

<https://tbj.ui.ac.ir/?lang=en>

Taxonomy and Biosystematics

E-ISSN: 2322-2190

Document Type: Research Paper

Vol. 14, Issue 1, No.50, Spring 2022, P:1

Received: 11/04/2022 Accepted: 21/05/2022

An Overview of the Evolution of the Genus *Astragalus* (Fabaceae) in the Old World

Ali Asghar Maassoumi

Professor, Botany Research Division, Research Institute of Forests & Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran
maassoumi@yahoo.com

Parvaneh Ashouri

Assistant Professor, Rangeland Research Division, Research Institute of Forests & Rangelands, Agricultural Research, Education and Extension Organization (AREEO), Tehran, Iran
ashouri@rifr-ac.ir

Farzaneh Khajoei Nasab

Ph. D. Graduate of Plant Systematics, Department of Plant Sciences and Biotechnology, Faculty of Life Sciences and Biotechnology, Shahid Beheshti University, Tehran, Iran
f_khajoei@sbu.ac.ir

Abstract

The present study investigated the trend of divergence and fragmentation of different sections of *Astragalus* in the Old World. *Astragalus* species are divided into three groups: primitive, intermediate, and advanced based on previous research and the distribution maps of each of these groups in the Old World were presented. The primitive group consisted of herbaceous sections with simple hairs and an old drought-tolerant section with woody stems and bifurcating hairs, which were densely distributed in Asia and Africa and scattered in Europe. The intermediate group, with thorny cushion shapes, was often scattered in the Zagros and Alborz mountains, mountainous regions of Turkey, Lebanon, and Jordan, and extended from the east to Afghanistan, the Hindu Kush, and the southern parts of the Himalayas. The results of the study showed that the distribution pattern of the advanced group was very heterogeneous and its pattern was consistent with the primitive group. The simple hair sections were scattered below 35 degrees north latitude and the bifurcated hairs sections were more frequently distributed above 35 degrees north latitude. Annual *Astragalus* species were heterogeneously distributed in all three main groups. In all three groups, parallel evolution took place at the level of sections and species. At each point of distribution, their number had a limited distribution. In addition, some species achieved non-genetic diversity by functional or regulatory genetic, hereditary or structural mechanisms and created distinct species that adapted in nature to the ecological conditions of the same areas and continued to regenerate with even more distributions.

Key words: Plant Evolution, *Astragalus*, Section, Primitive, Intermediate, Advanced.

*Corresponding author

Maassoumi, A. A., Ashouri, P. & Khajoei Nasab, F. (2021). An Overview of the Evolution of the Genus *Astragalus* (Fabaceae) in the Old World. *Taxonomy and Biosystematics*, 14(1), 1-24.



2322-2190 / © 2022

This is an open access article under the BY-NC-ND/4.0/ License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).



<http://dx.doi.org/10.22108/TBJ.2022.133218.1196>



<https://dorl.net/dor/20.1001.1.20088906.1401.14.1.1.2>

تاکسونومی و بیوسیستماتیک، سال چهاردهم، شماره پنجاهم، بهار ۱۴۰۱، ص ۱-۲۴

نوع مقاله: پژوهشی

پذیرش نهایی: ۱۴۰۱/۰۲/۳۱

دریافت مقاله: ۱۴۰۱/۰۱/۲۲

مروری بر روند تکامل سرده گون (باقلاییان) در دنیای قدیم

علی اصغر معصومی، استاد پژوهشی، بخش تحقیقات گیاه‌شناسی، مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج

کشاورزی، تهران، ایران

maassoumi@yahoo.com

پروانه عشوری، استادیار پژوهشی، بخش تحقیقات مرتع، مؤسسه تحقیقات جنگل‌ها و مراتع کشور، سازمان تحقیقات، آموزش و ترویج کشاورزی، تهران،

ایران

ashouri@rifr-ac.ir

فرزانه خواجهویی نسب*، دانش‌آموخته دکتری بیوسیستماتیک گیاهی، گروه علوم و زیست‌فناوری گیاهی، دانشکده علوم و فناوری زیستی، دانشگاه شهید

بهشتی، تهران، ایران

f_khajoee@sbu.ac.ir

چکیده

در این پژوهش، روند واگرایی و انشقاق بخش‌های مختلف سرده گون در دنیای قدیم بررسی شده است. با بررسی مطالعات پیشین، گونه‌های گون به سه گروه ابتدایی، حد واسط و پیشرفته تقسیم می‌شود. نقشه‌های پراکنش هریک از این گروه‌ها در دنیای قدیم ارائه شده است. گروه ابتدایی به‌طور عمده شامل بخش‌های علفی کرک ساده و یک بخش خشکی‌پسند قدیمی با ساقه چوبی و کرک دوشاخه‌ای است. این گروه در دو قاره آسیا و آفریقا و به‌طور پراکنده در قاره اروپا انتشار دارد. گروه حد واسط، با اشکال بالشتکی خاردار اغلب در رشته‌کوه‌های زاگرس و البرز و مناطق کوهستانی ترکیه، لبنان و اردن پراکنده است؛ همچنین از طرف شرق به افغانستان، هندوکش و قسمت‌های جنوبی هیمالیا گسترش دارد. گروه پیشرفته، دارای الگوی انتشار بسیار نامتجانسی است و قلمروی انتشار آن با گروه ابتدایی همخوانی دارد. بخش‌های کرک ساده اغلب در پایین ۳۵ درجه عرض شمالی و بخش‌های کرک دوشاخه با فراوانی بیشتر در بالای ۳۵ درجه عرض شمالی پراکنده است. گونه‌های یک‌ساله به‌صورت نامتجانس در هر سه گروه اصلی پراکنده است. در هر سه گروه، تکامل موازی در سطح بخش‌ها و گونه‌ها صورت گرفته است، در هر نقطه پراکنش، تعدادی از آنها انتشار محدود دارند و نیز برخی گونه‌ها با مکانیسم ژنتیک عملکردی (تنظیمی) و وراثتی (ساختاری) به تنوع غیر ژنتیکی دست یافته و گونه‌های مجزا را به وجود آورده‌اند؛ به طوری که در طبیعت با شرایط بوم‌شناختی همان مناطق سازش یافته‌اند و به تجدید حیات و انتشار خود ادامه می‌دهند.

واژه‌های کلیدی: تکامل گیاهان، گون، بخش‌های ابتدایی، حد واسط، پیشرفته.

* مسئول مکاتبات

معصومی، علی اصغر، عشوری، پروانه. و خواجهویی نسب، فرزانه. (۱۴۰۱). مروری بر روند تکامل سرده گون (باقلاییان) در دنیای قدیم. تاکسونومی و بیوسیستماتیک،

۱۴(۵۰)، ۱-۲۴.



2322-2190 / © 2022

This is an open access article under the BY-NC-ND/4.0/ License (<https://creativecommons.org/licenses/by-nc-nd/4.0/>).



<http://dx.doi.org/10.22108/TBJ.2022.133218.1196>



<https://dorl.net/dor/20.1001.1.20088906.1401.14.1.1.2>

مقدمه

با پیدایش زمین و شکل‌گیری حیات روی آن، تحولات عمیقی از جمله گرم شدن زمین، یخچال‌زایی و تکتونیک (کوهزایی) سبب تغییرات شگرفی در پیدایش و انقراض گونه‌ها در جوامع گیاهی شده و منشأیابی آنها را بسیار مشکل‌تر کرده است. با کاربست تبارزایی مولکولی و جغرافیای زیستی تا حدی این مهم میسر شده است؛ ولی از نظر تکامل گیاهان، با وجود نظریه پردازی‌های متعدد، همچنان در هاله‌ای از ابهام

باقی مانده است. در سرده‌های گیاهی با گونه‌های محدود، پیشرفت‌های چشمگیری به وجود آمده است؛ به طوری که در بعضی سرده‌ها، واگرایی یا انشقاق گونه‌ها از یکدیگر روشن‌تر است و نیز مطالعه جغرافیای زیستی بعضی سرده‌ها نشان می‌دهد از طریق تنگه برینگ، در جایگاه پل خشکی بین دنیای قدیم و دنیای جدید، مهاجرت‌های گیاهی صورت گرفته است (Barneby, 1964) (شکل ۱).



شکل ۱- موقعیت تنگه برینگ در کره زمین (Aplaipe, 2021)

انتشار یافته است. صرف نظر از نظریه پردازی درباره گونه‌زایی بعضی سرده‌ها، در گون‌ها، تکامل و واگرایی از سرده خویشاوند *Oxytropis DC.* و نیز واگرایی بخشه‌های مربوط با مستندات علمی بیشتری همراه است؛ بنابراین برپایه همین مستندات، در این پژوهش، به روشنی تنوع، تکامل و الگوی پراکنش این سرده تحلیل شد. Barneby (۱۹۶۴) با مطالعه دقیق گون‌های دنیای

Astragalus L. با بیش از ۳۰۰۰ گونه در ۲۵۵ بخشه، بزرگ‌ترین سرده گیاهان گلدار (Maassoumi, 2020b, Maassoumi and Ashouri, 2022). این سرده در سرتاسر کره زمین به استثنای استرالیا و زلاندنو و مناطق قطبی انتشار دارد، همچنان مسیر تحول و تکامل خود را طی می‌کند و با انفجار گونه‌ای و انشقاق سریع به طور ناهمگون در دنیای قدیم و جدید

زوج‌شانه‌ای (برعکس گونه‌های دنیای قدیم)، با معضلات جدی در نظام رده‌بندی مواجه می‌شود. این موضوع بعداً با مطالعات تبارزایی مولکولی (Wojciechowski *et al.*, 1999) سبب پیشنهاد Neo-*Astragalus* می‌شود که امروزه داخل گون‌های دنیای قدیم جای گرفته است (نگارنده اول). Podlech (۱۹۸۲) تمام سعی خود را معطوف ساختار اشکال متنوع کرک‌های ساده و دوشاخه در گون‌ها می‌کند تا در نهایت، گون‌ها را که Bunge (۱۸۶۸ و ۱۸۶۹) در هشت زیرسرده طبقه‌بندی کرده بود به دو زیرسرده (*Astragalus* و *Bungex* *Cercidothrix*) تقلیل می‌دهد و گون‌های بالشتکی خاردار متعلق به زیرسرده *Tragacantha* Bunge را به صورت سرده Podlech *Astracantha* معرفی می‌کند (که بعداً مترادف می‌شود) (نگارنده اول). او مدعی است که گون‌های با کرک ساده در حرکتی پیش‌رونده و تکاملی، بدون وابستگی به یکدیگر و به طور موازی مسیرهای خود را طی می‌کنند و به طور قطع، کرک‌های دوشاخه‌ای نسبت به کرک‌های ساده باعث انحراف و تثبیت بخشه‌های خود می‌شوند و بیشتر به طرف مناطق شمالی نیم کره شمالی (بالای ۳۵ درجه عرض شمالی) حرکت می‌کنند (نگارنده اول) و کرک‌های ساده بیشتر به سمت مناطق پایین عرض ۳۵ درجه گسترش می‌یابند؛ همچنین یادآور می‌شود گیاهان بدون کرک به گروه گیاهان کرک ساده تعلق دارند مانند گونه‌های *A. remotijugus*, *aegobromus* Boiss. & Hohen. *A. Podlech* & Maassoumi و Boiss. & hohen. *indistinctus* (نگارنده اول). گفتنی است که گونه‌های کرک ساده هرگز کرک دوشاخه نداشته‌اند؛ ولی

جدید و شناخت نسبی گون‌های دنیای قدیم، پیشنهاد می‌کند گون‌های دنیای قدیم از طریق پل خشکی قاره‌ها به دنیای جدید منتقل شده‌اند و بیان می‌کند گون‌های دنیای جدید خویشاوند گون‌های دنیای قدیم هستند. Podlech (۱۹۸۲) با بررسی منابع موجود و در فقدان کامل اطلاعات مولکولی، به صورتی رمزآلود بسیاری از رازهای سر به مهر درباره تکامل گون‌ها را به زیبایی تشریح می‌کند. او معتقد است، سرده‌های *Swainsonia* Salisb. و *Lessertia* DC. قبیله *Coluteae* (Moghaddam *et al.*, 2017) که در نیم کره جنوبی پراکنش دارند، دودمان اصلی *Astragalus* L. هستند و به تدریج به تغییرات و دگرگونی‌های تکاملی بر حسب شرایط محیطی تن داده و باعث بروز تفاوت‌هایی شده‌اند که سرانجام سبب پیدایش چندین گونه شده است. *Swainsonia* و *Lessertia* خاستگاه خود را در نیم کره جنوبی حفظ می‌کنند و سرانجام *Astragalus* به طرف نیم کره شمالی مهاجرت می‌کند. گواه این ادعا گونه (Hochst.) *atropilosulus* (Hochst.) Bunge subsp. Gillet *Astragalus abyssinicus* است؛ چون این گونه در شرق آفریقا رویش دارد و متعلق به بخشه *Chlorostachys* Bunge است و با پیدایش تنوع و گونه‌زایی در دوره ترشیاری به سمت آمریکا مهاجرت می‌کند؛ سپس هریک از گون‌های دنیای جدید و قدیم، روند تکاملی خود را جداگانه سپری می‌کنند. Podlech (۱۹۸۲) پیشنهاد می‌کند ۵۰۰ گونه گون در دنیای جدید در قالب یک سرده و خویشاوند با گون‌های دنیای قدیم هستند؛ اما این موضوع به علت وجود داشتن صفات همسو در گونه‌های دنیای جدید در برگ‌های

هیمالیا و مدیترانه به همراه بخش‌های *Onobrychoidei* حضور دارند. او متعقد است که گروه *Bunge* *Tragacantha* با چندین بخشه دیگر، اشکال شکلی گذری از بخشه *Acidodes Bunge* هستند. در قضاوت Podlech (۱۹۸۲) درباره تکامل سرده *Astragalus* این نکته بسیار پراهمیت است که وی بخشه‌های کرک ساده با ساقه بلند و جام زرد را حتی با بخشه *Caraganella* با کرک دوشاخه در شمار بخشه‌های نیایی و ابتدایی آورده است که این مطلب امروزه با دستاوردهای تبارزایی بخشه‌های گون بسیار همخوانی دارد. Podlech (۱۹۸۶) در پژوهش دیگری مسائل فیتوجغرافیایی سرده گون را بررسی و با وضوح بیشتری انشقاق بخشه‌های گون از یکدیگر و نیز پراکندگی آن در دنیای قدیم را مطالعه می‌کند که بسیار ارزشمند و مهم است. از دیدگاه او گون به دو حالت ابتدایی و پیشرفته از نظر تکاملی تقسیم می‌شود. بخشه‌هایی با صفات ابتدایی دارای گونه‌ای مزوفیت هستند و اغلب در کوهستان‌های به نسبت مرطوب می‌رویند؛ در حالی که بخشه‌های پیشرفته و گونه‌های آنها با مناطق خشک و بیابانی سازش یافته‌اند و در آن مناطق پراکنده هستند. درباره بخشه *Caprini* یادآور می‌شود که این بخشه بزرگ با ۲۴۰ گونه دارای دو مرکز تنوع است؛ به طوری که یکی در ارتفاعات ارمنستان - زاگرس و دیگری در افغانستان و مناطق مجاور پامیر آلائی است. او مانند پژوهش قبلی خود (Podlech, 1982) متذکر می‌شود که گونه‌های دنیای قدیم هیچ شباهتی با گونه‌های دنیای جدید ندارد (Barneby, 1964). او ضمن اشاره به کارهای Bunge، یادآور می‌شود که قسمت‌هایی از طبقه‌بندی

گونه‌های واجد کرک دوشاخه در سطح کاسه و نیز در سطح داخلی کاسه، کرک ساده دارند. با توجه به ساختار کرک، بخشه‌های *DC. Caprini DC.* ساختار کرک، بخشه‌های *Hypoglottidei* و *Acanthophaece Bunge* متفاوت از یکدیگر هستند. بخشه *Chronopus Bunge* با کرک‌های کوتاه و تخت تشخیص داده می‌شود. گیاهان کرک ساده خیلی زود به وجود آمده‌اند و در مسیر تکامل واگرا و سپس منزوی شده‌اند؛ در حالی که قدمت گیاهان کرک دوشاخه به مراتب بیشتر از کرک ساده بوده است؛ به طوری که گیاهان کرک ساده از آنها اشتقاق یافته‌اند. او درباره بخشه *Caraganella* بحث می‌کند که دارای کرک دوشاخه‌ای و پالئوگزومورف است و می‌نویسد که این بخشه به تنهایی مسیر تکاملی خود را طی کرده است و به هیچ بخشه‌ای وابستگی ندارد؛ همچنین می‌نویسد که بخشه‌های ابتدایی دارای کرک ساده است و به زیر سرده *Phaca L.* تعلق دارد؛ همین‌طور همه آنها مزوفیت هستند و در مناطق کوهستانی نیز حضور دارند. در میان این گروه، بخشه‌های دیگری وجود دارند که دارای کاسه بزرگ و متورم و برعکس دارای جام کوچک هستند و در مناطق استپی و بیابانی می‌رویند. بخشه *Astragalus* به بخشه‌های *Eremophysa Bunge* و *Alopecuroidei DC.* نزدیک است. بخشه‌های *Grammocalyx*، *Campylanthus Bunge*، *Poterion Bunge*، *Halicacabus Bunge*، *Tricholobus Bunge*، *Microphysa Bunge* و *Hymenostegis Bunge* گروه دیگری هستند که کاسه باد کرده ولی جام کوچک‌تر دارند. گون‌های خاردار با ساختار ویژه در قسمت‌های مرتفع آسیا،

Acanthophaea در محدوده فلورا ایرانیکا و بخشه‌های *Hymenostegis Anthylloidei* DC. *Poterion* و *Grammocalyx* که به صورت شعاعی در قسمت‌های غربی مشرق زمین (آناتولی) پراکنش دارند (بیشترین گونه‌های بخشه‌های فوق در ایران نیز انتشار دارند) را بررسی می‌کند و یادآور می‌شود که بخشه‌های زیرسرده *Bunge Cercidothrix* دارای الگوی انتشار جداگانه نسبت به زیرسرده *Astragalus Craccina* (Steven) هستند؛ همچنین بخشه‌های *Bunge Onobrychoidei* و *Ornithopodium* بیشتر در مناطق خشک آناتولی و استپ‌های جنوب روسیه پراکنش دارند و در افغانستان پیدا نمی‌شوند. بخشه‌های پیشرفته (کرک دوشاخه‌ای) بیشتر در خارج از محدوده فلورا ایرانیکا انتشار دارند. او تأکید می‌کند که بخشه *DC. Incani* با ۱۲۰ گونه بیشتر در آسیای میانه متمرکز است و فقط ۳۰ گونه در افغانستان و ایران انتشار دارند (در حالی که بیشترین فراوانی این بخشه در ایران با ۹۵ گونه است) (Coulot et al., 2021). او در نهایت، هسته مرکزی تکامل سرده را در بخشه *Astragalus* می‌داند که نخستین مرکز تنوع آن در افغانستان و دومین مرکز تکامل آن در غرب و شرق ترکیه است؛ ولی از هر دو مرکز به طرف تمام جهات به صورت شعاعی انتشار دارد. وضع مشابه در بخشه *Poterion* است که دو گونه در شمال آفریقا و یک گونه در جنوب اسپانیا دارد (در حالی که بیشترین تنوع در ایران است (نگارنده اول))؛ همچنین بخشه *Alopecuroidei* با گونه‌های زیادی در شمال آفریقا و غرب اروپا پراکنش دارد. بخشه *Caprini* از بخشه‌های نیایی یا اجدادی *sect. Astragalus* و انشقاق یافته از آن

Bunge طبیعی و قسمت‌هایی مصنوعی و قبول‌نشدنی است؛ برای مثال بیان می‌کند که بخشه *Erionotus Bunge* را *Bunge* از بخشه *Caprini* جدا کرده است؛ در حالی که کرکپوس تار عنکبوتی در بخشه *Caprini* هم وجود دارد و جدا کردن آنها درست نیست (در حالی که امروز این دو بخشه جدا از یکدیگر است) (Podlech and Zarre, 2013) (نگارنده اول). او می‌نویسد که بخشه *Ornithopodium Bunge* از بخشه *Onborychoidei* بر اثر واگرایی به وجود آمده است. درباره الگوی انتشار گون، مجدد یادآور می‌شود که گون‌ها در نیم کره شمالی پراکنش دارند و در جنوبی‌ترین نقطه آفریقا (آفریقای جنوبی) گونه = *A. atropilisulus Diplotheca abyssinica Hochst ssp. abyssinicus* از بخشه *Chlorostachys* وجود دارد که بسیار شبیه سرده *Lessertia* است؛ به طوری که این گونه از طریق خط راه‌های غربی کوهستان‌های آفریقا به چین نفوذ می‌کند و سپس گونه‌زایی و تکامل می‌یابد. او معتقد است بخشه‌های *Chlorostachys Bunge*، *Skytropos* و *Podlech Hookeriana* در ارتفاعات هیمالیا و در ارتفاعات چین پراکنده هستند، بخشه‌های دیگری که اندکی پیشرفته و در عین حال ابتدایی هستند مانند *Glycyphyllos Bunge*، *Cenanthrum Bunge*، *Hemiphaca Bunge* و *Hypoglottidei DC.* همگی در قسمت‌های مرطوب اروپا و نقاط مرطوب آسیا انتشار دارند و بخشه‌های ابتدایی دیگر مثل *Astragalus Caprini* و *Alopecuroidei* در مناطق خشک اروپا، شمال آفریقا و اندکی نیز در آسیا پراکنده هستند. وی در لابه‌لای نوشته‌ها، بخشه‌های انحصاری مثل *Microphysa* و

پژوهش‌های تبارزایی مولکولی به مقالات متعددی اشاره می‌شود (Kazempour-Osaloo *et al.*, 2003, 2005; Kazemi *et al.*, 2009; Naderi Safar *et al.*, 2014; Maassoumi *et al.*, 2016; Bagheri *et al.*, 2017; Azani *et al.*, 2017; Amini *et al.*, 2019; Su *et al.*, 2021; Khalili *et al.*, 2022). از تلفیق داده‌های Kazempour-Osaloo و همکاران (۲۰۰۳) و (۲۰۰۵) قرابت و خویشاوندی بخشه‌های مختلف گون در جلد اول فلور ایران ترسیم شد. Maassoumi (۲۰۰۳) اثبات کرد که گون‌های کرک ساده، جام زرد و ناو پهن، گروه ابتدایی (نیایی) هستند، گروه گون‌های خاردار به همراه بخشه‌های *Macrosemium* و *Incani* در گروه حد واسط جای می‌گیرند و تعدادی از گون‌های علفی با کرک ساده به همراه گون‌های چندساله علفی با کرک دوشاخه و همچنین تعدادی بخشه‌های یک‌ساله و چندساله در گروه پیشرفته قرار می‌گیرند. گون‌های یک‌ساله برخلاف بیشتر فلورهای مدرن (Chamberlain *et al.*, 1965; Townsend, 1999; Podlech, 1974) نیایی نیستند و در گروه‌های ابتدایی، بینایی و پیشرفته پراکنده‌اند. تحقیقات تبارزایی مولکولی تاکنون صورت گرفته در ایران به دو دسته تقسیم می‌شود: تعدادی از مطالعات فیلوژنی روی بخشه‌های خاصی انجام شده است تا رابطه خویشاوندی گونه‌های درون بخشه تعیین شود؛ از جمله بخشه *Ammodendron* (Dastpak *et al.*, 2013)، بخشه *Alopecuroidei* (Javanmardi *et al.*, 2012)، بخشه *Anthylloidei* (Naderi Safar *et al.*, 2014)، بخشه *Hymenostegis* (Bagheri *et al.*, 2017)، بخشه *Acanthophace* (Khalili *et al.*, 2020) و بخشه *Incani* (Amini *et al.*, 2019) و تعدادی از مطالعات

است که در افغانستان با ۷۰ گونه (مرکز تنوع) و در همسایگی آن، در پامیرآلای، با ۵۰ گونه پراکنش دارد (در حالی که در ایران به تنهایی ۱۲۵ گونه وجود دارد (نگارنده اول)). این بخشه مرکز تکاملی در ارمنستان و زاگرس و کوه‌های بختیاری در ایران دارد و در جهات مختلف مهاجرت کرده است؛ به گونه‌ای که قسمتی به طرف ترکیه رفته است و از ترکیه تا اسپانیا و مراکش پراکنش دارد؛ همچنین از کوه‌های هیمالیا نیز به طرف شرق و غرب (هندوکش) مهاجرت کرده است (نگارنده اول). دومین مرکز تکامل این بخشه نزدیک مرکز تنوع آن است و به کوه‌های پامیرآلای می‌رسد. بخشه به نسبت پیشرفته مانند *Aegacantha* (بخشه نیایی) (نگارنده اول) و دارای ۶۰ گونه است که مرکز تکامل و تنوع آن در افغانستان قرار دارد. او برای تأیید نظر خود، مراکز تنوع و تکامل ذکر شده را به سرده‌های *Centaurea* L. و *Cousinia* Gass. و تیره *Labiatae* نزدیک می‌داند.

در ۲۰ سال اخیر پژوهش‌های تبارزایی مولکولی با سرعت و شتاب فزاینده‌ای در ایران شروع شده است و تاکنون حدود بیش از ۵۰۰ گونه از گون‌های دنیای قدیم با تأکید بر گونه‌های ایران، ترکیه، افغانستان و به ندرت اروپا تعیین توالی شده است. هریک از این قبیل پژوهش‌ها روی ژن‌های کلروپلاستی و هسته‌ای یا ژن‌های هسته‌ای به تنهایی با انتخاب قطعات خاصی مانند ITS, *matK*, *ycf1* و ... انجام شده و از نظر تکاملی با یکدیگر متفاوت است؛ همچنین انتخاب گونه‌ها و بخشه‌های مربوط در بیشتر مواقع هم‌پوشانی دارد و به ندرت بخشه‌های جدید بر حسب انتخاب گونه بررسی شده است تا مکمل یکدیگر باشند. از پیشگامان

پایه‌ای به منظور تعیین موقعیت بخشه درون سرده است که در این مطالعات از هر بخشه تعداد محدودی گونه انتخاب شد تا قرابت آنها به نسبت مشخص شود. از جمله این مطالعات به تحقیقات درزمینه کل گونها (Kazempour-Osaloo *et al.*, 2003, 2005)، گونهای چین (Su *et al.*, 2021) و گونهای یکساله (Azani *et al.*, 2017, 2019) و همین طور گروه بندی جدید گونها با استفاده از مطالعات دیگران (Maassoumi *et al.*, 2016) اشاره می شود.

گیاه شناسانی که فلورها را تدوین کرده اند، همیشه این رویکرد را داشته اند که طبقه بندی سرده گون به زیر سرده، بخشه، زیر بخشه و حتی گونه های داخل آن، همواره با نگاه قرابت و خویشاوندی و به میزان همگرایی و واگرایی آنها نسبت به یکدیگر باشد؛ بنابراین داشتن مرور اجمالی بر کل فلورهای منتشر شده شاید اندکی موجب باز شدن دریچه ای به حقیقت باشد.

Bunge (۱۸۶۸ و ۱۸۶۹) نخستین تک نگاره درباره گونهای اوراسیایی را نوشت؛ سپس Boissier (۱۸۷۲) به تبعیت از وی، نظام طبقه بندی او را قبول کرد و فلور اورینتالیس را به رشته تحریر در آورد. با توجه به گسترده گی کار، Bunge ابتدا زیر سرده Bunge *Pogonophace* (که روی کلاله، کرک های فرچه ای داشتند)، سپس زیر سرده های *Trimenia* Bunge (شامل یک ساله ها)، *Tragacantha* Bunge و *Hypoglottis* Bunge (L.) *Calycophysa* (شامل چند ساله ها که همگی کرک های ساده در اندام های رویشی داشتند) و در نهایت، زیر سرده های *Cercidothrix* و *Calycocystis* Bunge (که دارای کرک دوشاخه ای هستند) را تنظیم کرد. Boissier نیز

با توجه به محدوده انتشار گونهای منطقه فلور اورینتالیس، نخست گونهای یکساله، در ادامه گونهای چندساله علفی دارای کرک ساده، سپس گونهای بالشتکی خاردار با کرک ساده و سرانجام گونهای چندساله دارای کرک دوشاخه ای را معرفی کرد؛ اما او بخشه بالشتکی خاردار *Leucocercis* Bunge واجد کرک های دوشاخه ای را در زیر سرده *Tragacantha* (گونهای بالشتکی خاردار) قرار داد. فلورهای ترکیه (Chamberlain and Matthews, 1970)، فلور اروپا (Chater, 1968)، فلور چین (Xu and Podlech, 2010)، فلور عراق (Townsend, 1974)، فلور فلسطین (Zohary, 1972)، فلورا ایرانیکا (Podlech, 1999; Podlech *et al.*, 2001, 2010,)، و فلور آفریقا (Maire, 2012; Zarre *et al.*, 2008) با تعییت از اثر Bunge و Boissier نخست گونه های یکساله، سپس زیر سرده / بخشه های چندساله واجد کرک ساده و در نهایت، گونهای خاردار و زیر سرده / بخشه های واجد کرک دوشاخه را به رشته تحریر در آوردند. فلور اتحاد جماهیر شوروی سابق (Goncharov *et al.*, 1965)، فلور پاکستان (Ali, 1980) و فلور ایران (Maassoumi, 2003) شیوه دیگری را انتخاب کردند؛ به طوری که در آنها، یکساله ها بعد از چندساله های کرک ساده یا در آخر آنها آمده است. اکنون با دستاوردهای تبارزایی مولکولی روشن شده است که شیوه دوم در سبک نگارش فلور از نظر قرابت ها و خویشاوندی بخشه های گون، با واقعیت تکامل درون سرده گون سازگارتر و به آن نزدیک تر است.

با توجه به محدوده انتشار گونهای منطقه فلور اورینتالیس، نخست گونهای یکساله، در ادامه گونهای چندساله علفی دارای کرک ساده، سپس گونهای بالشتکی خاردار با کرک ساده و سرانجام گونهای چندساله دارای کرک دوشاخه ای را معرفی کرد؛ اما او بخشه بالشتکی خاردار *Leucocercis* Bunge واجد کرک های دوشاخه ای را در زیر سرده *Tragacantha* (گونهای بالشتکی خاردار) قرار داد. فلورهای ترکیه (Chamberlain and Matthews, 1970)، فلور اروپا (Chater, 1968)، فلور چین (Xu and Podlech, 2010)، فلور عراق (Townsend, 1974)، فلور فلسطین (Zohary, 1972)، فلورا ایرانیکا (Podlech, 1999; Podlech *et al.*, 2001, 2010,)، و فلور آفریقا (Maire, 2012; Zarre *et al.*, 2008) با تعییت از اثر Bunge و Boissier نخست گونه های یکساله، سپس زیر سرده / بخشه های چندساله واجد کرک ساده و در نهایت، گونهای خاردار و زیر سرده / بخشه های واجد کرک دوشاخه را به رشته تحریر در آوردند. فلور اتحاد جماهیر شوروی سابق (Goncharov *et al.*, 1965)، فلور پاکستان (Ali, 1980) و فلور ایران (Maassoumi, 2003) شیوه دیگری را انتخاب کردند؛ به طوری که در آنها، یکساله ها بعد از چندساله های کرک ساده یا در آخر آنها آمده است. اکنون با دستاوردهای تبارزایی مولکولی روشن شده است که شیوه دوم در سبک نگارش فلور از نظر قرابت ها و خویشاوندی بخشه های گون، با واقعیت تکامل درون سرده گون سازگارتر و به آن نزدیک تر است.

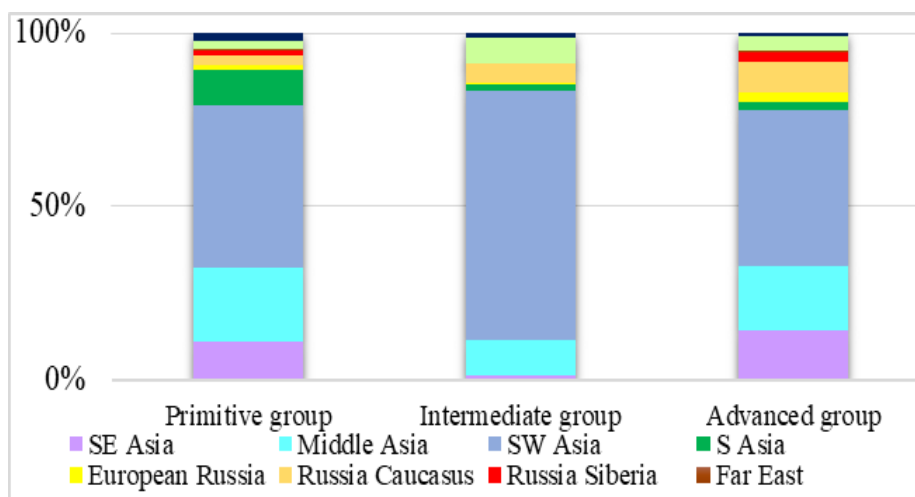
مواد و روش‌ها

داده‌های حضور گونه‌های گون در ایران براساس اطلاعات جغرافیایی ثبت و گونه‌ها به وسیله GPS طی تمام مسافرت‌های صحرائی در ایران جمع‌آوری شد. برای تهیه نقشه‌های مکانی از سایر نقاط دنیای قدیم، از فلورهای معتبر که محل جمع‌آوری آنها ذکر شده بود مانند فلورهای آسیا (لبنان، فلسطین، ترکیه، ایران، عراق، افغانستان، پاکستان، چین، هند و روسیه) و برای اروپا و آفریقا از فلورهای مربوط به ویژه چک‌لیست‌ها (Maassoumi 1998; 2020a,b) و بازنگری ارائه‌شده‌ی گون‌ها در دنیای قدیم (Podlech and Zarre, 2013) استفاده شد. پایگاه داده حدود ۲۷۰۰۰ رکورد داشت که جمع‌آوری آن براساس تمام مطالعات تبارزایی مولکولی انجام یافته است؛ سپس توالی بخشه‌ها از گروه ابتدایی به گروه حد واسط و سرانجام

به گروه پیشرفته مشخص شده است؛ همچنین براساس یافته‌های گروه‌بندی جدید، بخشه‌های گون‌های دنیای قدیم، به سه گروه بسیار بزرگ ابتدایی، حد واسط و پیشرفته تقسیم‌بندی شد. نقشه‌های پراکندگی مکانی به طول‌های یک درجه (یک درجه طول و یک درجه عرض) تفکیک، مختصات در محیط ARC GIS بارگذاری و نقشه پراکندگی تهیه شد. برای تهیه نقشه تراکم نقطه‌ای، از روش مجاورت دایره‌ای (Circular Neighborhood) استفاده شد.

نتایج

جدول ۱ تقسیم‌بندی تعدادی از بخشه‌های مهم گون را در سه گروه ابتدایی، حد واسط و پیشرفته نشان می‌دهد. درصد حضور هر یک از گروه‌ها در شکل ۲ نشان داده شده است.



شکل ۲- درصد حضور انواع گروه‌های گون در مناطق مختلف دنیای قدیم

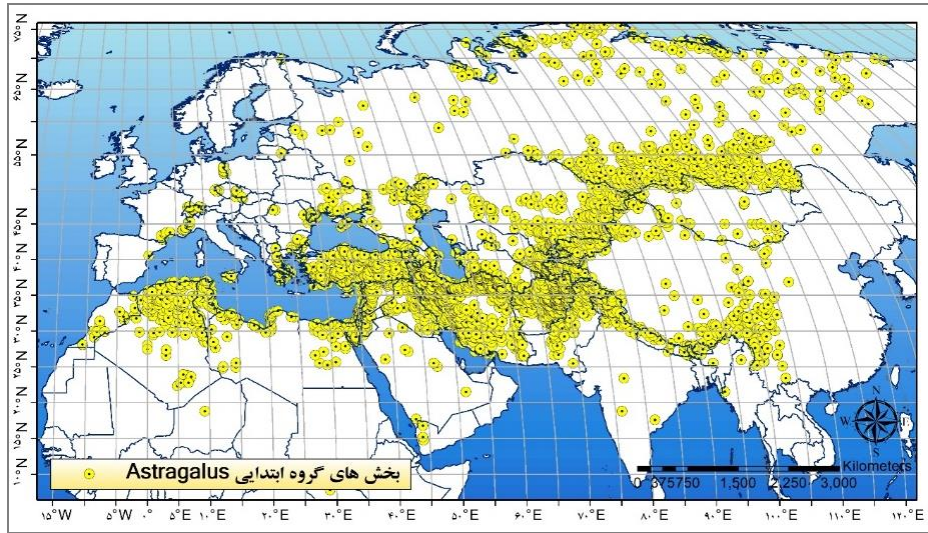
جدول ۱- تعداد گونه‌های بخش‌های گون در سه گروه ابتدایی، حد واسط و پیشرفته در مناطق مختلف دنیای قدیم

گروه‌ها	بخش‌های <i>Astragalus</i>	تعداد گونه	تعداد اندمیک	آسیای جنوب شرقی	آسیای میانه	آسیای جنوب غربی	جنوب آسیا	بخش اروپایی روسیه	قفقاز	سیبری	خاور دور	اروپا	آفریقا
گروه ابتدایی Primitive group	<i>Aegacantha</i>	۶۳	۵۴	۲	۱۱	۴۳	۱۹	۱	۴	۱		۴	۱
	<i>Alopecuroide</i>	۵۳	۳۴	۵	۱۰	۴۴	۱	۱	۱			۳	۶
	<i>Astragalus</i>	۵۳	۳۴		۶	۴۵	۴		۱			۳	۶
	<i>Caprini</i>	۲۹۶	۲۳۸	۱۸	۹۸	۱۸۶	۲۲	۸	۱۴	۳		۱۱	۳
	<i>Caraganella</i>	۴	۲			۴	۲						
	<i>Cenantrum</i>	۴۴	۳۴	۲۹	۶	۲	۷	۲			۵	۲	
	<i>Chronopus</i>	۱۳	۴		۱	۱۱							۷
	<i>Chrysopterus</i>	۲	۲	۲									
	<i>Coluteocarpu</i>	۸	۷	۱	۳	۴	۲						
	<i>Eremophysa</i>	۱۳	۴	۲	۱۱	۷							
	<i>Galegiformes</i>	۳۵	۲۸	۱۹		۷	۱۴		۱	۱			
	<i>Gontscharovi</i>	۱۴	۹	۲	۸	۷	۳						
	<i>Laxiflori</i>	۸	۵			۸			۱				
	<i>Pendulina</i>	۱۷	۱۶		۱۳	۴	۱						
<i>Scheremetevi</i>	۶	۳		۲	۴	۱							
<i>Skythropos</i>	۹	۷				۳							
مجموع	۶۴۲	۴۸۳	۹۰	۱۷۰	۳۷۶	۸۱	۱۱	۲۱	۱۰	۵	۲۰	۱۷	
گروه حد واسط Intermediate group	<i>Acanthophae</i>	۱۱	۱۰			۱۱							
	<i>Adiaspastus</i>	۲۶	۱۶		۶	۱۶					۳		
	<i>Ammodendro</i>	۸۱	۶۵	۶	۲۹	۵۲	۴	۱					
	<i>Anthylloidei</i>	۴۰	۲۹		۵	۳۵	۲						
	<i>Brachycalyx</i>	۹	۸			۹							
	<i>Campylanthu</i>	۱۰	۱۰			۱۰							
	<i>Hymenostegi</i>	۸۰	۶۶			۷۹						۵	۲
	<i>Leucocercis</i>	۶	۶			۶						۲	
	<i>Macrophylliu</i>	۱۱	۶		۱	۱۱							۱
	<i>Microphysa</i>	۱۸	۱۸			۱۸							
	<i>Platonychiu</i>	۳۲	۲۲		۳	۳۰	۱	۱					
	<i>Poterion</i>	۱۶	۷			۱۳	۲						۳
	<i>Pterophorus</i>	۱۸	۱۳			۱۵						۱۷	۱
	<i>Rhacophorus</i>	۶۶	۴۳		۷	۵۳	۱						
<i>Incani</i>	۱۵۲	۱۱۵	۱	۱۴	۱۳۱	۴	۱	۲۲			۸	۴	
مجموع	۴۵۳	۳۴۶	۷	۵۱	۳۷۰	۱۰	۲	۲۹	۲	۳۶	۸		
گروه پیشرفته Advanced group	<i>Brachycarpu</i>	۳۵	۲۶	۲۴	۹	۷	۸						
	<i>Corethrum</i>	۱۴	۱۲	۶	۹	۱							
	<i>Dissitiflori</i>	۱۷۸	۱۳۳	۱۲	۸۶	۶۳	۸	۱۹	۱۳	۱۳		۱۷	۱
	<i>Erioceras</i>	۴۴	۳۸	۸	۱۷	۲۲	۲	۳					
	<i>Hemiphragm</i>	۲۰	۱۶	۸	۶	۶		۲					
	<i>Hololeuce</i>	۳۸	۳۱	۱	۵	۲۸							
	<i>Hypoglottidei</i>	۵۸	۴۲	۵	۴	۳۸	۳	۱	۱۴	۲			
	<i>Tragacantha</i>	۲۹	۲۷	۱		۱۲							
	<i>Laguropsis</i>	۴۴	۳۶	۲۲	۲۴	۳							
	<i>Malacothrix</i>	۱۵۰	۱۳۳		۴	۱۳۹	۱						
	<i>Onobrychoid</i>	۷۸	۵۸	۳	۷	۵۵	۲	۲	۱۹	۳		۳	۱
	<i>Ornithopodiu</i>	۴۱	۲۹	۱۳	۱۲	۱۵							
	<i>Oroboidei</i>	۴۶	۳۹	۲۳	۹	۴	۴						
	<i>Stereothrix</i>	۲۳	۲۱			۲۲							
<i>Trachycercis</i>	۷۵	۶۵	۴۸	۱۴	۱۳		۳	۴	۲		۳		
مجموع	۹۹۶	۷۹۴	۱۷۴	۲۲۰	۵۴۱	۳۲	۳۲	۱۰۵	۳۵	۲	۵۱	۱۲	

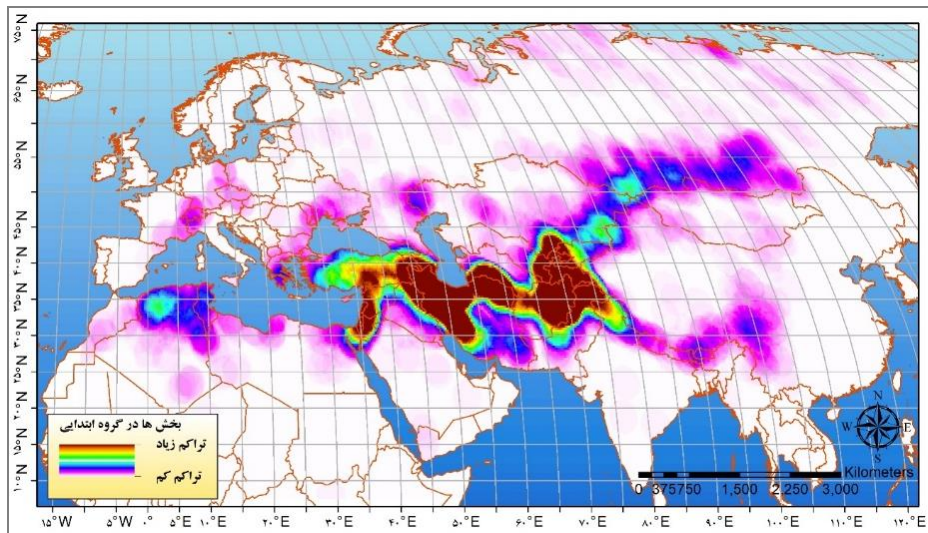
گروه ابتدایی (نیایی)

گروه ابتدایی به طور عمده شامل بخش‌های علفی کرک ساده با ساقه بلند و ناو پهن و بزرگ با رنگ زرد و بخش‌های خشکی پسند و قدیمی با ساقه چوبی و کرک دوشاخه‌ای است. از میان ۳۴ بخشه ابتدایی، ۱۷ بخشه شامل ۶۴۳۰ نمونه و ۶۴۲ گونه از بخش‌های بزرگ، متوسط و کوچک گون‌ها انتخاب شد. این بخش‌ها به طور متراکم در دو قاره آسیا و آفریقا و به طور پراکنده در قاره اروپا انتشار دارند. از میان ۶۴۲ گونه انتخاب شده، ۴۸۳ گونه (۷۵ درصد) انحصاری هستند و ۱۵۹ گونه به طور مشترک در بین قاره‌ها پراکنده‌اند. بیشترین درصد حضور گروه ابتدایی به ترتیب در جنوب غرب آسیا با ۳۷۵ گونه، در آسیای میانه با ۱۷۰ گونه، در شرق آسیا با ۹۰ گونه و در جنوب آسیا با ۸۱ گونه و دارای پوشش مناسبی از کل گونه‌های گروه ابتدایی است؛ بنابراین به نظر می‌رسد این مناطق در قاره آسیا، نخستین مراکز تکامل و تنوع گون باشند (شکل ۳ و ۴). با آنکه مجموعه اطلاعات موجود درباره این مناطق ناقص است (Podlech, 1986)، پیش‌بینی می‌شود اطلاعات در دسترس از بخش‌های *Caprini*، *Astragalus*، *Alopecuroidei* و *Aegacantha* به مثابه اشکال ابتدایی (نیایی) دقیق چند مرکز تکامل و مهاجرت برای بعضی بخش‌ها پذیرفتنی باشد؛ بنابراین پیش‌بینی می‌شود کوهستان‌های هم‌جوار پامیرآلای، تیان‌شان، هیمالیا و هندوکش نخستین مرکز و نیز مرکز ثانوی تکامل و گونه‌زایی، بوم‌زادی و مهاجرت گون بوده‌اند. این پیش‌بینی تا حدی با افزایش اطلاعات امروزی پذیرفتنی است. شایان توجه اینکه بخش‌های

نیایی در ارتفاعات کوهستان‌های اطلس (شمال الجزیره) پراکنده هستند و بخشه نیایی دیگر بر اثر انشقاق سازشی، به طور پراکنده در آن سوی مرکز تکامل به طرف شمال غربی و بخشه مرکزی آفریقا شامل مراکش، الجزیره، ارتفاعات تونس و منطقه قفقاز (۲۱ گونه)، اروپا (۲۰ گونه) و منطقه سبیری و خاور دور (۱۵ گونه) انتشار دارند. در جنوب غربی آسیا، بیشترین تراکم گونه‌ها در ایران، ترکیه و افغانستان است؛ سپس پراکنش به سمت اردن، سوریه و مناطق هم‌جوار صورت می‌گیرد. در شرق آسیا بیشترین گونه‌ها در تیان‌شان، آلتایی و در جنوب سبیری و آسیای میانه و همچنین بیشترین تراکم در رشته کوه‌های پامیرآلای، ارتفاعات تاجیکستان، قرقیزستان و حتی در قزاقستان و جنوب ترکمنستان است. در جنوب آسیا، تعداد چشمگیری در رشته کوه‌های هیمالیا، هندوکش، ارتفاعات کشمیر از پاکستان تا نپال پراکنش دارند. به طور کلی بر حسب نیازهای بوم‌شناختی، هر بخشه به اقلیم، خاک و توپوگرافی، سازش‌های تمایز گونه‌ای گرفته است و الگوی انتشار ویژه‌ای دارد. نخستین مرکز تکامل برای بخش‌های نیایی مانند *Cenanthrum* و *Coluteocarpu* Boiss.، *Skytropos* و *Chlorostachys* آشکارا در آفریقا و در شرق و جنوب آسیا است. براساس تجزیه و تحلیل داده‌های اطلاعاتی و ترسیم نقشه‌ها و پراکنده‌گی مکانی گونه‌ها، الگوی انتشار گروه ابتدایی بعضی بخش‌های گون در جدول ۲ ارائه شده است.



شکل ۳- پراکنش مکانی بخش‌های گروه ابتدایی گون در دنیای قدیم (ARC GIS)



شکل ۴- نقشه تراکم بخش‌های گروه ابتدایی گون در دنیای قدیم (ARC GIS)

جدول ۲- الگوی انتشار گروه ابتدایی بر پایه پراکنش مکانی مراکز تکامل بخشه‌های گروه ابتدایی گون

نام بخشه ابتدایی	محل انتشار
<i>Aegacantha</i>	شمال شرق افغانستان، شمال و مرکز پاکستان، هندوکش و هیمالیا
<i>Alopecuroidei</i>	شمال، شمال غرب و شرق ایران، مرکز ترکیه، ازبکستان، قزاقستان، جنوب سیبری، شمال و شمال غرب افغانستان، شمال الجزایر و جنوب اروپا
<i>Astragalus</i>	شمال غربی افغانستان، قرقیزستان، شمال شرقی ایران، شرق و مرکز ترکیه، غرب لبنان و شمال الجزایر
<i>Caprini</i>	غرب و مرکز ایران، مرکز و شمال شرق افغانستان، تاجیکستان، شمال الجزایر، ترکیه، شرق چین، جنوب سیبری و کشمیر (محدوده هیمالیا)
<i>Cenanthrum</i>	شمال و جنوب سیبری، جنوب چین، پامیر، هیمالیا، شمال و شمال شرقی سیبری و مغولستان
<i>Chrysopterus</i>	شرق مغولستان و شمال چین
<i>Coluteocarpus</i>	شمال پاکستان، شرق افغانستان، غرب هیمالیا (هندوکش) و شرق آفریقا (لیبی)
<i>Galegiformes</i>	غرب افغانستان، جنوب چین و منطقه قفقاز
<i>Gontscharoviella</i>	پامیر (تاجیکستان و ازبکستان)
<i>Skytropos</i>	هیمالیا و مرکز و جنوب چین

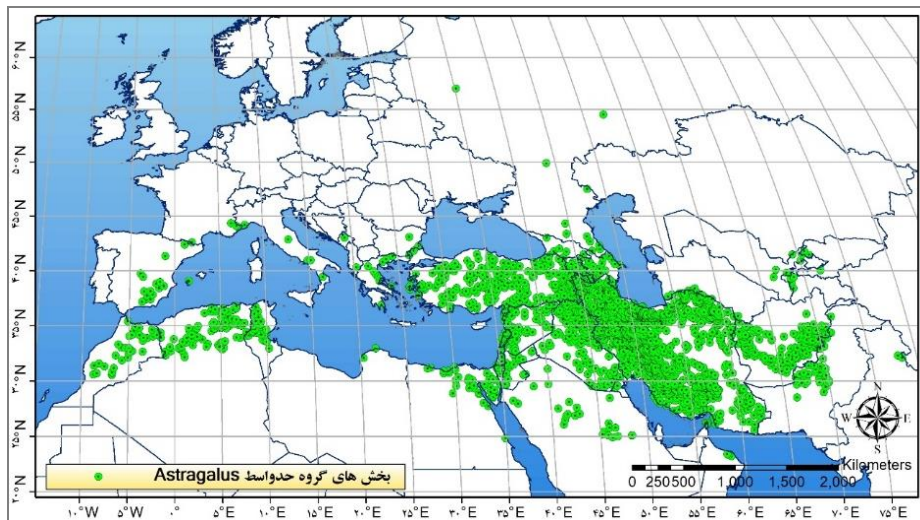
گروه حد واسط

از میان ۳۲ بخشه حد واسط، ۱۵ بخشه شامل دوبخشه کرک‌های دوشاخه‌ای با ۴۵۳ گونه (۵۰۹۰ نمونه) انتخاب شد؛ به طوری که از این میان ۴۳۴ گونه (۷۶ درصد) اندمیک و ۱۰۷ گونه بین‌کشورها مشترک است و انتخاب از بین بخشه‌های بزرگ، متوسط و کوچک انجام شد. گونه‌های این گروه، خاردار با قاعده چوبی، بالشتکی و دو بخشه‌ای علفی با کرک دوشاخه‌ای (*Incani*) و با کرک ساده (*Macrosemium Bunge*) است و به‌طور متراکم و گسترده جوامع رویشی بزرگی را در جنوب غربی آسیا و در ارتفاعات تشکیل می‌دهد. گروه حد واسط، از نظر ریخت‌شناسی برگ به دو گروه تقسیم می‌شود؛ به این صورت که گروه اول بخشه‌هایی با تعداد فراوانی برگچه هستند و برگچه انتهایی به خار کوتاه یا برگچه‌ریزان تبدیل شده است مانند بخشه‌های *Anthylloidei* و *Halicacabus* که به نظر می‌رسد

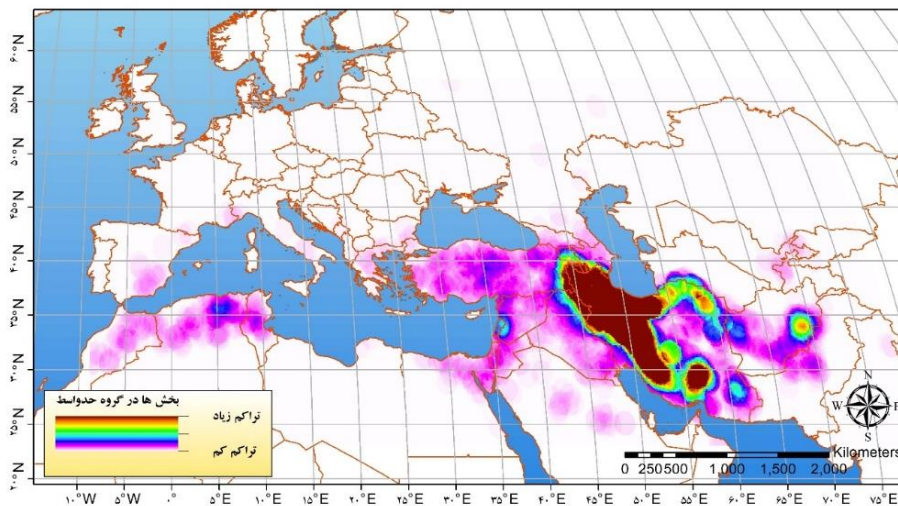
این بخشه‌ها از برگ‌های زوج‌شانه‌ای گروه نیایی واگرایی پیدا کرده‌اند و گروه دوم بخشه‌هایی با تعداد برگچه کمتر هستند و برگچه انتهایی به خار تبدیل شده است؛ در ضمن برگچه‌ها همیشه نوک‌نیشک‌دار یا به‌ندرت فاقد آن هستند. کرک‌پوش‌های گروه حد واسط شباهت فراوانی به سرده‌های *Colutea* L. و *Sanderson* and *Caragana* Lam. (Wojciechowski, 1996; Zarre and Duman, 1998) دارند و در جنوب غرب آسیا، آسیای میانه و اروپا با ۳۷۰ گونه، در جنوب غربی آسیا و آسیای میانه با ۵۱ گونه و در اروپا با ۳۶ گونه (بیشترین مراکز تراکم و تنوع) حضور دارند. تعداد اندکی از گونه‌ها به طرف قفقاز نیز پیش می‌روند. بخشه‌های *Campylanthus*, *Hymenostegis*, *Anthylloidei*, *Microphysa* و *Leucocercis*, *Acanthophace* بیشتر انحصاری ایران هستند و اندکی به‌صورت پراکنده در کشورهای همسایه حضور دارند. بخشه‌هایی چون *Bunge*, *Tragacantha*

جوامع متراکم دیده می‌شود (شکل ۵ و ۶). در جنوب غربی آسیا درصد زیادی از گونه‌های بخش‌های حد واسط همان عرصه‌های بخش‌های نیایی را اشغال می‌کنند. بخشه *Incani* در جنوب غربی آسیا و تعداد اندکی در آسیای میانه، سبیری و اروپا (*Coulot et al.*, 2021) انتشار دارد (جدول ۳).

Poterion و *Peterophorus* Bunge *Adiaspastus* در سرتاسر جنوب غربی آسیا، قفقاز، آسیای میانه، شمال آفریقا و جنوب اروپا حضور دارند. پراکنش نقطه‌ای تأیید می‌کند که مرکز تکامل و تنوع در جنوب غرب آسیا به‌ویژه در ایران، ترکیه و افغانستان (Zarre, 1998) اغلب در ارتفاعات بالا به‌صورت



شکل ۵- پراکنش مکانی بخش‌های گروه حد واسط گون در دنیای قدیم (ARC GIS)



شکل ۶- نقشه تراکم بخش‌های گروه حد واسط گون در دنیای قدیم (ARC GIS)

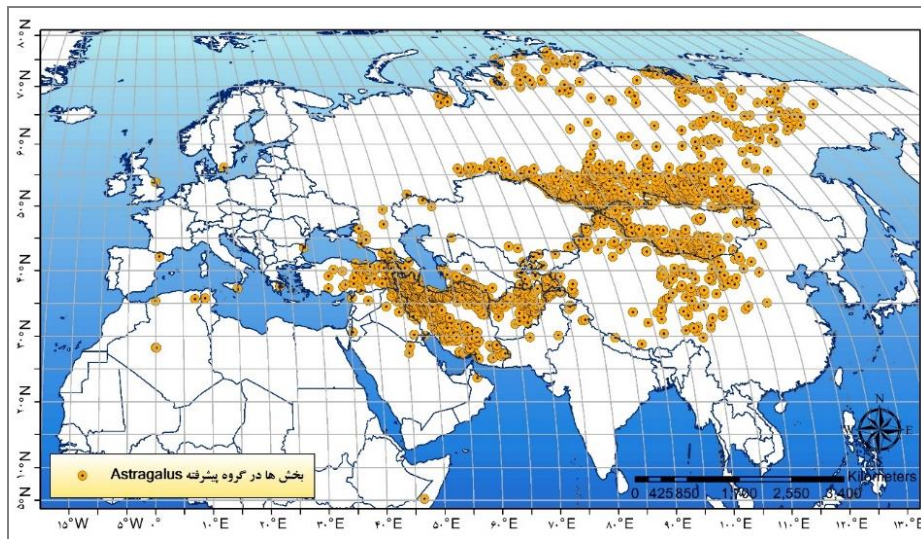
جدول ۳- الگوی انتشار گروه حد واسط بر پایه پراکنش مکانی مراکز تکامل بخشه‌های گروه حد واسط گون

نام بخشه حد واسط	محل انتشار
<i>Adiaspastus</i>	شمال، شمال غرب ایران (مرکز زاگرس)، پامیر، قفقاز، ترکیه و جنوب اروپا
<i>Ammodendron</i>	شمال شرقی، مرکز و جنوب ایران، ترکمنستان و چین
<i>Anthylloidei</i>	ایران، ترکیه و ترکمنستان
<i>Brachycalyx</i>	ایران و ترکیه
<i>Campylanthus</i>	مرکز و جنوب زاگرس در ایران
<i>Hymenostegis</i>	شمال و شمال غرب ایران، شمال شرقی ایران، قفقاز و شرق ترکیه
<i>Leucocercis</i>	ایران
<i>Macrophyllum</i>	شرق افغانستان، شمال شرق و جنوب شرق ایران (زاگرس) و جنوب و مرکز ترکیه
<i>Microphysa</i>	مرکز و جنوب ایران (زاگرس)
<i>Platonychium</i>	شمال شرق ایران، شمال ایران (البرز)، شمال شرقی و مرکز ایران و قفقاز
<i>Peterophorus</i>	مرکز، شرق و غرب ترکیه، سوریه و لبنان
<i>Poterion</i>	جنوب ایران، شمال شرق عراق، غرب و شمال غرب افغانستان، غرب پاکستان، شمال الجزایر و مرکز مراکش
<i>Rhacophorus</i>	شمال، شمال غرب، جنوب زاگرس (ایران)، مرکز ترکیه و قفقاز
<i>Tragacantha</i>	ترکیه، لبنان، قبرس و جنوب اروپا
<i>Incani</i>	شمال غربی، شمال شرقی و غرب ایران و پامیر

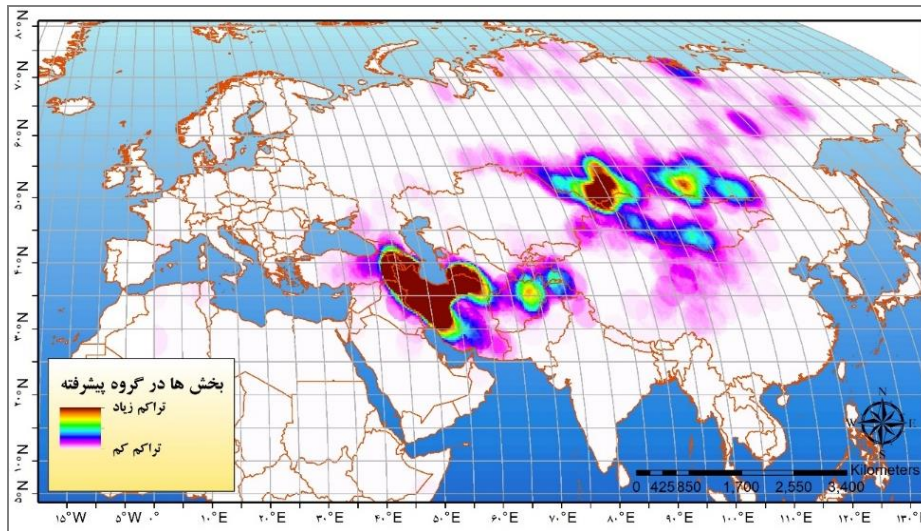
گروه پیشرفته

از میان ۸۴ بخشه در این گروه که شامل گونه‌های علفی، کرک ساده و کرک دوشاخه هستند، ۱۵ بخشه (پنج بخشه کرک ساده و ۱۰ بخشه کرک دوشاخه) شامل حدود ۹۹۶ گونه (۶۰۱ نمونه) انتخاب شد. در میان گونه‌های انتخاب شده، ۷۹۴ گونه (۷۹ درصد) به صورت اندمیک در مناطق گوناگون وجود دارند و ۲۰۲ گونه بین بخشه‌های بزرگ، متوسط و کوچک مشترک هستند. اکثر گونه‌های این گروه پراکنش بیشتری در جنوب غرب آسیا (۵۴۱ گونه)، آسیای میانه با گرایش انتشار به سمت جنوب غربی سیبری (۲۲۰ گونه)، جنوب شرقی آسیا (شرق چین و جنوب مغولستان با ۱۷۴ گونه) و قفقاز (۱۰۵ گونه)

(یعنی گرایش به سمت عرض بالاتر) دارند (شکل ۷ و ۸). بخشه‌های *Trachycercis* Bunge و *Brachycarpus* DC. و *Oroboidei* Gray بیشتر در جنوب شرقی آسیا، چین، مغولستان و قسمت غربی سیبری انتشار دارند؛ در حالی که بخشه *Dissitiflori* Bunge به آسیا نفوذ می‌کند. به نظر می‌رسد بعضی بخشه‌ها مانند *Hypoglottidei* و *Bunge* (Koch) *Hemiphragmium* به طور اساسی در مناطق مرطوب و در کوه‌های آورو - آسیا انتشار دارند و فقط ۱۲ گونه در آفریقا پراکنده شده‌اند. به طور کلی به نظر می‌رسد بخشه‌های پیشرفته در همان نقاط حضور گروه ابتدایی، پراکنده هستند (جدول ۴).



شکل ۷- پراکنش نقطه‌ای بخش‌های گروه پیشرفته گون در دنیای قدیم (ARC GIS)



شکل ۸- نقشه تراکم بخش‌های گروه پیشرفته گون در دنیای قدیم (ARC GIS)

جدول ۴- الگوی انتشار گروه پیشرفته بر پایه پراکنش مکانی مراکز تکامل بخش‌های گروه پیشرفته گون

نام بخش پیشرفته	محل انتشار
<i>Brachycarpus</i>	پامیر (تاجیکستان)، تیان‌شان (شمال غرب مغولستان)، مرکز چین و هیمالیا
<i>Dissitiflori</i>	تیان‌شان، جنوب سیبری، شمال افغانستان و شمال شرق و شمال غرب ایران
<i>Hypoglottidei</i>	شمال شرق ایران، پامیر (تاجیکستان)، جنوب، شمال شرق سیبری و قفقاز
<i>Malacothrix</i>	شمال غربی و غرب ایران، افغانستان، ترکمنستان و منطقه قفقاز
<i>Onobrychoidei</i>	شمال، شمال غربی و مرکز ایران، جنوب سیبری و از راه دور در چین
<i>Ornithopodium</i>	شمال و شمال غرب ایران، شرق و جنوب سیبری و شمال چین
<i>Oroboidei</i>	جنوب مغولستان، جنوب و شمال سیبری، مرکز چین و پامیر
<i>Trachycercis</i>	جنوب شرقی سیبری، جنوب و شرق مغولستان، شمال چین، تاجیکستان و افغانستان

فلور اتحاد جماهیر شوروی سابق

با وجود تلاش‌های مستمر گیاه‌شناسان در زمینه طبقه‌بندی کلاسیک و نیز تبارزایشی، هنوز تصویر روشن و دقیقی از تاریخچه تکاملی همه بخشه‌ها در سرده‌گون وجود ندارد؛ البته در برخی مواقع در سیستماتیک تبارزایشی نتایج مطلوبی به دست آمده است؛ اما بسیاری از بخشه‌های نزدیک به هم و عناصر درون بخشه، همچنان معمای سر به مهر هستند؛ با این حال امکان مطرح کردن با احتیاط موضوعات زیر در فلور اتحاد جماهیر شوروی سابق (Goncharov *et al.*, 1965) وجود دارد:

قسمت مربوط به گروه‌های یک‌ساله پذیرفتنی نیست. این گروه در بیشتر فلور، در جایگاه گروه نیایی مطرح و آغازگر مکانیسم گونه‌زایی است؛ در حالی که این گروه از گون‌ها به طور گسترده در گروه‌های دیگر از نیایی تا پیشرفته پراکنده است (Maassoumi, 2003, 2019; Azani *et al.*, 2016).

گروه نیایی: این گروه با گل‌های درشت، جام زرد، ناو پهن به رنگ زرد، ساقه‌های بلند و گل آذین توسعه یافته، گروه پیشگام است، نقش اولیه اما اساسی در مکانیسم گونه‌زایی و ایجاد گروه حد واسط دارد و از طریق خطر راه‌های مهاجرت به صورت آلوپاتریک به نقاط دوردست تر و آن سوی مراکز اولیه تنوع و تکامل انتشار می‌یابد. گروه نیایی یا جدایی در شرایط اکولوژیک جدید، واگرایی نشان می‌دهد. این واگرایی گروه ابتدایی به حد واسط، با روند تکاملی که Goncharov (۱۹۶۵) تجسم کرده بود و نیز با کارهای جدید سیستماتیک مولکولی انجام شده، تأیید می‌شود. شایان توجه اینکه همه بخشه‌های ابتدایی دارای کرک ساده است و فقط بخشه *Caraganella* واجد کرک

دوشاخه‌ای خشکی‌پسند، در این گروه خودنمایی می‌کند.

گروه حد واسط: مخلوطی از بخشه‌های علفی یک‌ساله و بخشه‌های چندساله چوبی است؛ به گونه‌ای که بخشه‌های علفی در دشت‌های کم‌ارتفاع به صورت تنک هستند و بخشه‌های چوبی به صورت فردی یا گونه‌های جمعی، اجتماعات کوچک یا بزرگی را در ارتفاعات بالا تشکیل می‌دهند. بخشه‌های چوبی به دلیل داشتن کانال‌های مواد کثیرا در اندازه‌های مختلف، در فصل پربارش، آب را جذب می‌کنند. با جذب آب، پلی ساکارید موجود در کثیرا رقیق می‌شود و بخشه‌ها در دوره خشکی از آن استفاده می‌کنند و در نهایت سیکل زندگی خود را با تولید بذر به پایان می‌رسانند. این سازوکار، نوعی استراتژی فیزیولوژیک است؛ به طوری که با تحمل دوره گرما به حیات خود ادامه می‌دهند. این گروه از طریق خطر راهه تکاملی، از رشته کوه‌های هیمالیا، تیان‌شان و پامیر آلائی به جنوب غرب آسیا و آسیای میانه نفوذ می‌کنند. با تغییرات اقلیمی و با انفجار شعاعی، تعدادی از بخشه‌های علفی و چوبی به طرف افغانستان، ایران، ترکیه، سوریه و لبنان سوق می‌یابند و تعدادی از آنها به ناحیه قفقاز نفوذ می‌کنند. شایان توجه اینکه در میان بخشه‌های چوبی کرک ساده، بخشه *Macrosemium* با ناخنک چسبیده به میله پرچم و دو بخشه *Incani* و *Leucocecis* با کرک‌های دوشاخه‌ای اما در اولی با برگ‌های خاردار و در دومی با برگ‌های علفی و کرک دوشاخه‌ای در این گروه قرار می‌گیرند. به نظر می‌رسد چسبیدگی ناخنک بال و ناو و نیز کانال مولد کثیرا و برگ‌های تیغ‌دار در تکامل و واگرایی بخشه‌های این گروه از طریق جایگاه ژنی نقش بسیار مهمی ایفا می‌کند.

گروه پیشرفته: این گروه شامل تعداد زیادی در بخش‌های یک‌ساله، علفی کرک ساده و کرک دوشاخه چندساله می‌شود. عناصر این گروه با جام بنفش، صورتی و ارغوانی، به‌طور معمول در ارتفاعات متوسط و بالا رشد می‌کنند و هرگز اجتماعاتی در بین گون‌های چوبی ایجاد نمی‌کنند. اکثر بخش‌های کرک ساده از شرق آسیا (تیانشان و پامیر) به جنوب غرب آسیا شامل افغانستان و ایران (رشته کوه‌های زاگرس و البرز) و سپس به طرف ترکیه سوق می‌یابند؛ ولی کرک‌های دوشاخه‌ای به طرف آسیای میانه و شرق آسیا (چین) منحرف می‌شوند. شایان توجه اینکه در میان همه بخش‌های کرک ساده فقط بخش‌های *Tragacantha* با کرک دوشاخه به چشم می‌خورد و به نظر می‌رسد این گروه، جوان است و امکان صحبت درباره روند تکامل و گونه‌زایی آن وجود ندارد.

بحث

سرده‌های *Lessertia* و *Sutherlandia* متعلق به قبیله *Coluteae* هستند. این قبیله در آسیای میانه به همراه خویشاوندانش مانند *Fisch. & C. A. Mey. Smirnowia Bunge Eremospartium* DC. و *Sphaerophysa* است. سرده *Coluteae* سردودمان *Astragalus* و خویشاوندانش است که شامل کلاد *Astragalean* (شامل *Astragalus*، *Oxytropis* و *Sutherlandia*) و گروه *Lessetria* می‌شود (Moghaddam et al., 2017). سرده گون حدود ۱۲ میلیون سال پیش شاکله ریخت‌شناسی سرده را به خود گرفته است؛ ولی به علت شرایط زیست متفاوت، همه صفات تاگزونومیک آن، همگرایی نشان نمی‌دهند و در ظاهر صفات تاگزونومیک، معنی‌دار و گویا نیست و

فقط برای جداسازی واحدها استفاده می‌شود. شواهد تبارزایی و سن‌یابی نشان می‌دهد همه دودمان هم‌زمان واگرا شده‌اند و تکامل با رانش ژنی و گام‌های اولیه به‌طور موازی و هم‌زمان، به تدریج با شعاع‌های متفاوت در مناطق مختلف چه در نیم‌کره جنوبی یا نیم‌کره شمالی، اتفاق افتاده است. در دوره ترشیاری نیز، تغییرات اقلیمی، کوه‌زایی و یخچال‌زایی به واگرایی شتاب داده و همچنین انتشار آنها را پراکنده‌تر کرده است. کلاد *Phaca* (همان زیرسرده *Phaca*) که همه بخش‌های نیایی یا ابتدایی را با ناو پهن و جام زرد پوشش می‌دهد، حدود ۷/۴-۷/۵ میلیون سال پیش به وجود آمده است (Azani et al., 2019). در گروه نیایی، بخش *Caraganella* با کرک دوشاخه‌ای (بخش‌های خشکی پسند و دیرینه) (Podlech, 1975) به‌طور دائمی در بسیاری از مطالعات تبارزایی مولکولی به چشم می‌خورد. این بخش، تک‌تبار است، به‌تنهایی مسیر تکاملی را طی می‌کند و هیچ‌گونه ارتباطی با بخش‌های نیایی ندارد. انفجار گونه‌ها و انشقاق سازشی آنها بر اثر تأثیر شرایط محیطی در دوره ترشیاری بر دیگر بخش‌های نیایی ظاهر شده و به‌طور موازی تکامل یافته است. براساس نتایج به‌دست آمده (Kazempour-Osaloo et al., 2003, 2005)، بخش‌های نیایی مدنظر در این نوشته به ترتیب زیر قرار می‌گیرند:

- (۱) *Caraganella*، (۲) *Chlorostachys*، (۳) *Cenanthrum*، (۴) *Skytropos*، (۵) *Ebracteolati*، (۶) *Coluteocarpus*، (۷) *Aegacantha*، *Caprini*، (۸) *Astragalus*، (۹) *Eremophysa*، (۱۰) *Alopecuroidei* و (۱۱) Gontsch. (Nevski) *Lithoon*.

چون *Pendulina Gontsch.* توصیف و در گروه B به یک ساله‌ها اشاره و در بین آنها تعدادی از بخشه‌های نیایی نیز ذکر شده است که چندان با یافته‌های فیلوژنی همخوانی ندارد. در باقی فلورها چون فلور ترکیه، عراق و فلسطین با توجه به حضور بخشه‌ها، ابتدا یک ساله‌ها و سپس چندساله‌ها تشریح شده است که با یافته‌های تبارزایی، همسویی نشان نمی‌دهد. میان بخشه‌های موجود در دنیای قدیم، حدود ۳۵ بخشه مونوتیپیک (از نظر گونه محدود) و همگی انحصاری محلی هستند و فقط در یک نقطه در عرصه محدود، پراکندگی دارند. از باقی بخشه‌ها، حدود ۷۰ درصد دارای انتشار محدود هستند و فقط ۳۰ درصد آنها انتشار منطقه‌ای دارند؛ بنابراین تنظیم کلید شناسایی با تکیه بر جغرافیای آنها علاوه بر ارائه صفات ریخت‌شناسی، بسیار سودمند و کارا است. عناصر این بخشه‌ها در نیم کره جنوبی (آفریقا) هستند و پس از مهاجرت تعدادی از آنها به آسیای میانه کشیده شده‌اند.

چند نکته حائز اهمیت است:

بخشه *Aegacantha* با جام زرد و گل‌های درشت و ناو پهن، به تدریج پس از واگرایی، گروه *Tragacantha* با پیشگامی *Acanthophace* sect. را تشکیل می‌دهد که در جای خود بحث می‌شود. نتایج تبارزایی ژنوم کلروپلاستی گونه‌های چین (Su et al., 2021) اندکی با نتایج قبلی تفاوت دارد. براساس این مطالعه، ابتدایی‌ترین بخشه‌ها *Galegiformes* DC. و *Pseudosesbanella* Podlch هستند که شامل گونه‌های *A. hoffmisteri* و *A. forestri* Simpson (Klotzsch) Ali می‌شوند. به نظر می‌رسد جابجایی گونه‌ها یا ادغام بخش در همدیگر در مواقعی معقول نباشد. گروه حد واسط که از گروه نیایی، واگرایی

با مقایسه دو یافته مولکولی در ترتیب نیایی با فلورهای معتبر با توجه به نمونه‌های انتخاب شده باید اذعان کرد که طبق مونوگراف Bunge (Bunge, 1868, 1869)، بخشه *Caraganella*، سومین بخشه در توالی فلور بیان شده و علت آن هم کرک دوشاخه‌ای نبوده است؛ بلکه به دلیل داشتن خامه فرچه‌ای است. باقی بخشه‌های موجود در زیرسرده *Phaca*، هم‌تراز یافته‌های مولکولی نبوده است؛ صرف نظر از بعضی تناقضات که در بخشه‌های *Chlorostachys* و *Cenanthrum* دیده می‌شود. جالب توجه اینکه Bunge از نظر توالی، بخشه *Aegacantha* را قبل از *Acanthophace* منظور کرده و بقیه بخشه‌ها را در زیرسرده‌های متعلق به خود گذاشته است. در فلور چین، ابتدا یکساله‌ها و سپس چند ساله‌ها جانمایی شده‌اند (Xu and Podlech, 2010) که از نظر جانمایی بخشه‌ها، بسیار نزدیک به یافته‌های مولکولی است؛ اما دو بخشه *Pseudosesbanella* و *Galegiformes* برخلاف یافته‌های مولکولی (Su et al., 2021) در میان بخشه‌های دیگر قرار دارند؛ زیرا توصیف جدید بخش دوم و انتقال گونه به بخشه اول منطبق با نتایج تبارزایی نیست. فلور مغولستان برحسب تعداد بخشه‌ها و غنای گونه‌ای بخشه‌های *Cenanthrum*، *Caprini* و *Alopecuroidei* نیز توصیف شده است. درباره فلور کشورهای آفریقایی برحسب بخشه‌های موجود ذکر این موضوع جالب است که در کشورهای الجزیره، مصر، مراکش، لیبی، تونس، اتیوپی، اریتره، کنیا، تانزانیا، اوگاندا و آفریقای جنوبی ابتدا به تناوب بخشه‌های نیایی موجود در آن کشورها توصیف و سپس یک ساله‌ها تشریح شده است. در فلور پاکستان (Ali, 1980) برحسب غنای گونه‌ای، بخشه‌های نیایی

اجباری نقشی ایفا می‌کنند. گروه پیشرفته شامل تعداد زیادی از بخشه‌های کرک ساده، کرک دوشاخه‌ای همراه با یک بخشه‌خاردار با کرک دوشاخه و تعدادی از بخشه‌های یک‌ساله است. سردودمان این گروه کلاد *Hypoglottidei* و دارای کرک ساده است. این دودمان بسیار پیچیده و غیر شفاف است؛ زیرا بخشه‌های کرک ساده و دوشاخه با داشتن انتشار بسیار گسترده، از شرق تا غرب آسیا را پوشش می‌دهند و شامل بخشه‌های بسیار بزرگی هستند که عناصر آنها پراکنش زیادی دارند و تمایز صفات به‌علت جوانی گروه به‌طور چشمگیر صورت نگرفته است. مسئله مهم در گروه پیشرفته این است که رویشگاه برحسب پراکنش و موقعیت جغرافیایی در هزار سال گذشته شاید ژن‌هایی را از واحدهای دیگر گرفته باشد؛ زیرا گونه‌های درون هر بخشه، توالی‌های متفاوتی را نشان می‌دهند و در نتیجه، در نقاط مختلف کلاد قرار می‌گیرند؛ پس به همین دلیل در بخشه‌های بزرگ، گونه‌های درون آن در نقاط مختلف و در لابه‌لای بخشه‌های متفاوت پراکنده هستند و ترسیم موقعیت حقیقی گونه‌ها در درون بخشه‌ها قدری مشکل‌ساز است. این وضعیت بیشتر در بخشه‌های کرک ساده چون *Hypoglottidei* Bunge، *Stereothrix* و *Malacothrix* دیده می‌شود. شاید وراثت محیطی باشد و در شرایط آدافیک و کلماتیک با آنکه به‌طور کامل متفاوت هستند، تمایز صفات به‌صورت واحد رده‌بندی دیده نمی‌شود؛ ولی با صفات موجود، امکان دسته‌بندی این بخشه‌ها به گروه‌های کوچک‌تر و خارج کردن آنها از حالت چندناحیه‌ای، تا در یک منطقه فلورستیک قرار گیرند و بهتر شناسایی شوند، وجود دارد. واگرایی بخشه‌ها Kazempour et al., 2003, 2005) به شرح زیر است:

نشان می‌دهد، شامل همه‌گون‌های خاردار می‌شود. با تعجب، دو بخشه *Inceni* و *Macrosemium* که اولی جزء بخشه‌های کرک دوشاخه‌ای و دومی از بخشه‌های کرک ساده هستند، در گروه حد واسط قرار می‌گیرند؛ همچنین بخشه *Leucocercis* (سومی) با داشتن ویژگی‌های خاردار و کرک دوشاخه، در این گروه است. بخشه اولی و سومی به‌علت داشتن کانال تولید کثیرا و دومی به‌دلیل داشتن گل‌هایی که ناخنک بال و ناو به لوله‌میله پرچم چسبیده است، در این گروه حضور دارند. گفتنی است که بخشه *Inceni* تک‌نیایی است. در دودمان این گروه، بخشه *Acanthophace* شاخه‌خواهری سردودمان‌های گون‌های خاردار است. در گروه حد واسط به ترتیب بخشه‌های زیر یکی پس از دیگری قرار گرفته‌اند:

(۱) *Acanthophace* (۲) *Polystegis* (۳) *Poterion* (۴) *Hymenostegis* (۵) *Microphysa* (۶) *Campylanthus* (۷) *Anthylloidei* (۸) *Bunge* (۹) *Leucocercis* (۱۰) *Bunge* (۱۱) *Rhacophorus* و *Platonychium* (۱۲) *Macrophyllium* Boiss.

سه موضوع در این گروه شایان توجه است: اول اینکه تعدادی از بخشه‌ها با گل آذین‌های پاراکلاد به چشم می‌خورند؛ دوم اینکه در بخشه‌های *Rhacophorus*، *Macrophyllium* و *Platonychium* گل‌ها در همگل آذین قرار گرفته‌اند؛ سوم اینکه بعضی از بخشه‌های این گروه مانند *Campylanthus*، *Anthylloidei*، *Microphysa* و *Hymenostegis* همگی دارای کاسه‌های بزرگ و متورم ولی دارای جام کوچک و الوان هستند. به نظر می‌رسد در دو گروه دوم و سوم حشرات در خودگرده‌افشانی یا گرده‌افشانی

(۷) *Cystodes* Bunge (۶) *Onobrychoidei*
 (۹) *Erioceras* Bunge (۸) *Cremoceras* Bunge
 و *Acantherioceras* Rech. f. (۱۰) *Trachycercis*
 (۱۱) *Macrocystodes* Popov. شمای اجمالی انشقاق
 و واگرایی بخشه‌های مختلف از گروه‌های ابتدایی به
 حد واسط و پیشرفته از دودمان نیاکان در شکل ۹ نشان
 داده شده است.

آغاز واگرایی از بخشه‌های ساده به طرف بخشه‌های
 کرک دوشاخه است. شاید تلاقی واگرایی از بخشه
Malacothrix Bunge باشد؛ چون ساختار میوه مشابهی
 دارند.

در کل واگرایی بخشه‌ها در گروه پیشرفته، صرف
 نظر از تفاوت‌های درون بخشه به صورت زیر است:

(۱) *Hypoglottidei* (۲) *Malacothrix* (۳)
Stereothrix (۴) *Ornithopodium* (۵)

Coluteae	Primitive sections (7.4- 7.5 Ma)	Intermediate sections	Advanced sections
Lessertia →	Caraganella (1), Chlorostachys (2)	Acanthophaea	Hypoglottidei
	Cenanthrum (3)	Polystegis	Malacothrix
Sutherlandia →	Skytropos (4)	Poterion (infl.)	Stereothrix
	Aegacantha (5)	Campylanthus (infl.)	Ornithopodium
Eremopartium →	Chronopus (6)	Hymenostegis (infl.)	Onobrychoidei
	Ebracteolati (7)	Microphysa (infl.)	Onobrychoidei
	Coluteocarpus (8)	Campylanthus (infl.)	Cystodes
Smirnowia →	Caprini (9)	Anthylloidei (infl.)	Cremoceras, Erioceras
	Astragalus (10), Eremophysa (11), Lithoon (12)	Argaeus (medi)	Trachycercis
	Alopeuroidei (13), Laxiflori (14)	Leucocercis (Medi)	Acantherioceras
Sphaerophysa →	Galegiformes (15), Pseudosesbanella (16)	Rhacophorus	Macrocystodes
	Gontcharoviella (17), Komaroviella (18)	Platonychium	?
	Pendulina (19)	Peterophorus, Macrophyllum	?
Swainsonia →	Scherematoviana (20)	Incani (Medi) Herb., Macrosemium	?
	Skytropos (21)	Tragacantha (medi)	?

شکل ۹- شمای اجمالی انشقاق و واگرایی تعدادی از بخشه‌های مختلف از گروه‌های ابتدایی به حد واسط و پیشرفته از دودمان نیاکان

منابع

- Ali, S. E. (1980). *Flora of Pakistan*. Islamabad: University of Karachi.
- Aplai. (2021). *Location of the Bering Strait in the region*. Retrieved from: https://commons.wikimedia.org/wiki/File:Bering_Strait_in_its_region.svg
- Azani, N., Bruneau, A., Wojciechowski, M. F., & Zarre, S. (2017). Molecular phylogenetics of annual *Astragalus* (Fabaceae) and its systematic implications. *Botanical Journal of the Linnean Society*, 184(3), 347-365.
- Azani, N., Bruneau, A., Wojciechowski, M. F., & Zarre, S. (2019). Miocene climate change as a driving force for multiple origins of annual species in *Astragalus* (Fabaceae, Papilionoideae). *Journal of Molecular Phylogenetics and Evolution*, 137, 210-221.
- 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 rpl32-trnL(UAG) sequences. *Nordic Journal of Botany*, 37(2), 1-20.
- Barneby, R. (1964). Atlas of North American *Astragalus*. *Memoirs of the New York Botanical Garden*, 13, 1-1188.
- Boissier, E. (1872). *Flora Orientalis*. Vol. 2. Basel: Geneva.
- Bunge, A. (1868). Generis *Astragali* species *Gerontogaeae*. *Pars prior, claves diagnosticae*. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg, Septième série*, 11, 1-140.
- Bunge, A. (1869). Generis *Astragali* species *Gerontogaeae*. *Pars altera, Specierum enumeration*. *Mémoires de l'Académie Impériale des Sciences de Saint Pétersbourg, Septième série*, 15, 1-245.
- Bagheri, A., Maassoumi, A. A., Rahiminejad, M. R., Brassac, J., & Blattner, F. R. (2017). Molecular phylogeny and divergence times of *Astragalus* section *Hymenostegis*: An analysis of a rapidly diversifying species group in Fabaceae. *Journal of Scientific Reports*, 7(1), 1-9.
- Chamberlain, D. F., & Matthews, V. A. (1970). Genus *Astragalus*. In Davis, P. H. (Ed.). *Flora of Turkey and the east Aegean Islands*. Vol. 3. Edinburgh: Edinburgh University Press. 49-254.
- Chater, A. O. (1968). *Leguminosae in Flora Europaea*. Vol. 2. Cambridge: Cambridge University Press.
- Coulot P., Rabaute, P., & Maassoumi, A. A. (2021). Societe Botanique d'Occitanie, Carnets botaniques, Connaissance du genre *Astragalus* L., 2-sect. *Incani*, 1-10.
- Dastpak, A., Kazempour-Osaloo, S., Maassoumi, A. A., & Amirahmadi, A. (2013). Phylogenetic analysis of *Astragalus* sect. *Ammodendron* (Fabaceae) based on nrDNA ITS and two cpDNAs, psbA-trnH and trnT-trnY sequences. *Journal of Biochemical Systematics and Ecology*, 50, 459-466.
- Goncharov, N. F., Borisova, A. G., Gorshkova, S. G., Popov, M. G., & Vasilchenko, I. T. (1965). *Astragalus*. In Komarov V. L., & Shishkin B. K. (Eds.). *Flora of the USSR*. Israel Program for Scientific Translations/Smithsonian Institution and the National Science Foundation, Jerusalem/Washington. Pp. 1-918.
- Javanmardi, F., Kazempour-Osaloo, S., Maassoumi, A. A., & Nejadshatirai, T. (2012). Molecular phylogeny of *Astragalus* section *Alopecuroidei* (Fabaceae) and its allies based on nrDNA ITS and three cpDNAs, matK, trnT-trnY and trnH-psbA sequences. *Journal of Biochemical Systematics and Ecology*, 45, 171-178.
- Kazemi, M., Kazempour Osaloo, S., Maassoumi, A. A., & Rastegar Pouyani, E. (2009). Molecular phylogeny of selected Old World *Astragalus* (Fabaceae): incongruence among chloroplast trnL, ndhF and nuclear ribosomal DNA ITS sequences. *Nordic Journal of Botany*, 27, 425-436.

- Khalili, Z., Kazempour-Osaloo, S., & Maassoumi, A. A. (2020). Phylogeny and morphological traits evolution of *Astragalus* sects. Acanthophaea and Aegacantha in Iran on the basis of nrDNA ITS and rpl32-trnLUAG sequences. *Nova Biologica Reperta*, 7(2), 228-241.
- Khalili, Z., Naderi-Safar, K., Darzi, R., Motvallizadeh, M., Rezaee, K., Heydari, B., Maassoumi, A. A., & Kazempour-Osaloo, Sh. (2022). *Insights into phylogenetic relationship and evolution of spiny cushion forming Astragalus (Fabaceae) based on nuclear and 3 plastid DNA sequences* (in press).
- Maassoumi, A. A. (1998). *Astragalus in the Old World, Check List*. Tehran: Research Institute of Forests and Rangeland.
- Maassoumi, A. A. (2000). *Astragalus in Iran*. Vol. 4. Tehran: Research Institute of Forests and Rangelands.
- Maassoumi, A. A. (2003). *Flora of Iran*. Vol. 43. Tehran: Research Institute of Forests and Rangelands.
- Maassoumi, A. A., & Ashouri, P. (2022). The hotspots and conservation gaps of the mega genus *Astragalus* (Fabaceae) in the Old-World. *Biodiversity and Conservation*. <https://doi.org/10.1007/s10531-022-02429-2>
- Maassoumi, A. A., Kazempour-Osaloo, S., & Sotoodeh, A. (2016). A new infrageneric grouping of *Astragalus* (Fabaceae). *The Iranian Journal of Botany*, 22(2), 88-100.
- Maassoumi A. A. (2020a). *The comprehensive online resource for Mega genus of Astragalus*. Retrieved from: <http://astragalusofworld.com>
- Maassoumi A. A. (2020b). *A checklist of Astragalus in the world*. Tehran: Research Institute of Forests and Rangelands.
- Maire, R. (1932). Contribution à l'étude de la Flore de l'Afrique du Nord (Fasc. 19). *Bulletin de la Société d'histoire naturelle de l'Afrique du nord*, 23, 163-221.
- Moghaddam, M., Kazempour-Osaloo, S., Hosseiny, H., & Azimi, F. (2017). Phylogeny and divergence times of the Coluteoid clade with special reference to *Colutea* (Fabaceae) inferred from nrDNA ITS and two cpDNAs, matK and rpl32-trnL(UAG) sequences data. *Journal of Plant Biosystems*, 151, 1082-1093.
- Naderi Safar, K., Kazempour-Osaloo, S., Maassoumi, A. A., & Zarre, S. (2014). Molecular phylogeny of *Astragalus* section *Anthylloidei* (Fabaceae) inferred from nrDNA ITS and plastid rpl32-trnL (UAG) sequence data. *Turkish Journal of Botany*, 38(4), 637-652.
- Kazempour-Osaloo, S., Maassoumi, A., & Murakami, N. (2003). Molecular systematics of the genus *Astragalus* L. (Fabaceae): Phylogenetic analyses of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacers and chloroplast gene ndh F sequences. *Journal of Plant Systematics and Evolution*, 242(1), 1-32.
- Kazempour-Osaloo S., Maassoumi, A., & Murakami, N. (2005). Molecular systematics of the Old World *Astragalus* (Fabaceae) as inferred from nrDNA ITS sequence data. *Brittonia*, 57(4), 367-381.
- Podlech, D. (1975). Revision der Sektion Caraganella Bunge der Gattung *Astragalus* L. *Mitt. Bot. Staatssamml. München*, 12, 153-166.
- Podlech, D. (1982). Neue Aspekte zur Evolution und gliederung der Gattung *Astragalus* L.. *Mitt. Bot. München*, 18, 359-378.
- Podlech, D. (1986). Taxonomic and phytogeographical problems in *Astragalus* of the Old World and South-West Asia. *Proceedings of the Royal Society of Edinburgh. Section B. Biological Sciences*, 89,37-43

- Podlech, D. (1999). Papilionaceae III: *Astragalus* I. In Rechinger, K. H. (Ed.), *Flora Iranica*. Vol. 174. Graz: Akademische Drucks-U Verlagsanstalt.
- Podlech, D., Zarre, Sh., & Maassoumi, A. A. (2001). Papilionaceae IV: *Astragalus* II. In Rechinger, K. H. (Ed.), *Flora Iranica*. Vol. 175. Graz: Akademische Drucks-U Verlagsanstalt.
- Podlech, D., Zarre, Sh., & Maassoumi, A. A. (2010). Papilionaceae VI: *Astragalus* IV. In Rechinger, K. H. (Ed.), *Flora Iranica*. Vol. 178. Graz: Akademische Drucks-U Verlagsanstalt.
- Podlech, D., Maassoumi, A. A., & Zarre, Sh. (2012). Papilionaceae VII: *Astragalus* V. In Rechinger, K. H. (Ed.), *Flora Iranica*. Vol. 179. Graz: Akademische Drucks-U Verlagsanstalt.
- Podlech, D., & Zarre, Sh. (2013). *A taxonomic Revision of the genus Astragalus in the Old World*. Vols. 1–3. Wien: Naturhistorisches Museum.
- Sanderson, M. J. & Wojciechowski, M. F. (1996). Diversification rates in a temperate legume clade: Are there “so many species” of *Astragalus* (Fabaceae)? *American Journal of Botany*, 83(11), 1488–1502.
- Su, Ch., Duan, L., Liu, P., Liu, J., Chang, Z., & Wen, J. (2021). Chloroplast phylogenomics and character evolution of eastern Asian *Astragalus* (Leguminosae): Tackling the phylogenetic structure of the largest genus of flowering plants in Asia. *Journal of Molecular Phylogenetics and Evolution*, 156.
- Townsend, C. C., & Guest, E. (1974). *Flora of Iraq*. Vol. 3. Baghdad: Ministry of Agriculture and Agrarian Reform.
- Wojciechowski, M. F. (2005). *Astragalus* (Fabaceae): A molecular phylogenetic perspective. *Brittonia*, 57(4), 382-396.
- Wojciechowski, M. F., Sanderson, M. J., & Hu, J. M. (1999). Evidence on the monophyly of *Astragalus* (Fabaceae) and its major subgroups based on nuclear ribosomal DNA ITS and chloroplast DNA trnL intron data. *Systematic Botany*, 24(3), 409-437.
- Xu, L., & Podlech, D. (2010). *Astragalus* L. In Wu, Z. Y. & Raven, P. H. (Eds.) *Flora of China*. Cambridge: Harvard University Herbaria. 328- 453.
- Zarre, Sh. (1998). *Systematic Revision of Astragalus sects Adiaspastus, Macrophyllium and Peterophorus (Fabaceae)*. (n.p).
- Zarre, S., & Duman, H. (1998). Three new Tragacanthic species of the genus *Astragalus* (Fabaceae) from Turkey. *Edinburgh Journal of Botany*, 55(3), 351-358.
- Zarre, Sh., Maassoumi, A. A., & Podlech, D. (2008). Papilionaceae V: *Astragalus* III. In Rechinger, K. H. (Ed.), *Flora Iranica*. Vol. 177. Graz: Akademische Drucks-U Verlagsanstalt.
- Zohary, M. (1972). *Flora of Palestina*. Vol. 2. Jerusalem: Israel Academy of Science and Humanities.

