R. quinquenervia</i> (DC.) Thulin and Roalson)	Iran: Hormozgan, Gask, road of Davari to to Jaghdan, 1385.04.06 (2006.06.27), 284 m, 26°41'14.8"N 57°26'06.8"E, Z. Yeganeh, HSHU: 33624; Fars, Mamassani, 10 km after Mishan to Khesht, 1370.06.31 (1991.09.22), 830 m, 29°51'27.0"N 51°00'45.2"E, A.R. Khosravi, HSHU: 1735
<i>C. heratensis</i> Bunge & Bien. ex Boiss.	Iran: Fars, 2 km after Abadeh Tashk to Khaje Jamali, 1382.07.23 (2003.10.15), 1500 m, 29°49'24.9"N 53°47'46.8"E, A.R. Khosravi, A. Mousavi & M. Soltani, HSHU: 26175
<i>C. foliolosa</i> DC.,	Iran: Kerman, from Kerman to Sirjan, on gravelly, limestone, 1354.05.29 (1975.08.20), 1600 m, 30°15'00.0"N 57°56'00.0"E, M.H. Bokhari 1687, HSHU: 1687
<i>C. turkmena</i> Bobrov	Iran: Torbat-e Jam, between Mohammadabad and Mollou, Southwest of Tappe Gachi, Southwest of Pasgah-e Zakni, 1382.05.08, (2003.07.30), 900 m, 35°09'56.8"N 60°57'13.9"E, Faghihi & Zangooei, HSHU: 35041
<i>C. khorassanica</i> Bunge & Bien. ex Boiss.	Iran: Kerman, Baft, Naniz village, 1373.05.06 (1994.08.06), 745 m, 29°21'00.0"N 56°54'00.0"E, S. Hosseinkhani, HSHU: 22316
<i>C. iberica</i> DC.	Iran: Fars, Kuhmarreh Sorkhi, Kerach Mountain, 1369.03.23 (1990.06.13), 2150 m, 29°22'45.3"N 52°13'48.0"E, A. Hatami, HSHU: 314; Fars, 10 km after Sepidan to Yasuj, 1370.04.18 (1991.07.09), 1803 m, 29°58'59.2"N 52°18'15.2"E, A. Hatami, HSHU: 834
<i>C. ornithopodioides</i> L.	Iran: Kordestan, Sarvabad, Kuhsalan, Doroud, 1390.04.19 (2011.07.10), 1111 m, 35°17'59.7"N 46°21'29.8"E, A. Sajjadi, HSHU: 520
<i>C. glaucescens</i> DC.	Iran: Fars, Mamassani, Kuh-e Dakal, 1392.04.20 (2013.07.11), 977 m, 30°08'22.8"N 51°32'28.3"E, S. Karami, HSHU: 235; Fars, Mamassani, Kuh-e Dakal, 1392.02.12 (2013.05.02), 977 m, 30°08'22.8"N 51°32'28.3"E, S. Karami, HSHU: 167
<i>C. oxypetala</i> Boiss.	Iran: Kerman, Faryab, Darreh Shur, 1399.06.17 (2020.09.07), 745 m, 28°1'52.94"N, 57°14'58.02"E, H. Salimi, HSHU: 122; Kerman, Faryab, Darreh Shur, 1398.12.17 (2020.03.07), 745 m, 28°1'52.94"N, 57°14'58.02"E, H. Salimi, HSHU: 125
<i>C. coluteoides</i> Boiss.	Iran: Khorasan Razavi: Mashhad, Amiriyeh, 1398.03.01 (2019.05.22), 1064 m, 36°22'49"N-59°29'05"E, A. Eslami-Farouji, HSHU: 231; Khorasan-e Razavi, Ferdowsi University of Mashhad campus, 1398.02.25 (2019.05.15), 1029 m, 36°18'45"N-59°32'22"E, A. Eslami-Farouji, HSHU: 214
<i>C. amblyocarpa</i> Barratte & Murb.	Iran: Sistan & Baluchestan, Iranshahr, Korekalkali, 1398.02.05 (2019.04.25), 550 m, 27°10'17.4"N 60°39'33.2"E, N. Kalkali, HSHU: 53; Sistan & Baluchestan, Iranshahr, Korekalkali, 1396.01.08 (2017.03.28), 548 m, 27°10'17.37"N 60°39'33.17"E, N. Kalkali, HSHU: 53



شکل ۱- نمای کلی و زیستگاه چند گونه انتخابی به عنوان نماینده جنس‌های *Cleome* و *Rorida* در ایران. A-B) *C. coluteoides*, C-D) *C. iberica*, and E-F) *R. quinquenervia*.

R. quinquenervia (E-F)

Figure 1. General view and habitat of selected species representing the genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. A-B) *C. coluteoides*, C-D) *C. iberica*, and E-F) *R. quinquenervia*.

پژوهش‌های میکروسکوپی: گونه‌های مورد بررسی متعلق به دو سرده، به منظور تهیه تصاویر میکروسکوپی به آزمایشگاه تحقیقاتی منتقل شد. در ابتدا، نمونه‌های خشک شده هرباریومی جدا شده و به مدت یک شب در آب مقطر و در دمای اتاق بازآب‌گیری شد. سپس، آب‌زدایی (دهیدراسیون) نمونه‌ها توسط غلظت‌های متفاوت اتانول (۵۰٪، ۷۰٪ و ۹۰٪) در دمای اتاق و به مدت یک ساعت انجام شد. پس از آن، نمونه‌ها برای انجام فرآیند تصویربرداری به آزمایشگاه مرکزی دانشگاه شیراز انتقال یافتند. در این آزمایشگاه، سطوح پشتی و شکمی گلبرگ هر یک از گونه‌ها به صورت جداگانه بر روی پایه‌های آلومینیومی و توسط نوار چسب کربنی دوطرفه ثابت شدند. سپس پایه‌ها به مدت ده دقیقه توسط دستگاه یون‌پاش با لایه‌ای از طلا پوشش داده شدند. در ادامه، نمونه‌ها با استفاده از میکروسکوپ الکترونی روبشی مدل TESKAN Vega-3 (جمهوری چک) و در ولتاژ شتاب‌دهنده ۲۰ کیلووات مورد بررسی قرار گرفتند. به منظور ارائه تصویری از تنوع درون گونه‌ای در ویژگی‌های ریزریخت‌شناسی، در صورت امکان، دو تا چهار نمونه از هر گونه با یکدیگر مقایسه شدند. صفات مختلف ثبت شده و میان آرایه‌های گوناگون مورد بررسی قرار گرفتند (جداول ۲ و ۳). صفات سلول‌های اپیدرمی گلبرگ در سطوح شکمی و پشتی شامل شکل سلول (مخروطی پاپیلوز و تخت چین‌دار)، شکل دیواره آنتی‌کلینال (صاف یا موج‌دار)، تزئینات کوتیکول (خط‌دار یا چروکیده)، حضور یا عدم حضور کرک و نوع آن، و نیز وجود و عدم وجود روزنه‌ها بررسی شد. اصطلاحات مورد استفاده برای انواع سلول‌ها بر اساس پژوهش‌های معتبر پیشین انتخاب و به کار گرفته شدند (Barthlott 1990; Ojeda et al., 2009).

آنالیزهای آماری

میانگین و انحراف معیار عوامل اندازه‌گیری شده در گلبرگ‌های دو سرده مورد بررسی، از جمله طول و عرض

گلبرگ و مساحت سلول‌های اپیدرمی در سطوح پشتی و شکمی، در نرم‌افزار اکسل محاسبه شد (جدول ۲). برای تعیین میزان نزدیکی و دوری آرایه‌ها، از ضریب دوری Gower استفاده شد. این ضریب برای داده‌های ترکیبی (شامل صفات کمی و کیفی) مناسب است و ضریب همبستگی (cophenetic correlation) بالایی (۰/۹۱) را نسبت به سایر ضرایب تشابه و دوری نشان داد. این انتخاب به منظور اجرای آنالیز خوشه‌بندی (UPGMA) و آنالیز مختصات اصلی (PCoA = Principle coordinate Analysis) صورت گرفت. در این بررسی، هر واحد عملکردی تاکسونومیک Operational Taxonomic Unit: (Taxonomic Unit) متناظر با یک گونه در نظر گرفته شد. صفات کمی به همراه حالات صفات کیفی مربوط به هر گونه از تمام نمونه‌های متعلق به آن استخراج گردید (جدول ۲). پژوهش‌های مورفومتریک، از جمله اندازه‌گیری طول و عرض گلبرگ و مساحت سلول‌ها در سطوح شکمی و پشتی بر روی تمام گل‌های انتخاب شده از نمونه‌های مربوط به هر گونه، توسط نرم‌افزار Digimizer نسخه 6.3.0 (MedCalc Software 2005-2020) انجام شد. تمامی اندازه‌گیری‌ها از گل‌های بالغ انجام شد تا از قابلیت مقایسه صفات ریخت‌شناسی بین گونه‌ها اطمینان حاصل شود. در نتیجه، برای هر گونه چندین اندازه‌گیری مستقل به دست آمد تا تنوع به طور مناسب ثبت شود. در مواردی که تنها یک نمونه هرباریومی برای یک گونه در دسترس بود، چندین گل بالغ از همان نمونه مورد اندازه‌گیری قرار گرفت تا دقت اندازه‌گیری‌ها افزایش یافته و اثر تغییرات احتمالی درون‌فردی کاهش یابد. داده‌های حاصل برای مقایسه ریخت‌شناختی و تشخیص تفاوت‌ها و شباهت‌های بین گونه‌ها مورد استفاده قرار گرفتند. سپس، میانگین مقادیر هر صفت کمی در سطح گونه محاسبه شد و این مقادیر میانگین، به عنوان ورودی در آنالیزهای خوشه‌بندی UPGMA و PCoA استفاده شد. استفاده از مقادیر میانگین در سطح گونه، رویکردی رایج در پژوهش‌های تاکسونومی عددی برای

مقایسه آرایه‌ها محسوب می‌شود. صفات کیفی نیز بر اساس بررسی نمونه‌های مربوط به هر گونه کدگذاری شد. همچنین، به منظور تعیین مهمترین صفات در جداسازی گونه‌ها و نمایش تنوع مساحت سلول‌های گلبرگ در سطوح پشتی و شکمی دو سرده مورد بررسی، به ترتیب آنالیز تطبیقی قوس‌گیری شده (DCA= Detrended Component Analysis) و رسم نمودار جعبه‌ای جهت نمایش تنوع مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی انجام شد. برای انجام آنالیزهای فوق، در مجموع ۱۴ صفت کمی و کیفی مورد استفاده قرار گرفت. صفات کمی شامل طول و پهنای گلبرگ، و مساحت سلول‌های پشتی و شکمی گلبرگ بود (جدول ۳). البته برای مقایسه دقیق داده‌های کمی که در مقیاس‌های متفاوت هستند، نرمال‌سازی و استانداردسازی داده‌ها مبتنی بر روش z-score و به صورت برخط در سایت <https://www.koshegio.com/data-normalization> انجام شد. حالت‌های صفات کیفی برای سطوح پشتی و شکمی گلبرگ نیز به شرح زیر تعریف شد: روزنه (عدم حضور = ۰، حضور = ۱)، کرک (عدم حضور = ۰، کرک غده‌ای بلند = ۱، کرک غده‌ای کوتاه = ۲)، کرک غده‌ای و ساده = ۳)، تزئینات کوتیکول (فاقد شیار = ۰، کمی شیاردار تا شیاردار = ۱)، شکل دیواره آنتی کلینال (صاف یا خمیده = ۰، فقط خمیده = ۱)، شکل سلول (صاف و چین‌خورده، شیاردار = ۰، سلول‌های مخروطی با برجستگی‌های کوچک = ۱) (جدول ۲). نرمال‌بودن توزیع متغیرهای کمی (طول و پهنای گلبرگ، مساحت سلول‌های پشتی و شکمی گلبرگ) توسط آزمون Shapiro-Wilk بررسی شد. نتایج نشان داد که داده‌ها از توزیع نرمال پیروی می‌کنند ($P > 0.05$). به منظور ارزیابی همگنی واریانس‌ها، آزمون Levene اجرا شد که ناهمگنی واریانس‌ها را تأیید کرد ($P < 0.05$). بر این اساس، برای مقایسه میانگین‌ها، از آزمون Welch F که نسبت به ناهمگنی واریانس مقاوم‌تر است، استفاده شد. همچنین جهت تطبیق با رویکردهای رایج در پژوهش‌های آماری، نتایج آنالیز واریانس یک‌طرفه

بازسازی تکاملی صفات اجدادی در گلبرگ‌ها: با توجه به تعیین توالی گونه‌های متعلق به سرده *Cleome* در ایران توسط نشانگر هسته‌ای (ITS) و ثبت آن‌ها در پایگاه داده ژاین (Eslami-Farouji et al., 2025) (DDBJ)، از این توالی‌ها برای انجام سایر آنالیزها استفاده شد. برخی دیگر از توالی‌ها نیز از پایگاه داده NCBI استخراج شد. همچنین گونه *Arivela viscosa* (Raf.) L به عنوان برون‌گروه در نظر گرفته شد. هم‌ترازی توالی‌ها به صورت خودکار و دستی در نرم‌افزار MEGA نسخه ۱۱ (Tamura et al., 2021) انجام شد. سپس، آنالیز بیشینه درست‌نمایی به منظور بررسی صفات اجدادی در گلبرگ، بر اساس روش به کار رفته در پژوهش Khosravi & Eslami-Farouji (2026) انجام شد. IQ Tree با استفاده از بهترین مدل تکاملی GTR+F+G4 به صورت آنلاین در سایت <http://iqtree.cibiv.univie.ac.at> رسم شد (Trifinopoulos et al., 2016). بهترین مدل تکاملی به صورت خودکار و براساس AIC (Akaike Information Criterion) و BIC (Bayesian Information Criterion) محاسبه شد. درخت حاصل توسط FigTree نسخه ۱.۴.۳ نمایش داده شد و صحت آن بر اساس نتایج حاصل از مقالات اخیر (Saunders et al., 2024; Eslami-Farouji et al., 2025) مورد تأیید قرار گرفت. از درخت حاصل، به منظور بررسی روند تکامل و بازسازی تکاملی صفات ریزریخت‌شناسی اجدادی در گلبرگ دو سرده *Cleome* و *Rorida* استفاده شد و آنالیز بیزین زنجیره مارکوف مونت کارلو (Bayesian Binary MCMC, BBM) در نرم‌افزار RASP نسخه ۴ انجام شد (Yu et al., 2020). اطلاعات

آرایه‌شناختی سرده *Rorida* از *Cleome* انجام شده است، نام‌های پیشین این سرده *Rorida* در ابتدا و نام پذیرفته‌شده بر اساس منابع معتبر و نتایج این پژوهش در داخل پرانتز ذکر شده است. توضیحات زیر بر اساس شکل‌های ۲ و ۳ و **جدول ۲** است. بنابراین پیش از بیان صفات توصیفی سلول‌های گلبرگ در سطوح پشتی و شکمی هر گونه، توضیحات تکمیلی متعلق به هر فنون نیز ارائه شده است.

برون‌گروه *Arivela viscosa* (L.) Raf. سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد متفاوت (none-isodiametric) و بی‌نظم (irregular) است. شکل سلول‌ها صاف (tabular) تا چین‌خورده (rugose) بوده و سطح آن کمی شیاردار (striate) (سطح پشتی) تا شیاردار (سطح شکمی) است و دیواره آنتی‌کلینال صاف (straight) یا خمیده (curved) است. سطح گلبرگ فاقد کرک بوده، اما دارای روزنه است (سطح پشتی) یا فاقد کرک و روزنه است (سطح شکمی). تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول (coticule ornamentation) به صورت کمی شیاردار (سطح پشتی) تا شیاردار (سطح شکمی) مشاهده شد (**شکل ۲، A-B، جدول ۲**).

فنون I: کمترین میانگین طول و پهنای گلبرگ به ترتیب در گونه *R. rostrata* و بیشترین آن در *R. quinquenervia* و *R. dolichostyla* مشاهده شد (**جدول ۳**). کوچک‌ترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی به ترتیب در *C. quinquenervia* (۳۶۵/۳۳ میکرومترمربع) و *C. rostrata* (۱۲۵/۶۱ میکرومترمربع) گزارش شد؛ در حالی که بیشترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی به ترتیب در *C. dolichostyla* (۷۴۱/۴۵ میکرومترمربع) و *C. quinquenervia* (۶۶۱/۲۸ میکرومترمربع) مشاهده شد (**جدول ۳**).

مربوط به حالات صفات کیفی براساس **شکل ۲ و جدول ۲** استخراج شد. اجرای آنالیز صفات نیایی (اجدادی) به مدّت ۱۰۰۰۰ سیکل انجام شد و داده‌ها در هر ۱۰۰ نسل نمونه‌برداری شد. سایر فاکتورها براساس تنظیمات پیش‌فرض نرم‌افزار اعمال شدند.

نتایج

صفات ریزریخت‌شناسی گلبرگ، شامل شکل سلول، دیواره آنتی‌کلینال، تزئینات کوتیکول، نوع کرک و وجود یا عدم وجود روزنه در **جدول ۲** ارائه شده است. از بین تمام تصاویر تهیه‌شده، منتخب تصاویر به منظور نمایش انتخاب شده‌اند (**شکل ۲**). شایان ذکر است که از بین افراد مختلف بررسی شده در هر گونه، تنوع (variation) قابل ملاحظه‌ای مشاهده نشد، و شکل سلول‌های اپیدرمی در سطح شکمی و پشتی در افراد مختلف متعلق به یک گونه مشابه بود. علی‌رغم اهمیت بررسی ریزریخت‌شناسی گلبرگ در آرایه‌های مختلف، مطالعه بافت‌ها و اندام‌های مختلف یک آرایه برای نیل به پیشگویی بهتر در تعیین مرز رده‌بندی آرایه‌ها توصیه می‌شود (**جدول ۲**).

با توجه به نتایج دو شکل سلول‌های اپیدرمی در گلبرگ‌ها مشاهده شدند: ۱) سلول‌های مخروطی پاپیلوز با شیارها (PCS)، و سلول‌های تخت چین‌خورده با شیارهای طولی (TRS). شکل سلول‌ها در سطح پشتی و شکمی در هر گونه شبیه هم هستند (**شکل ۲**). طرح کلی سلول‌ها به صورت ایزودیامتریکی، مستطیلی یا چندضلعی بود. دیواره آنتی‌کلینال مستقیم و خمیده، خمیده، کمی موج‌دار یا موج‌دار بودند و تزئینات کوتیکول به صورت شیاردار یا چین‌دار بود (**جدول ۲**). در زیر به بررسی تمام گونه‌های مورد پژوهش خواهیم پرداخت. نکته قابل توجه این است که جهت پرهیز از هر گونه ابهام در اصطلاحات به کاررفته در بخش صفات گلبرگ، معادل انگلیسی هر اصطلاح در نخستین کاربرد آن ذکر خواهد شد. از آنجا که در سال‌های اخیر پژوهش‌های متعددی بر روی دو سرده به‌ویژه جدایی

جدول ۲- نمای کلی سلول‌های اپیدرمی گلبرگ گونه‌های مورد بررسی از سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. حروف مورد استفاده در جدول به ترتیب به صورت روبه‌رو تعریف می‌شود: صاف و چین‌خورده، شیاردار (TRS: Tabular-rugose with striation)، سلول‌های مخروطی با برجستگی‌های کوچک (PCS: Papillose conical cells with striation).

Table 2- General view of petal epidermal cells of the studied species of the genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. The letters used in the table are defined as follows: smooth and folded, striated (TRS: Tabular-rugose with striation), conical cells with small protuberances (PCS: Papillose conical cells with striation).

Lineage	Species	Ventral view					Dorsal view				
		Cell shape	Anticlinal wall shape	Cuticular ornamentation	Trichome	Stomata presence	Cell shape	Anticlinal wall shape	Cuticular ornamentation	Trichome	Stomata presence
Outgroup	<i>Arivela viscosa</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	---	---	Tabular-rugose	Straight or curved	Slightly striate	---	+
Rorida	<i>Rorida quinquenervia</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	---
	<i>R. rostrata</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	+
	<i>R. dolichostyla</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	Striate	Long glandular	---
	<i>Cleome heratensis</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Non-striate	Short glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	None-striate	Short glandular	---
Cleome	<i>C. foliolosa</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Non-striate	Short glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	None-striate	Short glandular	---
	<i>C. turkmena</i>	Tabular-rugose	Straight or curved	Non-striate	Short glandular	---	Tabular-rugose	Straight or curved	None-striate	Long glandular, simple	---
	<i>C. khorassanica</i>	PCS	curved	striate	---	---	PCS	curved	striate	---	---
	<i>C. iberica</i>	PCS	curved	striate	---	---	PCS	curved	striate	---	---
	<i>C. ornithopodioides</i>	PCS	curved	striate	---	+	PCS	curved	striate	---	+
	<i>C. glaucescens</i>	PCS	curved	striate	---	---	PCS	curved	striate	---	---
	<i>C. oxypetala</i>	PCS	curved	striate	---	+	PCS	curved	striate	---	+
	<i>C. coluteoides</i>	PCS	curved	striate	Short glandular	+	PCS	curved	striate	Long glandular	+
	<i>C. amblyocarpa</i>	PCS	curved	striate	---	+	PCS	curved	striate	---	---

جدول ۳- فاکتورهای آماری (طول و عرض گلبرگ بر حسب میلی‌متر و مساحت سلول‌های پشتی و شکمی بر حسب میکرومتر مربع) سطوح پشتی و شکمی گلبرگ گونه‌های مختلف سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. تمامی اعداد با دو رقم اعشار نمایش داده شده است. نتایج آزمون ANOVA و Welch F که تفاوت معنادار میانگین‌ها را با اطمینان بالا نشان می‌دهند، در ردیف آخر جدول، به ترتیب در بیرون و درون پرانتز قابل مشاهده است.

Table 3- Statistical parameters (petal length and width are measured in mm, and the areas of dorsal and ventral cells were measured in square micrometers) of the dorsal and ventral petal surfaces of different species of the genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. All numerical values are reported to two decimal places. The ANOVA and Welch F test results represent a significant difference among the means, and can be observed outside and inside the parentheses, respectively.

Taxon	N	Petal length (mm)				N	Petal width (mm)				N	Dorsal cell surface area (μm^2)				N	Ventral cell surface area (μm^2)			
		Mean	SD	Min	Max		Mean	SD	Min	Max		Mean	SD	Min	Max		Mean	SD	Min	Max
<i>Arivela viscosa</i>	8	5.45	0.35	4.97	5.89	10	2.56	0.22	2.53	2.94	32	195.99	74.59	72.45	337.35	20	620.36	119.24	462.43	842.59
<i>R. quinquervia</i>	9	5.88	0.18	5.61	6.30	7	2.52	0.12	2.64	2.98	32	365.33	69.83	293.29	517.28	24	661.28	101.22	535.20	837.12
<i>R. rostrata</i>	2	2.48	0.73	1.97	3.00	2	1.30	0.38	1.03	1.58	28	399.56	95.96	299.23	573.92	8	125.61	1.49	123.36	127.87
<i>R. dolichostyla</i>	4	5.26	0.12	5.17	5.35	4	3.33	0.11	3.18	3.44	29	741.45	142.2	458.21	949.13	16	451.87	72.67	287.22	527.13
<i>C. heratensis</i>	2	4.03	0.48	3.69	4.37	2	1.42	0.04	1.38	1.45	32	397.24	94.35	226.26	592.21	16	361.61	96.35	244.53	629.17
<i>C. foliolosa</i>	2	3.40	0.30	3.62	3.19	2	1.20	0.04	1.17	1.24	44	82.04	25.09	39.31	139.07	28	177.96	72.62	71.45	385.61
<i>C. turkmena</i>	2	3.50	0.20	3.36	3.64	2	1.29	0.11	1.20	1.37	16	427.04	105.87	268.55	619.75	32	158.82	44.21	102.69	261.84
<i>C. khorassanica</i>	2	0.71	0.29	0.50	0.92	2	0.18	0.01	0.17	0.18	20	151.11	29.36	110.13	186.38	40	82.16	10.86	62.82	96.61
<i>C. iberica</i>	6	2.27	0.02	2.25	2.32	5	1.71	0.09	1.62	1.85	20	448.50	97.99	296.49	604.40	16	306.89	44.77	256.30	384.36
<i>C. ornithopodioides</i>	10	1.89	0.04	1.82	1.97	6	1.35	0.07	1.27	1.45	21	320.70	44.34	241.45	413.37	20	331.48	82.35	165.74	432.37
<i>C. glaucescens</i>	2	5.05	0.04	5.02	5.08	2	2.26	0.08	2.20	2.32	24	394.16	97.08	255.47	656.27	28	428.53	81.23	277.00	638.85
<i>C. oxypetala</i>	12	7.94	0.31	7.54	8.34	12	2.1	0.05	2.03	2.20	40	820.85	144.62	644.04	1085.44	20	543.56	138.67	407.43	919.86
<i>C. coluteoides</i>	12	5.61	0.10	5.52	5.80	12	3.47	0.34	2.98	3.95	30	327.68	72.78	207.67	458.502	48	213.81	39.02	135.30	262.57
<i>C. amblyocarpa</i>	12	2.35	0.06	2.23	2.41	8	1.15	0.005	1.14	1.15	36	254.22	59.51	157.246	359.58	24	261.74	48.99	184.15	418.89
p-value < 0.05		0.000006 (0.0000005314)					0.000001 (0.0000005113)					0.0000000015 (0.0000007)					0.0000000026 (0.000003126)			

میکرومتر مربع) و در *C. heratensis* (۳۶۱/۶۱) میکرومتر مربع) مشاهده شد. آرایه‌های مرتبط با فنون II (C. *foliolosa*, *C. heratensis*, *C. turkmena*, & *C. khorassanica*) نسبت به دو فنون دیگر (I & III)، گستره جغرافیایی محدودتری دارند. بنابراین تعداد نمونه مورد بررسی در این فنون کمتر و فراوانی اندازه‌گیری کمی این چهار گونه نسبت به سایر گونه‌ها کمتر انجام شده است (جدول ۳).

***Cleome turkmena* Bobrov**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چندضلعی، منظم است. شکل سلول‌ها صاف و فاقد شیار بوده و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده‌اند. سطح گلبرگ دارای کرک غده‌ای کوتاه است، اما فاقد روزنه است و تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول فاقد شیار است (شکل ۲، I-J، جدول ۲).

***Cleome foliolosa* DC.**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چندضلعی، منظم است. شکل سلول‌ها صاف و فاقد شیار بوده و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده‌اند. سطح گلبرگ دارای کرک غده‌ای کوتاه است، اما فاقد روزنه هستند. تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول فاقد شیار است (شکل ۲، K-L، جدول ۲).

***Cleome heratensis* Bunge & Bien. ex Boiss.**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چندضلعی، منظم است. شکل سلول‌ها صاف و فاقد شیار بوده و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده‌اند. سطح گلبرگ دارای کرک غده‌ای کوتاه است، اما فاقد روزنه است. تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول فاقد شیار است (شکل ۲، M-N، جدول ۲).

***Cleome khorassanica* Bunge & Bien. ex Boiss.**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال خمیده‌اند. سطح گلبرگ فاقد کرک و روزنه می‌باشد. تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، O-P، جدول ۲).

***Cleome rostrata* Bobrov (*Rorida rostrata* Thulin & Roalson)**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چندضلعی، تا حدودی منظم است. شکل سلول‌ها صاف و چین‌خورده و سطح آن‌ها شیاردار و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده است. سطح گلبرگ دارای کرک غده‌ای بلند و روزنه است (سطح پشتی) یا دارای کرک غده‌ای بلند است، اما فاقد روزنه است (سطح شکمی) و تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، C-D، جدول ۲).

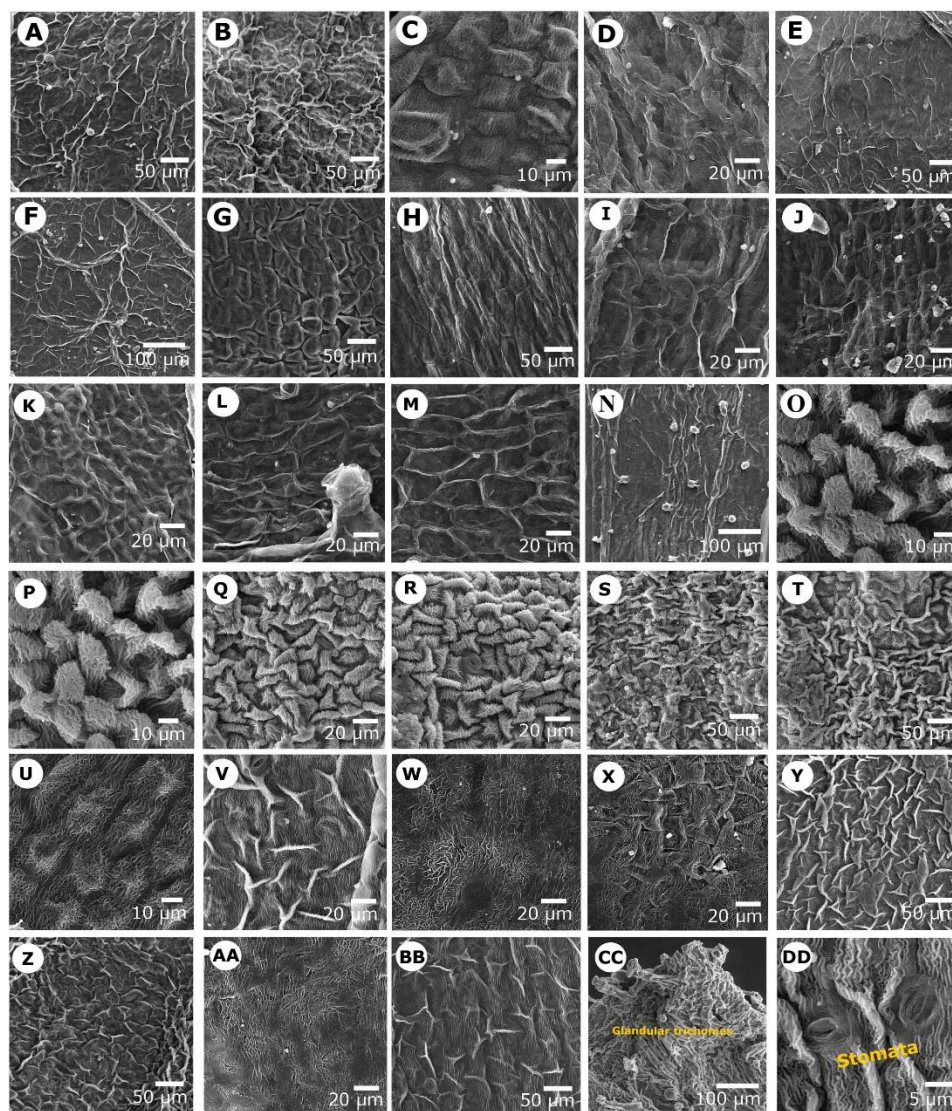
***Cleome dolichostyla* Jafri (*Rorida dolichostyla* Khorasani & Naqinezhad)**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چندضلعی، تا حدودی منظم است. شکل سلول‌ها صاف و چین‌خورده بوده و سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده‌اند. سطح گلبرگ دارای کرک غده‌ای بلند است، اما فاقد روزنه است. تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول به صورت شیاردار مشاهده می‌شود (شکل ۲، E-F، جدول ۲).

***Cleome noeana* Boiss. (*Rorida quinquenervia* Thulin & Roalson)**: سطح پشتی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد چندوجهی یا چند ضلعی (polygonal)، تا حدودی منظم است. شکل سلول‌ها صاف و چین‌خورده و سطح آن‌ها شیاردار و دیواره آنتی‌کلینال صاف یا خمیده‌اند. سطح گلبرگ دارای کرک‌های غده‌ای بلند بوده، اما فاقد روزنه است. تزئینات یا ساختار سطحی کوتیکول به صورت شیاردار مشاهده می‌شود (شکل ۲، G-H، جدول ۲).

فنون II: کمترین میانگین طول و پهنای گلبرگ در گونه *C. khorassanica* و بیشترین آن در *C. heratensis* مشاهده شد (جدول ۳). کوچک‌ترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی به ترتیب در *C. foliolosa* (۸۲/۰۴) میکرومتر مربع) و *C. khorassanica* (۸۲/۱۶) میکرومتر مربع) گزارش شد؛ در حالی که بیشترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی به ترتیب *C. turkmena* (۴۲۷/۰۴)

فنون III: کمترین میانگین طول و پهنای گلبرگ در گونه *C. ornithopodioides* و *C. amblyocarpa*، و بیشترین آن در *C. oxypetala* و *C. coluteoides* مشاهده شد (جدول ۳). کوچک‌ترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی به ترتیب در *C. amblyocarpa* (۲۵۴/۲۲)

میکرومترمربع) و *C. coluteoides* (۲۱۳/۸۱) میکرومترمربع) گزارش شد؛ از سوی دیگر، بیشترین میانگین مساحت سلول‌ها در سطوح پشتی و شکمی در *C. oxypetala* (به ترتیب ۸۲۰/۸۵ و ۵۴۳/۵۶ میکرومترمربع) مشاهده شد (جدول ۳).



شکل ۲- ریزریخت‌شناسی سطوح پشتی و شکمی گلبرگ گونه‌های مختلف سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. A-B) *Arivela viscosa* (C-D) *Rorida rostrata*; E-F) *R. dolichostyla*; G-H) *R. quinquenervia*; I-J) *Cleome turkmena*; K-L) *C. foliolosa*; M-N) *C. heratensis*; O-P) *C. khorassanica*; Q-R) *C. amblyocarpa*; S-T) *C. ornithopodioides*; U-V) *C. glaucescens*; W-X) *C. iberica*; Y-Z) *C. coluteoides*; AA-BB) *C. oxypetala*; CC) کرک غده‌ای، و DD) روزنه‌ها.

Figure 2- Micromorphology of the dorsal and ventral petal surfaces of different species of the genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. A-B) *Arivela viscosa*; C-D) *Rorida rostrata*; E-F) *R. dolichostyla*; G-H) *R. quinquenervia*; I-J) *Cleome turkmena*; K-L) *C. foliolosa*; M-N) *C. heratensis*; O-P) *C. khorassanica*; Q-R) *C. amblyocarpa*; S-T) *C. ornithopodioides*; U-V) *C. glaucescens*; W-X) *C. iberica*; Y-Z) *C. coluteoides*; AA-BB) *C. oxypetala*; CC) glandular trichome; D) stomata.

سطح گلبرگ دارای کرک و روزنه است. تزئینات با ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، Y-Z، جدول ۲).

آنالیز آماری

در شکل ۳، آنالیز خوشه‌بندی به روش UPGMA و نیز آنالیز مختصات اصلی (PCoA) ۱۳ گونه از سرده‌های *Cleome* و *Rorida*، بر اساس ۱۳ صفت در گلبرگ‌ها انجام شد. این موارد شامل صفات کیفی (تزئینات کوتیکول، شکل دیواره آنتی‌کلینال، شکل سلول، وجود یا عدم وجود روزنه و کرک، نوع کرک) و صفات کمی (طول و عرض گلبرگ، مساحت سلول‌های گلبرگ) در سطوح پستی و شکمی گلبرگ بودند (شکل ۳، جدول ۲).

نتایج هر دو آنالیز خوشه‌بندی و مختصات اصلی نشان دادند گونه‌ها در قالب سه فنون (گروه) مجزا تفکیک می‌شوند. فنون نخست شامل گونه‌های متعلق به سرده *Rorida* است، در حالی که دو فنون دیگر تمامی گونه‌های سرده *Cleome* را دربرمی‌گیرند که نشان‌دهنده تمایز آشکار این دو سرده براساس صفات گلبرگی مورد بررسی است. در دو آنالیز فوق، از ضریب‌های تشابه و دوری متعددی استفاده شد (Euclidean: 0.77, Chord: 0.81, Manhattan: 0.83, Bray-Curtis: 0.89, Rho: 0.85, Dice: 0.83, Jaccard: 0.86, Simpson: 0.78). در نهایت، بالاترین ضریب (Gower: 0.91) برای آنالیز نهایی انتخاب گردید. استفاده از ضریب همبستگی مناسب و تشابه نتایج حاصل با پژوهش‌های اخیر (به ویژه بررسی‌های مولکولی)، اعتبار ارزیابی خوشه‌بندی را تأیید می‌کند. بر اساس آنالیز واریانس یک‌طرفه (ANOVA) و آزمون Welch F، تمام صفات کمی مورد اندازه‌گیری (طول گلبرگ، پهنای گلبرگ، و مساحت سلول‌ها در سطح پستی و شکمی در گلبرگ)، سطح معنی‌داری را در میان گونه‌های مورد بررسی دو سرده در ایران نشان دادند ($P < 0.05$) (جدول ۳). بنابراین در سطح معنی‌داری ۰/۰۵، تفاوت میانگین‌ها بین آرایه‌ها کاملاً معنادار است (جدول ۳).

Cleome amblyocarpa Barratte & Murb. سطح پستی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار و دیواره آنتی‌کلینال خمیده است. سطح گلبرگ فاقد کرک و روزنه می‌باشد (سطح پستی) یا سطح گلبرگ فاقد کرک است، اما دارای روزنه است (سطح شکمی). تزئینات با ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، Q-R، جدول ۲).

Cleome ornithopodioides L. سطح پستی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال خمیده‌اند. سطح گلبرگ فاقد کرک است، اما دارای روزنه می‌باشد. تزئینات با ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، S-T، جدول ۲).

Cleome glaucescens DC. سطح پستی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال خمیده‌اند. سطح گلبرگ فاقد کرک است، اما دارای روزنه است. تزئینات با ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، U-V، جدول ۲).

Cleome iberica DC. سطح پستی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال خمیده‌اند. سطح گلبرگ فاقد کرک و روزنه است. تزئینات با ساختار سطحی کوتیکول شیاردار است (شکل ۲، W-X، جدول ۲).

Cleome coluteoides Boiss. سطح پستی و شکمی گلبرگ دارای سلول‌هایی با ابعاد منظم و یکنواخت است. شکل سلول‌ها مخروطی با برجستگی‌های کوچک بوده، سطح آن‌ها شیاردار است و دیواره آنتی‌کلینال خمیده‌اند.

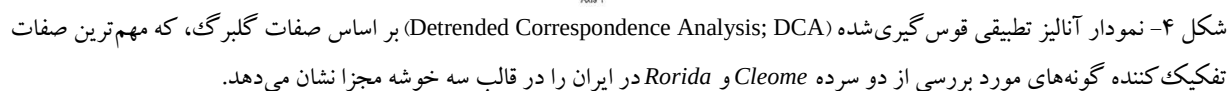


Figure 3- Phenogram (dendrogram) obtained from UPGMA clustering analysis (A) and species ordination based on Principal Coordinate Analysis (PCoA) (B), using micromorphological characters of the dorsal and ventral petal surfaces in different species of the genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. Clusters 1–3 are shown in blue, red, and black, respectively. The studied characters are also indicated separately on the phenogram. Cluster names follow the recent study by [Eslami-Farouji et al., \(2025\)](#).

نتایج آزمون توکی (Tukey's HSD) نشان داد که از نظر میانگین مساحت سلول‌های سطح پستی، تفاوت معنی‌داری بین گونه *R. rostrata* و گونه‌های *C. heratensis* ($P=0.0001$) و *C. glaucescens* ($P=0.022$) وجود دارد.

جدایی دو گونه فوق اهمیت بیشتری دارند. در مقابل در سمت منفی محور، گونه‌هایی با بارهای عاملی صفر، مانند *C. khorassanica* و پنج مانند *C. oxypetala* قابل مشاهده است. صفات کرک در سطح پستی (۱۶۷-) و شکمی (۶۰-) و میانگین طول گلبرگ (۴۶-) عامل اصلی در تفکیک در جدایی این گونه‌ها است. در محور دوم، گونه *C. khorassanica* با مقدار ۴۱، بیشترین اثر را در این محور دارد که نشان‌دهنده جدایی این گونه از سایر آرایه‌ها است. در این محور، صفات شکل سلول و شکل دیواره آنتی کلینال در سطوح پستی و شکمی گلبرگ با بار عاملی ۸۴۷ و روزنه در سطح شکمی گلبرگ با بار عاملی ۱۲۵۶ نقش تعیین کننده در تفکیک گونه‌ها دارد. در بخش منفی محور دوم، کرک در سطح پستی با بار عاملی منفی ۴۳۳ نشانگر اثر تفکیک کننده این صفت در این بخش از محور دارد. محور سوم عمده‌تاً گونه‌ها را بر اساس صفات روزنه در سطح پستی با بار عاملی ۵۳۱، میانگین پهنای گلبرگ با بار عاملی ۱۲۰، مساحت سلول‌ها در سطح پستی با بار عاملی ۷۴ و کرک در سطح شکمی گلبرگ با بار عاملی ۶۸ در سمت مثبت، در مقابل صفاتی مانند شکل سلول و شکل دیواره آنتی کلینال در سطوح پستی و شکمی با بار عاملی ۱۵۳-، کرک در سطح پستی (۱۰۰-) و تزئینات کوتیکولی در سطوح پستی و شکمی با مقدار ۸۴- در سمت منفی، از هم تفکیک می‌کند. در این محور گونه‌هایی مانند *C. heratensis* (۳۱) و *R. rostrata* (۳۳) بالاترین مقادیر را دارند که بیانگر تمایز این گونه‌ها بر اساس محور سوم است (شکل ۴). بر اساس مقادیر بار عاملی (scores) حاصل، صفات ریزریخت‌شناسی گلبرگ نقش مهمی در جدایی گونه‌ها ایفا می‌کند و از ارزش آرایه‌شناختی در تفکیک گونه‌ها برخوردارند (شکل ۴).

سلول‌های سطح شکمی، تفاوت معنی‌داری بین گونه *R. rostrata* و گونه *C. khorassanica* ($P=0.006$) و نیز بین گونه‌های *C. dolichostyla* و *C. glaucescens* ($P=0.008$) مشاهده شد. همچنین درباره میانگین طول گلبرگ، تفاوت معنی‌داری بین گونه *R. rostrata* و گونه‌های *C. turkmena* ($P=0.044$) و *foliolosa* ($P=0.044$) مشاهده گردید. برای میانگین صفت پهنای گلبرگ، تفاوت معنی‌داری بین گونه *R. quinquenervia* و *C. amblyocarpa* ($P=0.045$) گزارش شد. همچنین، تفاوت معنی‌داری بین گونه *R. rostrata* با گونه‌های *C. heratensis* ($P=0.020$)، *foliolosa* ($P=0.041$) و *C. turkmena* ($P=0.026$) مشاهده شد. تفاوت بین گونه‌های *C. ornithopodioides* و *R. dolichostyla* ($P=0.001$) و نیز بین *C. heratensis* و گونه‌های *C. foliolosa* ($P=0.020$) و *C. turkmena* ($P=0.005$) مشاهده شدند. علاوه بر این، تفاوت معنی‌دار بین گونه‌های *C. foliolosa* و *C. turkmena* ($P=0.015$) تأیید شد ($P < 0.05$) بر اساس آنالیز تطبیقی قوس‌گیری شده (قوس‌شکن)، مهم‌ترین صفات جداکننده در سه فنون مشخص شد. برای شناسایی مهم‌ترین صفات متمایز کننده آرایه‌ها، بارهای عاملی ماتریس گونه‌ها (Row scores) و ماتریس صفات (Column Scores) در سه محور اول آنالیز DCA مورد بررسی قرار گرفت. نتایج نشان داد که صفات مختلف با شدت و جهت متفاوتی در جداسازی گونه‌ها نقش دارند. در محور ۱ (axis 1)؛ گونه‌های *C. iberica* (۴۶) و *C. ornithopodioides* (۴۳) بیشترین بار عاملی (score) را دارند که نشانگر تمایز دو گونه نسبت به سایر آرایه‌ها است. صفات روزنه در سطوح پستی (۱۹۶) و شکمی (۱۶۵)، و مساحت سلول‌های سطح پستی گلبرگ (۱۵۹) مهم‌ترین عوامل تفکیک کننده گونه‌ها در این محور به شمار می‌روند. به نظر می‌رسد این صفات در

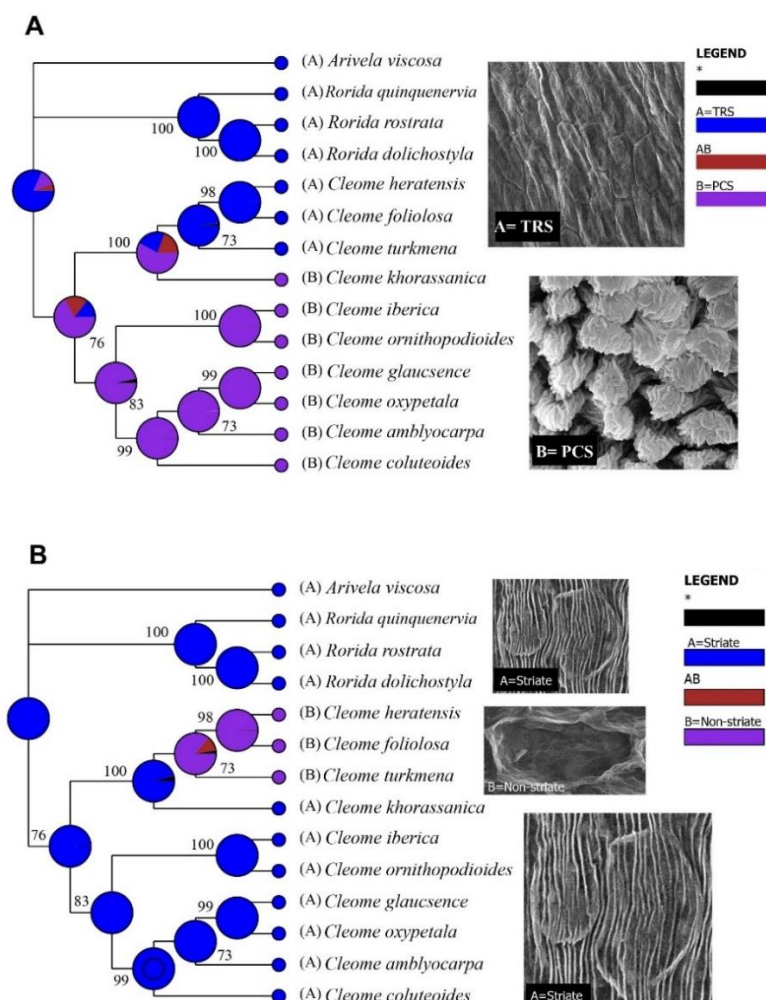


شکل ۵- نمودار جعبه‌ای مساحت سلول‌های سطوح پشتی (A) و شکمی (B) گلبرگ‌ها در دو سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران.

Figure 5- Box plots of petal cell areas on the dorsal (A) and ventral (B) surfaces for the two genera, *Cleome* and *Rorida*, in Iran.

(PCS) برابر با ۱۲/۸۰٪ است. مطابق نتایج به دست آمده، سلول‌های مخروطی به عنوان یک صفت اشتقاقی و پیشرفته در این گروه در نظر گرفته می‌شود (شکل 6A). به علت تشابه آرایش سلول‌های اپیدرمی در سطوح پشتی و شکمی گلبرگ، از ارائه تصاویر تکراری در این بخش خودداری شد. بر اساس شکل 6B، مخطط بودن (شیاردار بودن) سطح کوتیکول با احتمال ۹۹/۸۸٪ یک صفت اجدادی محسوب می‌شود، در حالی که فقدان خطوط بر روی سطح کوتیکول به عنوان صفتی اشتقاقی در نظر گرفته می‌شود. در این صفت نیز نتایج حاصل برای سطوح پشتی و شکمی گلبرگ مشابه بوده و بنابراین از درج تصاویر تکراری اجتناب شد.

آنالیز بازسازی تکاملی صفات اجدادی در گلبرگ‌ها: خروجی گرافیکی آنالیز بازسازی صفات گلبرگ شامل شکل سلول (شکل 6A)، شکل دیواره آنتی کلینال، تزئینات کوتیکول (شکل 6B)، نوع کرک (شکل ۷)، وجود یا عدم وجود روزنه (شکل ۸) است که بر اساس آنالیز بیزین (Bayesian binary MCMC (BBM) analysis, MCMC نمایش داده شده است. محدوده اجدادی گره‌ها به صورت نمودارهای دایره‌ای و با کدهای رنگی در کنار هر درخت نشان داده شده‌اند. بر اساس شکل ۶، احتمال آماری اجدادی بودن صفت صاف و چین خورده شیاردار (TRS) در سطوح پشتی و شکمی گلبرگ ۸۱/۸۲٪ و احتمال اجدادی بودن سلول‌های مخروطی با برجستگی‌های کوچک

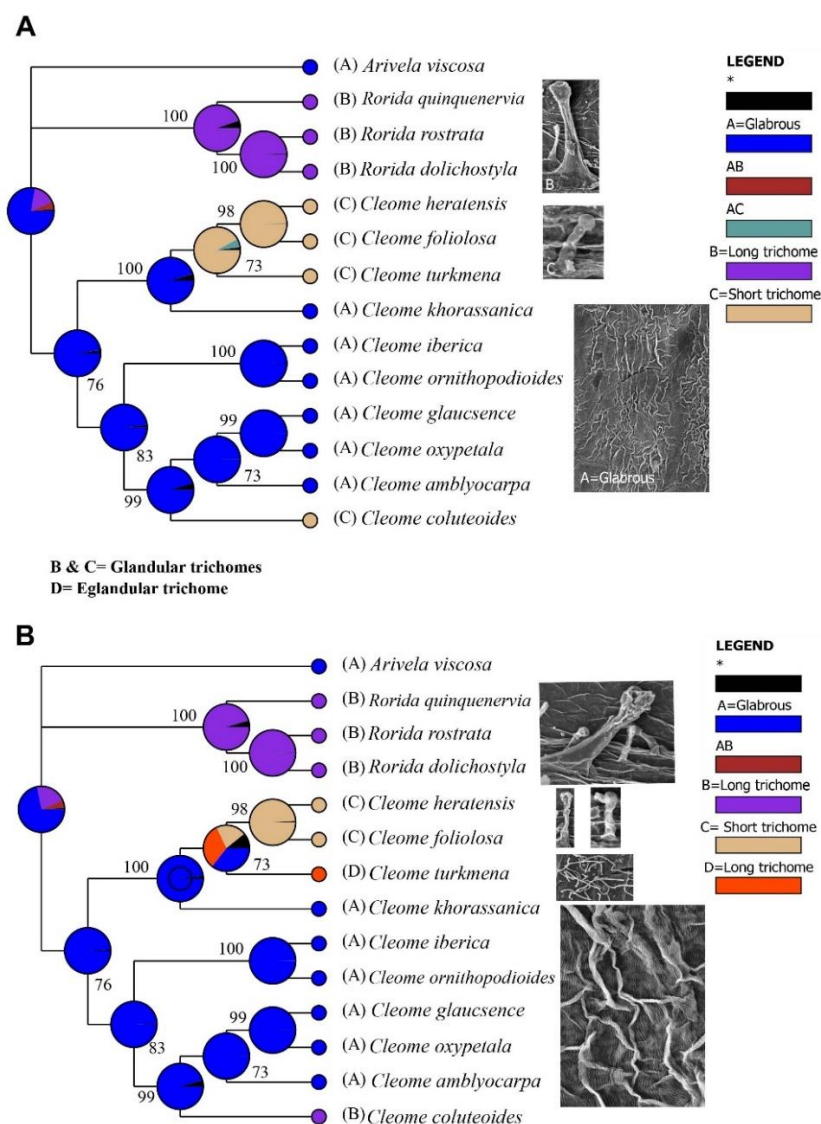


شکل ۶- خروجی گرافیکی حاصل از آنالیز بازسازی حالات صفت شکل سلول (6A)، و تزئینات کوتیکول (6B) در سطوح شکمی و پشتی گلبرگ در دو سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. دامنه اجدادی (نیایی) گره‌ها به صورت نمودارهای دایره‌ای (Pie charts) و با کدهای رنگی در کنار هر درخت نمایش داده شده‌اند. برای اطلاع از حروف اختصاری، به جدول ۲ مراجعه کنید.

Figure 6- Graphical output of the ancestral state reconstruction analysis of cell shape (5A) and cuticular ornamentation (5B) on the ventral and dorsal petal surfaces in the two genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. The ancestral states of the nodes are shown as pie charts with color codes alongside each tree. For the abbreviations, see Table 2.

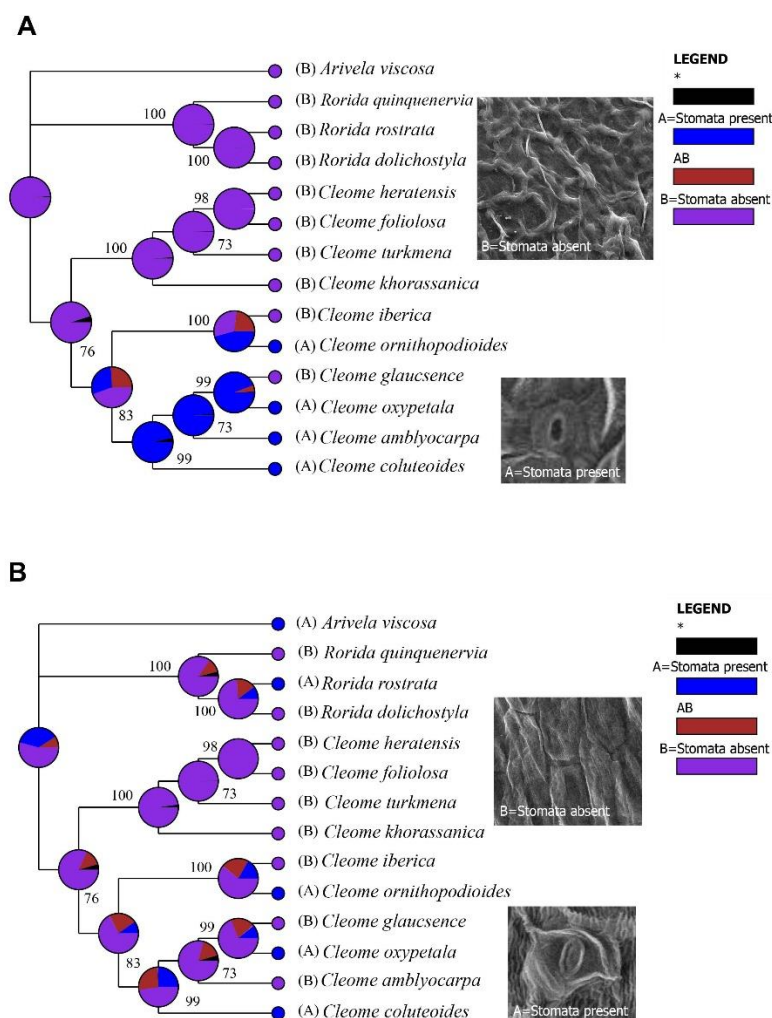
بر اساس شکل ۸، در سطح شکمی گلبرگ، فقدان روزنه با احتمال ۹۹/۱۶٪ به عنوان حالت اجدادی و روزنه‌داربودن با احتمال ۳۰/۰٪ به عنوان حالت اشتقاقی در نظر گرفته می‌شود (شکل ۸A). در سطح پشتی گلبرگ نیز فقدان روزنه با احتمال ۵۴/۱۴٪ حالت اجدادی را نشان می‌دهد، درحالی‌که روزنه‌داربودن با احتمال ۳۶/۶۴٪ به عنوان یک حالت اشتقاقی محسوب می‌شود (شکل ۸B).

بر اساس شکل ۷، در سطح شکمی گلبرگ، فقدان کرک با احتمال ۶۵/۴۹٪ به عنوان حالت اجدادی و کرک‌داربودن از نوع کرک غده‌ای با احتمال ۲۷/۴۸٪ به عنوان حالت اشتقاقی در نظر گرفته می‌شود (شکل 7A). در سطح پشتی گلبرگ نیز فقدان کرک با احتمال ۷۱/۹۲٪ حالت اجدادی را نشان می‌دهد، در حالی‌که کرک‌داربودن از نوع کرک غده‌ای با احتمال ۲۱/۷۸٪ یک حالت اشتقاقی محسوب می‌شود (شکل 7B).



شکل ۷- خروجی گرافیکی حاصل از آنالیز بازسازی حالات صفت نوع کرک در سطوح شکمی (7A)، و پشتی (7B) گلبرگ در دو سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. دامنه اجدادی (نیایی) گره‌ها به صورت نمودارهای دایره‌ای (Pie charts) و با کدهای رنگی در کنار هر درخت نمایش داده شده‌اند. برای اطلاع از حروف اختصاری، به جدول ۲ مراجعه کنید.

Figure 7- Graphical output of the ancestral state reconstruction analysis of trichome type on the ventral (6a) and dorsal (6b) petal surfaces in the two genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. The ancestral states of the nodes are shown as pie charts with color codes alongside each tree. For the abbreviations, see Table 2.



شکل ۸- خروجی گرافیکی حاصل از آنالیز بازسازی حالات صفت وجود یا عدم وجود روزنه در سطوح شکمی (AA)، و پشتی (AB) گلبرگ در دو سرده *Cleome* و *Rorida* در ایران. دامنه اجدادی (نیایی) گره‌ها به صورت نمودارهای دایره‌ای (Pie charts) و با کدهای رنگی در کنار هر درخت نمایش داده شده‌اند. برای اطلاع از حروف اختصاری، به جدول ۲ مراجعه کنید.

Figure 8- Graphical output of the ancestral state reconstruction analysis of the presence or absence of stomata on the ventral (8A) and dorsal (8B) petal surfaces in the two genera *Cleome* and *Rorida* in Iran. The ancestral states of the nodes are shown as pie charts with color codes alongside each tree. For the abbreviations, see Table 2.

بحث

Cleome و *Rorida* به صورت تترامر، کامل و دوجنسی هستند، اما از نظر اندازه و رنگ با یکدیگر تفاوت دارند (Eslami-Farouji et al., 2025). در پژوهش‌های پیشین نیز بر اهمیت ریخت‌شناسی گلبرگ تأکید شده است (Patchell et al., 2011). گلبرگ‌ها در سرده *Cleome* تقریباً هم‌اندازه هستند، حال آن‌که در *Rorida* دوشکلی هستند. همچنین، وجود زائده به همراه فلس بادبزنی‌شکل، صفتی منحصربه‌فرد برای *Rorida* محسوب می‌شود (Eslami-Farouji et al., 2025) در این پژوهش، بزرگ‌ترین گل در فنون شماره ۳ مشاهده شد، همچنین

تاکنون پژوهش‌های ریخت‌شناسی و ریزریخت‌شناسی متعددی برای تعیین حدود مرز آرایه‌شناختی گونه‌ها توسط پژوهشگران صورت پذیرفته است (Deylami Moezi et al., 2019; Akbarinejad et al., 2023; Akramifard et al., 2025). در پژوهش حاضر، برای نخستین بار گلبرگ‌های دو سرده *Cleome* و *Rorida* از نظر ریزریخت‌شناسی، تعیین حالات صفات، بررسی مهم‌ترین صفات تفکیک‌کننده در جداسازی سرده‌ها و نیز تعیین صفات احتمالی اجدادی و پیشرفته بر اساس آرایه‌ها مورد بررسی مورد پژوهش قرار گرفت. گل‌ها در سرده‌های

سلولی در حدود ۷۵ تا ۸۰ درصد از نهاندانگان مورد بررسی، تاکنون گزارش شده است (Christensen & Hansen, 1998). این سلول‌ها همچنین با تمرکز بیشتر رنگدانه‌ها، شدت رنگ گل را افزایش می‌دهد (Gorton & Vogelmann, 1996). پژوهش‌ها نشان دادند زنبورها ترجیح می‌دهند بر روی گل‌هایی با سلول‌های اپیدرمی مخروطی فرود آیند (Glover & Martin, 1998)، به‌ویژه در شرایطی که دسترسی به گل دشوارتر است؛ زیرا این سلول‌ها با افزایش چسبندگی سطح، امکان اتصال بهتر زنبور به گل را فراهم می‌کنند (Alcorn et al., 2012). افزایش چسبندگی سطح گلبرگ موجب کاهش انرژی مصرفی زنبور در طول فرآیند تغذیه می‌شود (Bailes & Glover 2018). علاوه بر این، کاهش قابلیت خیس‌شوندگی سطح گلبرگ توسط سلول‌های مخروطی، سازوکاری خودپاک‌کننده ایجاد می‌کند که از تجمع گردوغبار و ذرات مزاحم بر سطح گل جلوگیری کرده و جذابیت آن را برای گرده‌افشان‌ها حفظ می‌کند (Whitney et al., 2011). سلول‌های مخروطی با افزایش سطح گلبرگ، جذب نور و سطح تماس را افزایش می‌دهد (Argiropoulos et al., 2017)، در نتیجه، بر رویارویی گیاه با عوامل بیماری‌زا، آفات و همزیست‌ها تأثیر می‌گذارد (Whitney et al., 2009; Alcorn et al., 2012) و در بهبود سیگنال‌های دریافتی توسط گرده‌افشان‌ها نقش دارند (Costa et al., 2017). همچنین Costa et al. اشاره کردند که گرده‌افشانی در گل‌هایی با سلول‌های اپیدرمی مخروطی‌شکل از نوع ملیتوفیلی (melittophilous) است (Costa et al., 2017). در مقابل، گل‌هایی با سلول‌های اپیدرمی صاف توسط پرندگان گرده‌افشانی می‌شوند (Papiorek et al., 2014) و باد نیز می‌تواند در گرده‌افشانی این نوع گل‌ها نقش مؤثری ایفا نماید (Di Stilio et al., 2009). یکی از نکات جالب توجهی که سال‌ها قبل مورد بررسی قرار گرفته، این است که وجود سلول‌های مخروطی می‌تواند موجب افزایش دمای گلبرگ شود (Comba et

کوچک‌ترین گل در فنون ۲ یا Khorassanica گزارش شد (جدول ۳)، که مطابق با نتایج بررسی اخیر است (Eslami-Farouji et al., 2025). همچنین از دیدگاه ریزریخت‌شناسی، همه بافت‌ها و اندام‌های گیاهی دارای سلول‌های گوناگونی هستند (Xu et al., 2015)، که هر یک عملکرد ویژه‌ای دارند؛ به عنوان مثال، کارکرد سلول‌های اپیدرمی برگ، فتوسنتز است و اهمیت آرایه‌شناختی آن تاکنون در پژوهش‌های متعددی مورد بررسی قرار گرفته است (Nematolahi et al., 2024). بر اساس پژوهش Yang et al. در بعضی از گونه‌ها اندازه سلول‌های اپیدرمی سطح شکمی گلبرگ کوچک‌تر از سلول‌های اپیدرمی سطح پشتی است، که می‌تواند ناشی از تراکم بیشتر رنگدانه‌ها در سطح شکمی باشد (Yang et al., 2021). در مقابل، در برخی سرده‌ها مانند *Salvia*، اندازه سلول‌های اپیدرمی سطح شکمی بزرگ‌تر از سطح پشتی گزارش شده است (Yang et al., 2021)، و هر دو الگوی یادشده در دو سرده مورد بررسی مشاهده شد (شکل ۵). در مجموع، آرایش سلول‌های اپیدرمی در گلبرگ‌های نهاندانگان از تنوع بالایی برخوردار است (Yang et al., 2021). یکی از دلایل اصلی این تنوع وابستگی بسیاری از گل‌ها به جانوران، به ویژه حشرات برای گرده‌افشانی است. این رابطه به شکل‌گیری تنوع شگفت‌انگیزی در رنگ، رایحه و ریخت‌شناسی ماکروسکوپی و میکروسکوپی گل‌ها انجامیده است (Faegri & Van der Pijl, 1979). در مقیاس میکروسکوپی، شکل و آرایش برجستگی‌های ظریف سلول‌های اپیدرمی گلبرگ، نقش کلیدی در تعامل گل با عوامل گرده‌افشان ایفا می‌کند. برای نمونه، سلول‌های اپیدرمی مخروطی‌شکل گلبرگ، با افزایش چسبندگی سطحی، کارایی گرده‌افشانی توسط زنبورها را بهبود می‌بخشند و نرخ موفقیت آن را تحت تأثیر قرار می‌دهد (Bailes & Glover, 2018). در واقع، سلول‌های اپیدرمی مخروطی‌شکل در گلبرگ‌ها، یکی از اشکال تخصص‌یافته سلولی مؤثر در تعامل گل با گرده‌افشان‌ها است. این الگوی

(Farouji) در مقاله تبارزایشی اخیر است (Eslami-Farouji et al., 2025). به عبارت دیگر، براساس نتایج‌های حاصله، دو گونه *C. iberica* و *C. ornithopodioides* در یک تبار (lineage I) قرار گرفته‌اند؛ اما در پژوهش حاضر، این دو گونه در فنون ۳ و در میان سایر گونه‌های lineage II قرار گرفته‌اند. این امر بیانگر شباهت ریختی میان این گونه‌ها و نیز کارایی احتمالی این صفات در تفکیک گونه‌های مورد بررسی است. در این راستا، اهمیت ریزریخت‌شناسی گلبرگ در مرزبندی آرایه‌ها توسط برخی پژوهشگران در نظر گرفته شده است (Piwowarczyk et al., 2016, Song et al., 2020). با توجه به تنوع قابل مشاهده صفات در آرایه‌های مختلف، آگاهی از روند تکامل صفات ریختی اهمیت فراوانی دارد. بر اساس بازسازی حالات صفات در گونه‌های مورد بررسی، وجود سلول‌های مخروطی شکل (شکل ۶) در گلبرگ‌ها می‌تواند به عنوان صفتی اشتقاقی تفسیر شود که این یافته با دیدگاه برخی پژوهشگران هم‌راستا است (Whitney et al., 2009). پژوهش‌های گوناگون به نقش ژن‌هایی نظیر *MIXTA*، *mybph1* و *CYCLOIDEA 2*، در تشکیل سلول‌های مخروطی در گلبرگ‌ها اشاره کرده‌اند (Feng et al., 2006). بر اساس نمونه‌های مورد بررسی در شکل ۶، شیارداربودن سطح سلول‌ها احتمالاً به عنوان صفتی اجدادی محسوب می‌شود. بر اساس پژوهش‌های پیشین، وجود شیارها نقش مهمی در جذب گرده‌افشان‌ها ایفا می‌کند (Dafni et al., 1997) و همچنین موجب تقویت بافت‌های ضعیف گلبرگ‌ها می‌شود (Argiropoulos & Rhizopoulou, 2012). بر اساس نتایج حاصل از محدوده آرایه‌های بررسی شده، فقدان کرک می‌تواند به عنوان صفتی اجدادی و وجود کرک به عنوان صفتی پیشرفته و اشتقاقی تفسیر شود (شکل ۷). این الگو توسط یافته‌های برخی پژوهشگران حمایت شده است (Huang et al., 2016). با وجود این، برخی پژوهشگران بر این باورند که وجود یا عدم وجود کرک در سطح اندام‌های مختلف گیاهان، متأثر از شرایط زیستی و غیرزیستی محیط بوده و تحت تأثیر آن‌ها

(al., 2000) و از این طریق، تمایل حشره به بازدید و گرده‌افشانی گل افزایش می‌یابد. از دیدگاه آرایه‌شناختی، نتایج پژوهش حاضر، از مرزبندی تاکسونومیک گونه‌ها حمایت و مشابه با نتایج پژوهش‌های قبلی است. در مواردی همچون گونه *Cleome noeana*، بررسی‌های بیشتری مورد نیاز است. براساس منابع معتبر مانند POWO، *Cleome noeana* مترادف با *Cleome fimbriata* در نظر گرفته شده است. به هر حال، نتایج پژوهش پیشین (Eslami-Farouji et al., 2025)، از جدایی این دو گونه حمایت می‌کند و نزدیکی این گونه به *R. quinquenervia* بر اساس مقاله‌های اخیر (Thulin & Roalson, 2017; Saunders et al., 2024) نیز تأیید شده است. همچنین، با توجه به اینکه جمعیت‌های مختلف گونه *C. noeana* در پژوهش Saunders et al. (2024) در یک کلاد مشخص قرار نگرفتند، انجام پژوهش‌های ریخت‌شناسی عمیق‌تر بر روی این آرایه ضروری به نظر می‌رسد. در واقع تاکسونومی عددی در صورت انتخاب صفات آپومورف و حذف صفات پلزیومورف، می‌تواند نقش مؤثری در مرزبندی آرایه‌ها ایفا نماید. همان گونه که در بخش نتایج مشاهده شد، درخت حاصل از آنالیز UPGMA و نمودار PCoA شباهت قابل توجهی با نتایج پژوهش‌های اخیر دارد (Thulin & Roalson, 2017; Saunders et al., 2024; Eslami-Farouji et al. 2025) که می‌تواند علتی بر صحت نتایج حاصل از ارزیابی خوشه‌بندی باشد. بر این اساس، صفات کیفی شامل روزنه، کرک، شکل سلول و شکل دیواره آنتی کلینال، به همراه صفات کمی طول و پهنای گلبرگ و مساحت سلول‌های گلبرگ، در چهارچوب نمونه‌های مورد بررسی، از صفات مؤثر در تفکیک آرایه‌ها به نظر می‌رسند. در این میان، این ویژگی‌ها می‌توانند به عنوان صفات آپومورف احتمالی در جدایی دو سرده *Cleome* و *Rorida* مطرح باشند. فنون ۳ در پژوهش حاضر، معادل lineage II و lineage III (بخشی از کلاد II، سکشن‌های *Coluteoides* و A.R. Khosravi & A. Eslami-Farouji *Ornithopodioides* A.R. Khosravi & A. Eslami-

Rorida برای نخستین بار در ایران بررسی شد. نتایج حاصل، اطلاعات ارزشمندی درباره صفات گلبرگ‌ها در مقیاس میکروسکوپی فراهم آورد و امکان تفسیر حالات صفات اجدادی را در چهارچوب آرایه‌های بررسی‌شده فراهم ساخت. همچنین، صفات گلبرگ در سطح نمونه‌های بررسی‌شده کارایی مناسبی در جداسازی دو سرده نشان داد. لازم به ذکر است که با توجه به بررسی دو سرده در سطح ایران و کمبود نمونه در برخی از گونه‌های مورد پژوهش، تفسیر نتایج این پژوهش محدود به داده‌های موجود خواهد بود. بنابراین به منظور تأیید و تعمیم دقیق یافته‌ها، پژوهش‌های گسترده در مقیاس جهانی ضروری به نظر می‌رسد. این نتایج می‌تواند مبنایی برای پژوهش‌های آینده در زمینه نقش صفات ریزریخت‌شناسی گلبرگ و ژن‌های کنترل‌کننده آن‌ها در آرایه‌شناسی، تقویت جایگاه این صفت در تعیین مرز گونه‌ها و تکامل این گروه فراهم نماید.

سپاسگزاری:

از دانشگاه شیراز به علت فراهم‌سازی منابع مالی این مطالعه کمال سپاسگزاری را دارم.

References

- Akbarinejad, B., Ghahremaninejad, F., Bidarlord, M., Riahi, M., & Hoseini, E. (2023). Taxonomic investigation of some Iranian *Myosotis* L. species (Boraginaceae) by using the calyx and nut traits. *Journal of Biological sciences*, 15(2), 51-66. <https://doi.org/10.22108/ijpb.2024.138560.1331> [In Persian]
- Akramifard, S., Afsharzadeh, S., & Akhavan Roofgar, A. (2025). Micromorphological study of epidermis and stomata in some *Stachys* L. species (Lamiaceae) from Iran. *Journal of Biological Sciences*, 16(62), 49-58. <https://doi.org/10.22108/IJPB.2025.144905.1405>
- Argiropoulos, A., & Rhizopoulou, S. (2012). Topography and nanosculpture of petals' surfaces of short-lived flowers of the wild species *Cistus creticus*, *Cistus salviifolius*, *Eruca sativa* and *Sinapis arvensis*.

شکل می‌گیرد (Wang et al., 2021). درمورد روزنه‌ها، بر اساس جدیدترین یافته‌ها، فراوانی روزنه‌ها در سطح تحتانی گلبرگ بیشتر گزارش شده است (Gong et al., 2025) که الگوی مشابهی در پژوهش حاضر نیز مشاهده شد (جدول ۲). اکتساب روزنه یکی از نوآوری‌های کلیدی در فرآیند تکامل گیاهان به شمار می‌رود که امکان استقرار آن‌ها در محیط‌های خشکی را فراهم کرده است (Clark et al., 2022). این ساختارها ماهیتی باستانی دارند و در همه دودمان‌های گیاهان خشکی‌زی مشاهده می‌شوند؛ از این‌رو، فقدان روزنه در برخی گیاهان احتمالاً بازتابی از ازدست دادن ثانویه (secondary loss) این صفت در نظر گرفته می‌شود (Clark et al., 2022).

جمع‌بندی:

با توجه به کمبود اطلاعات موجود درباره ریزریخت‌شناسی گلبرگ‌ها در آرایه‌های مختلف، پژوهش دقیق این صفات ضروری به نظر می‌رسد. در این پژوهش، ریزریخت‌شناسی سطوح شکمی و پشتی گلبرگ‌ها در دو سرده *Cleome* و

Botanical Studies, 53(4).
<https://ejournal.sinica.edu.tw/bbas/content/2012/4/Bot534-07.pdf>

- Argiropoulos, A., Spanakis, E., & Rhizopoulou, S. (2017). Functional micromorphology of petals of *Chaenomeles Japonica* exposed to humid and cold season. *Acta Physiology Plant*, 39, 246. <https://doi.org/10.1007/S11738-017-2542-2>
- Akçin, O. E. (2009). Micromorphological and anatomical studies on petals of 11 Turkish *Onosma* L. (Boraginaceae) taxa. *Bangladesh Journal of Plant Taxonomy*, 16(2), 157-164. <https://doi.org/10.3329/bjpt.v16i2.3928>
- Alcorn, K., Whitney, H., & Glover, B. (2012). Flower movement increases pollinator preference for flowers with better grip. *Functional Ecology*, 26(4), 941-947.

<https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2012.02009.x>

<https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00580.x>

- Bailes, E. J., & Glover, B. J. (2018). Intraspecific variation in the petal epidermal cell morphology of *Vicia faba* L. (Fabaceae). *Flora*, 244, 29-36. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2018.06.005>
- Barone Lumaga, M. R., Pellegrino, G., Bellusci, F., Perrotta, E., Perrotta, I. D. A., & Musacchio, A. (2012). Comparative floral micromorphology in four sympatric species of *Serapias* (Orchidaceae). *Botanical Journal of the Linnean Society*, 169(4), 714-724. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8339.2012.01253.x>
- Barthlott, W. (1990). Scanning electron microscopy of the epidermal surface in plants. In D. Claugher (Ed.), *Scanning electron microscopy in taxonomy and functional morphology* (pp. 69-94). Clarendon Press, Oxford. <https://www.scrip.org/reference/reference-spapers?referenceid=2215535>
- Bayat, S., Schranz, M. E., Roalson, E. H., & Hall, J. C. (2018). Lessons from Cleomaceae, the sister of crucifers. *Trends in Plant Science*, 23(9), 808-821. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2018.06.010>
- Christensen, K. I., & Hansen, H. V. (1998). SEM-studies of epidermal patterns of petals in the angiosperms. *Opera Botanica*, 135, 5-87. <https://B2n.ir/xn7589>
- Chwil, M. (2011). Micromorphology and anatomy of the floral elements of *Tradescantia andersoniana* W. Ludw. Rohweder. *Acta Agrobotanica*, 64(2). <https://bibliotekanauki.pl/articles/27430>
- Clark, J. W., Harris, B. J., Hetherington, A. J., Hurtado-Castano, N., Brench, R. A., Casson, S., Williams, T. A., Gray, J. E., & Hetherington, A. M. (2022). The origin and evolution of stomata. *Current Biology*, 32(11), R539-R553. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2022.04.040>
- Comba, L., Corbet, S. A., Hunt, H., Outram, S., Parker, J. S., & Glover, B. J. (2000). The role of genes influencing the corolla in pollination of *Antirrhinum majus*. *Plant, Cell and Environment*, 23(6), 639-647. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00580.x>
- Costa, V. B. S., Pimentel, R. M. M., Chagas, M. G. S., Alves, G. D., & Castro, C. C. (2017). Petal micromorphology and its relationship to pollination. *Plant Biology*, 19(2), 115-122. <https://doi.org/10.1111/plb.12523>
- Dafni, A., Lehrer, M., & Kevan, P. G. (1997). Spatial flower parameters and insect spatial vision. *Biological Reviews*, 72(2), 239-282. <https://doi.org/10.1111/j.1469-185X.1997.tb00014.xDigital>
- Deylami Moezi, A., Beygom Faghir, M., & Shavun Shahi, R. (2019). Flower and fruit micro-macro morphological characters of the genus *Sanguisorba* L. (Rosaceae) from Iran. *Journal of Biological Sciences*, 10(4), 53-68. <https://doi.org/10.22108/ijpb.2018.10917.2.1073> [In Persian]
- Di Stilio, V. S., Martin, C., Schulfer, A. F., & Connelly, C. F. (2009). An ortholog of MIXTA-like2 controls epidermal cell shape in flowers of *Thalictrum*. *New Phytologist*, 183(3), 718-728. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2009.02945.x>
- Eslami-Farouji, A., Khosravi, A. R., Çetin, Ö., & Mohsenzadeh, S. (2025). Unmasking the phylogenetic topology of southwest Asian Cleomes (Cleomaceae) as a precursor to taxonomic delimitation: insights into main lineages and important morphological characteristics. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 72(2), 2157-2184. <https://doi.org/10.1007/s10722-024-02089-x>
- Faegri, K., & Van der Pijl, L. (1979). *The Principles of Pollination Ecology* (3rd rev ed.). Pergamon Press, Oxford. <https://doi.org/10.1016/B978-0-08-023160-0.50020-7>
- Feng, X., Zhao, Z., Tian, Z., Xu, S., Luo, Y., Cai, Z., Wang, Y., Yang, J., Wang, Z., Weng, L., & Chen, J. (2006). Control of petal shape and floral zygomorphy in *Lotus japonicus*. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(13), 4970-4975. <https://doi.org/10.1073/pnas.0600681103>

- Glover, B. J., & Martin, C. (1998). The role of petal cell shape and pigmentation in pollination success in *Antirrhinum majus*. *Heredity*, 80(6), 778-784.
<https://doi.org/10.1046/j.1365-2540.1998.00345.x>
- Gong, L., Hua, Y., Su, Y. Y., Zhang, B., Yao, L. T., Alharbi, B. M., & Hasan, M. M. (2025). Petal stomata of *Hemerocallis citrina* Baroni are sensitive to abscisic acid. *Frontiers in Plant Science*, 16, 1570821.
<https://doi.org/10.3389/fpls.2025.1570821>
- Gorton, H. L., & Vogelmann, T. C. (1996). Effects of epidermal cell shape and pigmentation on optical properties of *Antirrhinum* petals at visible and ultraviolet wavelengths. *Plant Physiology*, 112(3), 879-888.
<https://doi.org/10.1104/pp.112.3.879>
- Hammer, Ø., Harper, D. A. T., & Ryan, P. D. (2001). PAST: paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica*, 4(1), 9. https://palaeo-electronica.org/2001_1/past/past.pdf
- Hassan, R. A., Erian, N. S., Yousof, A. M., Abdel-Fattah, S. M., & Zayed, B. A. (2022). Antifungal activity effect of methanolic extracts of *Myrrha* and *Samwah*. *Journal of Agricultural Chemistry and Biotechnology*, 13(6), 55-58.
<https://doi.org/10.21608/jacb.2022.138111.1024>
- Heywood, V. H., Brummitt, R. K., Culham, A., & Seberg, O. (2007). *Flowering plant families of the world*. The Royal Botanic Gardens. <https://B2n.ir/hb2368>
- Huang, C. H., Sun, R., Hu, Y., Zeng, L., Zhang, N., Cai, L., Zhang, Q., Koch, M. A., Al-Shehbaz, I., Edger, P. P., Pires, J. C., & Ma, H. (2016). Resolution of Brassicaceae phylogeny using nuclear genes uncovers nested radiations and supports convergent morphological evolution. *Molecular Biology and Evolution*, 33(2), 394-412.
<https://doi.org/10.1093/molbev/msv226>
- Iltis, H. H., & Cochrane, T. S. (2014). Studies in the Cleomaceae VI: a new genus and sixteen new combinations for the Flora Mesoamericana. *Novon*, 51-58.
<https://doi.org/10.3417/2013017>
- Joshi, T., Kumar, N., & Kothiyal, P. (2015). A review on *Cleome viscosa*: an endogenous herb of Uttarakhand. *International Journal of Pharma Research and Review*, 4(7), 25-31. <https://B2n.ir/zd7374>
- Khosravi, A. R., & Eslami-Farouji, A. (2026). Molecular and Morphological evidence support the delimitation of a new genus, *Hafezia* gen. nov. in Arabidaceae (Brassicaceae). *Molecular Biology Research Communications (MBRC)*, 15(2), 117-130.
<https://doi.org/10.22099/mbrc.2025.54085.2198>
- Khuntia, A., Martorell, M., Ilango, K., Bungau, S. G., Radu, A. F., Behl, T., & Sharifi-Rad, J. (2022). Theoretical evaluation of *Cleome* species' bioactive compounds and therapeutic potential: A literature review. *Biomedicine & Pharmacotherapy*, 151, 113161.
<https://doi.org/10.1016/j.biopha.2022.113161>
- Kim, K. H., Oak M. K., & Song, J. H. (2024). Petal epidermal micromorphology of Korean *Peucedanum* L. species (Apiaceae) and its systematic significance. *Journal of Asia-Pacific Biodiversity*, 17, 532-540.
<https://doi.org/10.1016/j.japb.2024.04.003>
- Kong, M. J., & Hong, S. P. (2018). The taxonomic consideration of floral morphology in the *Persicaria* sect. *Cephalophilon* (Polygonaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 48(3), 185-194.
<https://doi.org/10.11110/kjpt.2018.48.3.185>
- Koteyeva, N. K., Voznesenskaya, E. V., Roalson, E. H., & Edwards, G. E. (2011). Diversity in forms of C4 in the genus *Cleome* (Cleomaceae). *Annals of Botany*, 107(2), 269-283.
<https://doi.org/10.1093/aob/mcq239>
- Mabry, M. E., Abrahams, R. S., Al-Shehbaz, I. A., Baker, W. J., Barak, S., Barker, M. S., Barrett, R. L., Beric, A., Bhattacharya, S., Carey, S. B., & Harkess, A. E. (2024). Complementing model species with model clades. *The Plant Cell*, 36(5), 1205-1226.
<https://doi.org/10.1093/plcell/koad260>

- MedCalc Software Ltd. (2005-2020). Digimizer (Version 6.3) [Computer software]. <https://www.digimizer.com/>
- Messina, A. (2020). Cleomaceae. In P. G. Kodala (Ed.), *Flora of Australia. Australian Biological Resources Study*. Department of Agriculture, Water and the Environment. <https://profiles.ala.org.au/opus/foa/profile/Cleomaceae>
- Millner, H. J., & Baldwin, T. C. (2016). Floral micromorphology of the genus *Restrepia* (Orchidaceae) and the potential consequences for pollination. *Flora-Morphology, Distribution, Functional Ecology of Plants*, 225, 10-19. <https://doi.org/10.1016/j.flora.2016.09.007>
- Moon, H. K., & Hong, S. P. (2004). The taxonomic consideration of petal and sepal micromorphology in *Lycopus* L. (Menthae-Lamiaceae). *Korean Journal of Plant Taxonomy*, 34(4). <https://doi.org/10.11110/kjpt.2004.34.4.273>
- Nematollahi, A., Fard, F. R., Saharkhiz, M. J., Khosravi, A. R., Kavooosi, G., Naddaf, F., Karami, A. & Eslami-Farouji, A. (2024). Morphological and phytochemical diversities among Persian poppy (*Papaver bracteatum*) populations in Iran. *Industrial Crops and Products*, 210, 118192. <https://www.sciencedirect.com/science/article/pii/S0926669024001729>
- Nikolov, L. A., Shushkov, P., Nevado, B., Gan, X., Al-Shehbaz, I. A., Filatov, D., Bailey, C. D., & Tsiantis, M. (2019). Resolving the backbone of the Brassicaceae phylogeny for investigating trait diversity. *New Phytologist*, 222(3), 1638-1651. <https://doi.org/10.1111/nph.15732>
- Ojeda, I., Francisco-Ortega, J., & Cronk, Q. C. (2009). Evolution of petal epidermal micromorphology in Leguminosae and its use as a marker of petal identity. *Annals of Botany*, 104(6), 1099-1110. <https://doi.org/10.1093/aob/mcp211>
- Ojeda, I., Santos-Guerra, A., Caujapé-Castells, J., Jaén-Molina, R., Marrero, A., & Cronk, Q. (2012). Comparative micromorphology of petals in *Macaronesian lotus* (Leguminosae) reveals a loss of papillose conical cells during the evolution of bird pollination. *International Journal of Plant Sciences*, 173(4), 365-374. <https://doi.org/10.1086/664713>
- Ojeda, D. I., Valido, A., Fernández de Castro, A. G., Ortega-Olivencia, A., Fuertes-Aguilar, J., Carvalho, J. A., & Santos-Guerra, A. (2016). Pollinator shifts drive petal epidermal evolution on the Macaronesian Islands bird-flowered species. *Biology Letters*, 12(4), 20160022. <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0022>
- Papiorek, S., Junker, R. R., & Lunau, K. (2014). Gloss, colour and grip: multifunctional epidermal cell shapes in bee and bird-pollinated flowers. *Plos One*, 9(11), e112013. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0112013>
- Parma, D. F., Vaz, M. G., Falquetto, P., Silva, J. C., Clarindo, W. R., Westhoff, P., van Velzen, R., Schlüter, U., Araújo, W. L., Schranz, M. E. & Nunes-Nesi, A. (2022). New insights into the evolution of C4 photosynthesis offered by the *Tarenaya* cluster of Cleomaceae. *Frontiers in Plant Science*, 12, 756505. <https://doi.org/10.3389/fpls.2021.756505>
- Patchell, M. J., Bolton, M. C., Mankowski, P., & Hall, J. C. (2011). Comparative floral development in Cleomaceae reveals two distinct pathways leading to monosymmetry. *International Journal of Plant Sciences*, 172(3), 352-365. <https://doi.org/10.1086/658158>
- Pax, F., & Hoffmann, K. (1936). Capparidaceae. In A. Engler, K. Prantl (Eds.), *Die natürlichen Pflanzenfamilien* (pp. 146-223). W. Engelmann, Leipzig. www.biodiversitylibrary.org/bibliography/4635
- Piwowarczyk, R., Carlón, L., Kasińska, J., Tofil, S., & Furmańczyk, P. (2016). Micromorphological intraspecific differentiation of nectar guides and landing platform for pollinators in the Iberian parasitic plant *Cistanche phelypaea* (Orobanchaceae). *Botany Letters*, 163(1), 47-55. <https://doi.org/10.1080/12538078.2015.1124287>

- Piwowarczyk, R., & Kasinska, J. (2017). Petal epidermal micromorphology in holoparasitic Orobanchaceae and its significance for systematics and pollination ecology. *Australian Systematic Botany*, 30(1), 48-63. <https://doi.org/10.1071/SB16028>
- POWO, *Plants of the World Online* (2026 February 1). <https://powo.science.kew.org/Retrieved032026>
- Saunders, T. C., Larridon, I., Baker, W. J., Barrett, R. L., Forest, F., Franoso, E., Maurin, O., Rokni, S., & Roalson, E. H. (2024). Tangled webs and spider- flowers: phylogenomics, biogeography, and seed morphology inform the evolutionary history of Cleomaceae. *American Journal of Botany*, 111(9), e16399. <https://doi.org/10.1002/ajb2.16399>
- Song, J. H., Roh, H. S., & Hong, S. P. (2020). Petal micromorphology and its systematic implications in Rosaceae tribe Spiraeae. *Brittonia*, 72(2), 111-122. <https://doi.org/10.1007/s12228-020-09609-w>
- Tamura, K., Stecher, G., & Kumar, S. (2021). MEGA11: Molecular evolutionary genetics analysis version 11. *Molecular Biology and Evolution*, 38(7), 3022-3027. <https://doi.org/10.1093/molbev/msab120>
- Thulin, M., & Roalson, E. H. (2017). Resurrection of the Genus *Rorida* (Cleomaceae), a distinctive old world segregate of *Cleome*. *Systematic Botany*, 42(3), 569-577. <https://doi.org/10.1600/036364417X695989>
- Trifinopoulos, J., Nguyen, L. T., von Haeseler, A., & Minh, B. Q. (2016). W-Iq-Tree: a fast online phylogenetic tool for maximum likelihood analysis. *Nucleic Acids Research*, 44, W232-W235. <https://pubmed.ncbi.nlm.nih.gov/27084950/>
- Wang, Q. J., Yan, X. L., Zhao, L., Zhang, X. H., & Ren, Y. (2018). Comparative studies on petals structure, micromorphology and ultrastructure in two species of *Stephania* (Menispermaceae). *Plant Systematics and Evolution*, 304(8), 911-921. <https://doi.org/10.1007/s00606-018-1522-3>
- Wang, X., Shen, C., Meng, P., Tan, G., & Lv, L. (2021). Analysis and review of trichomes in plants. *BMC Plant Biology*, 21(1), 70. <https://doi.org/10.1186/s12870-021-02840-x>
- Whitney, H. M., Chittka, L., Bruce, T. J., & Glover, B. J. (2009). Conical epidermal cells allow bees to grip flowers and increase foraging efficiency. *Current Biology*, 19(11), 948-953. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2009.04.051>
- Whitney, H. M., Poetes, R., Steiner, U., Chittka, L., & Glover, B. J. (2011). Determining the contribution of epidermal cell shape to petal wettability using isogenic *Antirrhinum* lines. *Plos One*, 6(3), e17576. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017576>
- Xu, X. Y., Zhang, F. J., & Guo, X. M. (2015). *Botany*. China Agricultural Science and Technology Press, Beijing, 9. <https://B2n.ir/kq8139>
- Yang, S., Wu, D., Wang, H., Liu, W., Zhou, D., & Du, F. (2021). Biodiversity of the micromorphologies of the petal epidermis of angiosperms & their scientific aesthetics, Quasi-Geometry. *American Journal of Plant Sciences*, 12, 1051-1058. <https://doi.org/10.4236/ajps.2021.127073>
- Yu, Y., Blair, C., & He, X. (2020). RASP 4: ancestral state reconstruction tool for multiple genes and characters. *Molecular Biology and Evolution*, 37(2), 604-606. <https://doi.org/10.1093/molbev/msz257>
- Žarković, L. D., Stanković, S. S., Veljić, M. M., Marin, P. D., & Džamić, A. M. (2021). Flower micromorphology of eight wild- growing *Rosa* species (Rosaceae) from Serbia. *Biologia*, 77, 351-359. <https://doi.org/10.1007/s11756-021-00948-x>