

بررسی گرده‌شناسی در برخی گونه‌های گروه خویشاوند هلیانته (Heliantheae alliance) و اهمیت سیستماتیک آن

ندا عطا‌زاده ✉: استادیار گروه زیست‌شناسی، دانشکده علوم پایه، دانشگاه یاسوج، یاسوج، ایران (nedaatazadeh98@gmail.com; n.atazadeh@yu.ac.ir)

خلاصه

گروه خویشاوند هلیانته (Heliantheae alliance) با ۱۳ قبیله، حدود ۴۶۰ جنس و ۵۵۰۰ گونه، نزدیک به ۲۵-۲۰ درصد از گونه‌های شناخته شده کاسنیان را در بر می‌گیرد و اعضای آن بیشتر در مناطق معتدل گرم پراکنش دارند. حدود طبقه‌بندی این گروه همواره پیچیده و بحث‌برانگیز بوده است. ریخت‌شناسی گرده، به دلیل پایداری نسبی برخی صفات، می‌تواند اطلاعات ارزشمندی در مطالعات سیستماتیک این گروه فراهم کند. هدف این مطالعه، شناسایی و توصیف تیپ‌های گرده‌ای در آرایه‌های منتخب از گروه خویشاوند هلیانته براساس صفات گرده‌شناسی و بررسی روابط بین قبیله‌ها، زیرقبیله‌ها، جنس‌ها و گونه‌های بررسی شده با استفاده از این داده‌ها بود. به این منظور، ریخت‌شناسی گرده نه گونه از نه جنس متعلق به پنج قبیله Heliantheae, Eupatorieae, Coreopsideae, Tageteae و Millerieae با استفاده از میکروسکوپ الکترونی روبشی (SEM) بررسی شد. نتایج تحلیل‌های خوشه‌بندی و رسته‌بندی، سه تیپ گرده‌ای مجزا شامل *Helianthus*, *Eupatorium* و *Xanthium* را در گونه‌های مورد مطالعه شناسایی کرد. روش تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA) نشان داد که اندازه گرده، ارتفاع خارها، نسبت ارتفاع خارها به قطر آن‌ها و فاصله بین خارها مهم‌ترین صفات در تفکیک این تیپ‌های گرده‌ای بودند. نتایج این پژوهش نشان داد که صفات گرده‌شناسی، به ویژه ویژگی‌های مرتبط با اندازه گرده و ریخت‌شناسی خارها، می‌توانند شواهد ارزشمندی برای تعیین و گروه‌بندی آرایه‌های مورد مطالعه و شناسایی تیپ‌های گرده فراهم کنند.

واژه‌های کلیدی: تحلیل‌های خوشه‌بندی و رسته‌بندی، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی، ریخت‌شناسی گرده، کاسنیان، میکروسکوپ الکترونی روبشی

Palynological study in some species of the Heliantheae alliance and its systematic significance

Neda Atazadeh ✉: Assistant Prof., Department of Biology, Faculty of Science, Yasouj University, Yasouj, Iran (nedaatazadeh98@gmail.com; n.atazadeh@yu.ac.ir)

Abstract

The Heliantheae alliance, with 13 tribes, approximately 460 genera, and 5,500 species, comprises nearly 20–25% of the known species of the Asteraceae, and its members are mainly distributed in warm temperate regions. The taxonomic boundaries of this group have always been complex and controversial. Pollen morphology, due to the relative conservatism of some pollen features, can provide valuable information for systematic studies of this group. The aim of this study was to identify and describe pollen types in the selected taxa of the Heliantheae alliance based on palynological features and to investigate relationships among the studied tribes, subtribes, genera, and species using these data. For this purpose, pollen morphology of 27 taxa from nine genera belonging to five tribes, namely, Coreopsideae, Eupatorieae, Heliantheae, Millerieae, and Tageteae, was examined using scanning electron microscopy (SEM). The results of clustering and ordination analyses identified three distinct pollen types including *Helianthus*, *Eupatorium*, and *Xanthium* among the studied species. The principal component analysis (PCA) method showed that, pollen size, spine height, the ratio of spine height to spine diameter and distance between spines were the most important features for distinguishing these pollen types. The results of this study showed that, pollen features, particularly those related to pollen size and spine morphology, can provide valuable evidence for distinguishing and grouping the studied taxa and identifying distinct pollen types.

Keywords: Asteraceae, clustering and ordination analyses, pollen morphology, principal component analysis, SEM

قبیله *Heliantheae* Cass. نخستین بار توسط کاسینی در سال ۱۸۱۹ معرفی شد (Cassini 1819). محدوده این قبیله همواره موضوع بحث و اختلاف نظر میان پژوهشگران بوده و براساس مفهوم گسترده (*sensu lato*) یا محدود (*sensu stricto*) به شکل‌های متفاوتی تفسیر شده است (Cassini 1829, Bentham & Hooker 1873, Robinson 1981, Bremer 1996). با این حال، مطالعات فیلوژنتیکی مبتنی بر داده‌های مولکولی توسط بالدوین و همکاران (Baldwin *et al.* 2002)، پانرو و فانک (Panero & Funk 2002)، پانرو (Panero 2007) و بالدوین (Baldwin 2009) به روشنی نشان دادند که *Heliantheae* در مفهوم سنتی و گسترده (*s. lat.*) خود قابل پذیرش نیست و باید در مفهوم محدود (*s. str.*) به عنوان یک آرایه تک‌تبار در نظر گرفته شود. براساس این مطالعات، ۱۲ قبیله دیگر شامل *Coreoideae* Lindl., *Milleriade* Lindl., *Tageteae* Cass., *Feddeae* Pruski, *Heleniade* Lindl., *Madieae* Jeps., *Chaenactiade* B.G.Baldwin, *Bahieae* B.G.Baldwin, *Perityleae* B.G.Baldwin, *Eupatoriade* Cass., *Neurolaeneae* Rydb., *Polymniade* Panero. که پیش‌تر در مفهوم گسترده *Heliantheae* قرار داشتند، به همراه *Heliantheae* در یک گروه تکاملی بزرگ‌تر تحت عنوان گروه خویشاوند هلیانته (*Heliantheae alliance*) قرار گرفتند (Panero 2005, 2007, Baldwin 2009, Susanna *et al.* 2020).

گروه خویشاوند هلیانته براساس دیدگاه پانرو (۲۰۰۷)، یا گروه هلیانته (*Heliantheae group*) در مفهوم برمر (Bremer 1996)، شامل حدود ۴۶۰ جنس و ۵۵۰۰ گونه است و نزدیک به ۲۵-۲۰ درصد از گونه‌های شناخته شده کاسنیان (*Compositae/Asteraceae*) را در بر می‌گیرد. این گروه شامل گیاهانی مانند گل‌های آفتابگردان (*Helianthus L.*)، علف‌های هرز عطسه‌آور (*Ambrosia L.*) و افاتوریوم‌ها (*Eupatorium L.*) بوده و بیشتر در مناطق نیمه‌گرمسیری، گرمسیری و معتدل گرم دنیای جدید پراکنش دارد، در حالی که حضور آن در سایر نقاط جهان محدود است (Barkley 2006, Funk *et al.* 2009). کاسنیان به عنوان یکی از بزرگ‌ترین تیره‌های گیاهان گل‌دار، بخش قابل توجهی از فلور ایران را تشکیل می‌دهد (Ghahremaninejad *et al.* 2025). تنوع گسترده صفات ریخت‌شناسی مورد استفاده در طبقه‌بندی سطوح بالاتر این تیره، از جمله وجود یا عدم وجود پالیا، انواع پاپوس، رنگ و شکل رأس بساک و نیز شکل شاخه‌های خامه، سبب شده است که تاریخچه طبقه‌بندی گروه خویشاوند هلیانته همواره پیچیده و پویا باشد. این تنوع ریخت‌شناسی، دستیابی به یک نظام طبقه‌بندی سطح بالا را که هم منعکس کننده گروه‌های تک‌تبار باشد و هم جایگاه قبیله متنوع *Eupatoriade* را به عنوان یک واحد مستقل حفظ کند، با چالش‌هایی مواجه کرده است (Baldwin *et al.* 2002, Panero & Funk 2002, Panero 2007, Baldwin 2009).

اسکوارلا و همکاران (Skvarla *et al.* 1977) تیپ گرده هلیانتیوید (*Heliantoid*) را براساس ریزساختار اگزین و با استفاده از میکروسکوپ الکترونی عبوری (TEM) برای اعضای *Asteroideae* شناسایی و معرفی کردند. در این تیپ، سطح اگزین دانه‌های گرده، خاردار (*echinate*) است و خارها معمولاً مخروطی و نسبتاً بلند بوده و از یک بخش قاعده‌ای حاوی کانال‌های باریک و یک بخش رأسی کاملاً توپر (*solid*) تشکیل شده است. اگزین از نوع *caveate* است و بین لایه خارجی و داخلی آن حفره‌ای موسوم به *cavea* وجود دارد. از دیگر ویژگی‌های شاخص این تیپ می‌توان به وجود فورامن‌های داخلی (*internal foramina*) در پایه ستونک‌های اگزین اشاره کرد که تنها به طور واضح با TEM قابل مشاهده هستند. ورتلی و همکاران (Wortley *et al.* 2012) نیز با بررسی دانه‌های گرده برخی جنس‌های متعلق به دو قبیله *Astereae* و *Gnaphalieae*، ضمن تأیید نتایج مطالعه پیشین، نشان دادند که گونه‌های مورد بررسی دارای تیپ گرده هلیانتیوید هستند.

بلک‌مور و همکاران (Blackmore *et al.* 2009) با بررسی تکامل گرده در کاسنیان، بر اهمیت صفاتی همچون شکل گرده، تزیینات اگزین و ساختار و اندازه خارها، به ویژه در *Asteroideae* تأکید کردند. مزاری و همکاران (Mazari *et al.* 2012) نیز با مطالعه ریخت‌شناسی گرده هفت گونه متعلق به هفت جنس از کاسنیان، از جمله برخی اعضای گروه خویشاوند هلیانته مانند *Xanthium* و *Tagetes erecta L.* *strumarium L.* تنوع قابل توجهی در شکل و اندازه گرده، طول خارها و تعداد آن‌ها در نمونه‌های مورد بررسی مشاهده کردند. استانسکی و همکاران (Stanski *et al.* 2013) نیز ریخت‌شناسی گرده پنج جنس متعلق به *Astereae* و *Heliantheae* را در برزیل با استفاده از میکروسکوپ الکترونی روبشی (SEM) بررسی کردند. براساس نتایج آن‌ها، دانه‌های گرده این دو قبیله دارای ویژگی‌های مشترکی، نظیر گرده‌های سه شیاره-سه منفذ (*3-colporate*) و تزیینات اگزین خاردار بودند، اما از نظر اندازه، ساختار و ظاهر خارها با یکدیگر تفاوت داشتند. کوتینهو و همکاران (Coutinho *et al.* 2016) نیز با مطالعه ریزساختار اگزین شش گونه از *Ecliptinae* از جمله *E. prostrata* با استفاده از SEM و TEM، در تمامی گونه‌های مورد بررسی، اگزینی از نوع *caveate* با یک لایه ستونک و فورامن‌های داخلی عمدتاً

دایره‌ای تا نیم‌دایره‌ای که از ویژگی‌های شاخص تیپ گرده هلیانتیوید است، مشاهده کردند. همچنین، استانسکی و همکاران (Stanski et al. 2018) با بررسی گرده‌شناسی ۱۰ گونه متعلق به نه جنس از *Senecioneae*، *Mutiseae*، *Inuleae*، *Eupatorieae*، *Anthemideae* و *Senecioneae* در برزیل، گونه‌های مورد مطالعه را براساس صفات ریزریخت‌شناسی دانه‌های گرده در چهار گروه گرده‌ای به نام‌های *Anthemis*، *Eupatorium*، *Centaurea* و *Senecio* طبقه‌بندی کردند. سالاما و همکاران (Salamah et al. 2019) با مطالعه دانه‌های گرده ۱۴ گونه از هشت قبیله متعلق به کاسنیان در اندونزی، شامل برخی از اعضای *Heliantheae*، مانند *Eclipta prostrata* (L.) L. و *Bidens pilosa* L. نشان دادند که شکل گرده، تزیینات سطح اگزین و ویژگی‌های روزنه می‌توانند به عنوان صفات متمایزکننده در میان نمونه‌های مورد بررسی به کار روند. اوسما و همکاران (Usma et al. 2022) با بررسی ویژگی‌های دانه‌های گرده ۱۹ گونه از کاسنیان، شامل برخی از اعضای گروه خویشاوند هلیانته در پاکستان، نشان دادند که تزیینات اگزین در تمامی گونه‌های بررسی شده از نوع خاردار بوده و اندازه و تعداد خارها می‌تواند از نظر تاکسونومی در تمایز گونه‌ها نقش مهمی ایفا کند. پروین و رئوف (Perveen & Rauf 2023) نیز با مطالعه ریخت‌شناسی دانه‌های گرده ۱۱ گونه متعلق به هشت جنس (*Parthenium*، *Helianthus*، *Blainvillea* Cass.، *Eclipta* L.) از این قبیله در پاکستان، نشان دادند که شکل دانه‌های گرده عموماً از *prolate-spheroidal* تا *prolate* و به ندرت از نوع *oblate-spheroidal* یا *spheroidal* بودند. در مطالعات ایشان، سطح اگزین نیز معمولاً خاردار بود، با این تفاوت که در جنس‌های *Xanthium* و *Parthenium* خارها کوتاه‌تر مشاهده شدند. نتیجتاً، تحلیل خوشه‌ای براساس تزیینات اگزین، دو تیپ گرده‌ای زیر را شناسایی و معرفی کرد: تیپ *Helianthus* با تزیینات خاردار و تیپ *Xanthium* با خارهای کوتاه. نتایج این مطالعه نشان داد که ویژگی‌های دانه‌های گرده برای شناسایی آرایه‌ها در سطح گونه در این قبیله مفید هستند. ویژگی‌های نسبتاً حفظ شده دانه‌های گرده، اطلاعات ارزشمندی برای درک تکامل فنوتیپی و حل مسایل طبقه‌بندی در سطوح مختلف، از قبیله تا جنس و گونه فراهم می‌کنند. این ویژگی‌ها، اهمیت استفاده از ریخت‌شناسی گرده را به ویژه در مطالعات سیستماتیک گیاهی برجسته کرده‌اند (Blackmore 2007, Hesse & Blackmore, 2013, Wanninger 2015, Lin et al. 2023). مطالعات پیشین نشان داده‌اند که صفات مهم گرده‌شناسی، مانند شکل گرده، تزیینات اگزین و ویژگی‌های خارها، اطلاعات ارزشمندی برای طبقه‌بندی کاسنیان فراهم کرده‌اند. این صفات با بهره‌گیری از روش‌های میکروسکوپی (به ویژه میکروسکوپ الکترونی روبشی)، در مطالعات سیستماتیک این تیره مورد استفاده قرار گرفته‌اند (Atazadeh et al. 2020, Pakravan et al. 2024, Qu et al. 2025a, b, Atazadeh & Ghahremaninejad 2025a, b, 2026a, b).

پژوهش حاضر، با هدف بررسی صفات گرده‌شناسی در برخی از آرایه‌های گروه خویشاوند هلیانته در ایران انجام شد. اهداف این مطالعه عبارت بودند از: (۱) شناسایی و شرح تیپ‌های گرده‌ای در آرایه‌های منتخب از گروه هلیانته براساس ویژگی‌های گرده‌شناسی، (۲) بررسی روابط میان زیرقبیله‌ها، جنس‌ها و گونه‌های بررسی شده با استفاده از داده‌های گرده‌شناسی و (۳) ارزیابی سیستماتیکی صفات گرده‌شناسی در این گروه.

روش بررسی

- مواد گیاهی

در این پژوهش، دانه‌های گرده در مجموع از ۲۷ نمونه گیاهی متعلق به نه گونه (برای هر گونه، سه فرد مستقل از یک جمعیت) و نه جنس از پنج قبیله شامل *Coreopsideae* (یک گونه)، *Eupatorieae* (یک گونه)، *Heliantheae* (چهار گونه)، *Millerieae* (دو گونه) و *Tageteae* (یک گونه) مورد بررسی قرار گرفت. آرایه‌های بررسی شده شامل نمایندگانی از قبیله‌های مختلف گروه خویشاوند هلیانته بودند و براساس دسترسی به نمونه‌های مناسب، به‌ویژه نمونه‌های گل‌دار قابل استفاده برای بررسی گرده‌شناسی، انتخاب شدند. گرده‌ها از نمونه‌های تازه و نیز نمونه‌های خشک هرباریوم‌های T، FUMH و IRAN در ایران استخراج شدند. مخفف نام هرباریوم‌ها براساس Thiers (2026+) تنظیم گردید (جدول ۱). تمامی نمونه‌ها به دقت بررسی شدند و تنها نمونه‌هایی که دارای گل‌ها و دانه‌های گرده سالم بودند، برای مطالعه انتخاب شدند. همچنین، نام گونه‌ها براساس پایگاه Plants of the World Online (POWO 2026) به‌روزرسانی شد.

جدول ۱- گونه‌های بررسی شده از گروه خویشاوند هلیانته و اطلاعات هرباریومی آن‌ها در ایران

Table 1. Investigated species of the Heliantheae alliance and their voucher information in Iran

No.	Taxon	Tribe	Subtribe	Locality	Altitude (m)	Longitude (E)	Latitude (N)	Voucher No.
1	<i>Bidens tripartita</i> L.	Coreopsidae	Coreopsidinae	Gilan Prov.: Rudbar, Siahруд Protected Area	1259	49° 25' 25"	36° 49' 26"	23262 (T)
2	<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	Eupatorieae	Eupatoriinae	N. Khorasan Prov.: Esfarayen, Sarigol Protected Area	1528	57° 40' 28"	36° 58' 38"	5195 (T)
3	<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	"	Ambrosiinae	Razavi Khorasan Prov.: Mashhad	974	59° 37' 29"	36° 19' 32"	3820 (FUMH)
4	<i>Xanthium spinosum</i> L.	"	Ambrosiinae	Mazandaran Prov.: Neka, Hezarjarib Protected Area	1230	53° 58' 37"	36° 27' 42"	7511 (T)
5	<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	"	Ecliptinae	Mazandaran Prov.: Babol, Ramnet village	10	52° 44' 06"	36° 34' 13"	13566 (T)
6	<i>Helianthus tuberosus</i> L.	"	Helianthinae	Razavi Khorasan Prov.: Mashhad	974	59° 37' 29"	36° 19' 32"	20172 (T)
7	<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	Millerieae	Milleriinae	Gilan Prov.: Rudbar, Siahруд Protected Area	1259	49° 25' 25"	36° 49' 26"	3798 (T)
8	<i>Sigesbeckia orientalis</i> L.	"	Milleriinae	Gilan Prov.: Rudbar, Siahруд Protected Area	1259	49° 25' 25"	36° 49' 26"	4021 (T)
9	<i>Tagetes erecta</i> L.	Tageteae	Tagetinae	E. Azerbaijan Prov.: Miyaneh	1107	47° 42' 20"	37° 25' 54"	75850 (IRAN)

- بررسی و اندازه‌گیری صفات گرده‌شناسی

دانه‌های گرده برای بررسی با استفاده از میکروسکوپ نوری (LM) و میکروسکوپ الکترونی روبشی (SEM) آماده شدند. تمامی مراحل آماده‌سازی و بررسی براساس روش‌های آرایه شده در مطالعات پیشین (Pakravan et al. 2024, Atazadeh & Ghahremaninejad 2025, Atazadeh & Ghahremaninejad 2026a, b, c) انجام شد. نمونه‌های گرده به مدت دو هفته در مخلوطی از اتانول ۱۰۰ درصد و اسید استیک گلاسیال (۳:۱) قرار گرفتند تا گردوغبار و ناخالصی‌های سطحی آن‌ها حذف شوند. پس از پایان این مرحله، نمونه‌ها از محلول جدا شده، در هوای آزاد خشک شدند و سپس مستقیماً با استفاده از نوارچسب دوطرفه روی پایه‌های (stubs) فلزی نصب شدند. برای تصویربرداری با SEM، نمونه‌ها به وسیله دستگاه Sputter Coater با طلا پوشش داده شده و توسط میکروسکوپ الکترونی روبشی مدل Hitachi SU3500 (ژاپن) در ولتاژ ۱۵ تا ۲۰ کیلوولت و بزرگ‌نمایی‌های مختلف مشاهده شدند.

برای مطالعات میکروسکوپ نوری، دانه‌های گرده از بساک گل‌های بالغ جدا شده، با محلول متیل گرین رنگ آمیزی و در محیط گلیسرین ژل روی اسلایدهای مجزا آماده شدند. سپس با استفاده از میکروسکوپ نوری مدل Olympus BX51 در بزرگ‌نمایی‌های مختلف مورد بررسی قرار گرفتند. از هر فرد، ۱۵ تا ۲۰ دانه گرده بالغ از سه تا پنج گل سالم انتخاب و برای اندازه‌گیری ویژگی‌های گرده‌شناسی مورد استفاده قرار گرفت. در مجموع، هشت صفت گرده‌شناسی شامل یک صفت کیفی (شکل گرده) و هفت صفت کمی شامل طول محور قطبی (P)، قطر محور استوایی (E)، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی (P/E)، ارتفاع خارها (H)، قطر خارها (D)، نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها (H/D) و فاصله بین خارها اندازه‌گیری شدند (جدول ۲). در این مطالعه، طول محور قطبی و قطر محور استوایی با استفاده از میکرومتر چشمی کالیبره شده در میکروسکوپ نوری اندازه‌گیری شدند، در حالی که ویژگی‌های کمی شامل ارتفاع خارها، قطر خارها و فاصله بین خارها (به صورت فاصله مرکز به مرکز بین دو خار مجاور) از تصاویر میکروسکوپ الکترونی با استفاده از نرم‌افزار تحلیل تصویر Digimizer Ver. 5.4.9 اندازه‌گیری شدند. نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی و نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها نیز براساس مقادیر اندازه‌گیری شده محاسبه شدند. صفت کیفی مطابق جدول ۲ به صورت عددی کدگذاری شد و همراه با تمامی صفات کمی در تحلیل‌های آماری مورد استفاده قرار گرفت. صفات گرده‌شناسی بررسی شده، براساس مطالعات پیشین در قبیله Heliantheae (پروین و رئوف ۲۰۲۳) و سایر قبیله‌های کاسنیان (Qu *et al.* 2025a, b, Atazadeh & Ghahremaninejad 2025a, b, 2026a, b)، با توجه به ارزش تاکسونومیک گزارش شده آن‌ها در تفکیک آرایه‌ها، انتخاب شدند. واژه‌شناسی گرده براساس اردمن (Erdtman 1943, 1952)، پونت و همکاران (Punt *et al.* 2007)، هس و همکاران (Hesse *et al.* 2009) و هالبریتز و همکاران (Halbritter *et al.* 2018) انجام شد. برای هر گونه، دامنه تغییرات، میانگین و انحراف معیار صفات گرده‌شناسی براساس تمامی اندازه‌گیری‌های انجام شده از دانه‌های گرده افراد مورد بررسی محاسبه شد. محاسبات آماری مربوط به صفات کمی با استفاده از نرم‌افزار SPSS Ver. 22 (Allen *et al.* 2014) انجام شد.

در این مطالعه، به دلیل محدودیت در دسترسی به تجهیزات آزمایشگاهی مورد نیاز، بررسی نمونه‌ها با استفاده از میکروسکوپ الکترونی عبوری (TEM) انجام نشد.

جدول ۲- صفات کمی و کیفی دانه‌های گرده در گونه‌های مطالعه شده

Table 2. Qualitative and quantitative characters of pollen grains in the studied species

Qualitative character	Quantitative character
Pollen Shape:	
1= Oblate [P/E = 0.5–0.75]	Polar axis (P)
2= Suboblate [P/E = 0.75–0.88]	Equatorial diameter (E)
3= Oblate-spheroidal [P/E = 0.88–0.99]	P/E ratio
4= Spheroidal [P/E = 1]	Spines height (H)
5= Prolate-spheroidal [P/E = 1.01–1.14]	Spines diameter (D)
6= Sub-prolate [P/E = 1.14–1.33]	H/D ratio
7= Prolate [P/E = 1.33–2]	Distance between spines
8= Per-prolate [P/E = >2]	-

- تحلیل‌های آماری

در پژوهش حاضر، از روش خوشه‌بندی UPGMA (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean) و تجزیه مختصات اصلی PCoA (Principal Coordinate Analysis) برای بررسی الگوهای شباهت و گروه‌بندی گونه‌ها استفاده شد. به منظور ارزیابی پایداری و انتخاب روش مناسب خوشه‌بندی، روش‌های UPGMA و Ward مقایسه شدند. هر دو روش الگوی کلی مشابهی از روابط بین گونه‌ها نشان دادند و مقادیر ضریب همبستگی کوفنتیک در هر دو روش بالا و نزدیک به هم بود (UPGMA: 0.867؛ Ward: 0.862). با توجه به ضریب کوفنتیک اندکی بالاتر، روش UPGMA برای آرایه نتایج نهایی انتخاب شد. همچنین، تجزیه به مؤلفه‌های اصلی PCA (Principal Component Analysis) به منظور شناسایی متغیرترین صفات گرده‌شناسی انجام گرفت. داده‌های گرده‌شناسی براساس روش شرح داده شده توسط پُدانی (Podani 2000) استانداردسازی شدند (میانگین = ۰، واریانس = ۱). در تمامی تحلیل‌های

چندمتغیره، میانگین نهایی صفات کمی هر گونه، محاسبه شده براساس تمامی اندازه‌گیری‌های انجام شده از دانه‌های گرده افراد مورد بررسی، به عنوان مقدار نماینده گونه مورد استفاده قرار گرفت. تحلیل‌های UPGMA و PcoA براساس ماتریس فاصله اقلیدوسی حاصل از داده‌های استاندارد شده انجام گرفتند، در حالی که تحلیل PCA بر پایه ماتریس صفات استاندارد شده انجام شد. تحلیل‌های چندمتغیره با استفاده از نرم‌افزار PAST Ver. 6.0 (Paleontological Statistics software) انجام شد (Hammer et al. 2012). به علاوه، برای ارزیابی معنی‌داری تفاوت صفات کمی گرده‌شناسی بین گونه‌های مورد مطالعه، آزمون تحلیل واریانس یک‌طرفه (one-way ANOVA) با استفاده از نرم‌افزار SPSS Ver. 22 (Allen et al. 2014) اجرا شد.

نتیجه

- ویژگی‌های ریخت‌شناسی گرده

نتایج حاصل از اندازه‌گیری صفات گرده‌شناسی براساس مشاهدات میکروگراف‌های الکترونی (شکل‌های ۱ و ۲) در جدول ۳ ارائه شده است. دانه‌های گرده در تمامی گونه‌های مورد مطالعه، منفرد (monad)، سه سیاره-سه‌منفذه (tricolporate)، هم‌قطب (isopolar) و دارای تقارن شعاعی بودند. براساس طبقه‌بندی اردمن (۱۹۴۳)، گرده‌های سه گونه *Helianthus tuberosus* L., *Bidens tripartita* L. و *T. erecta* در گروه گرده‌های با اندازه متوسط (۳۵,۱۳-۴۰,۶۳ میکرومتر) قرار گرفتند، در حالی که گرده‌های شش گونه دیگر دارای اندازه کوچک (۲۳,۸۸-۲۰,۳۴ میکرومتر) بودند. شکل دانه‌های گرده براساس نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی تعیین شد. بر این اساس، گرده‌های *Eupatorium cannabinum* L. (شکل ۱، E, D)، *Ambrosia artemisiifolia* L. (شکل ۱، G, H)، *Xanthium spinosum* L. (شکل ۱، J) و *Galinsoga parviflora* Cav. (شکل ۲، G, H)، از نوع prolate-spheroidal بودند، در حالی که در *B. tripartita* (شکل ۱، A, B)، *H. tuberosus* (شکل ۲، E, D) و *T. erecta* (شکل ۲، M, L)، شکل sub-prolate و در *E. prostrata* (شکل ۲، A, B) و *Sigebeckia orientalis* L. (شکل ۲، J) شکل spheroidal مشاهده شد.

دانه‌های گرده در تمامی گونه‌های مورد مطالعه دارای تزئینات خاردار (echinate) بودند. سطح اگزین با خارهای فوق تکتومی (supra-tectal) پوشیده شده بود و قاعده خارها در تمامی گونه‌ها سوراخ‌دار (perforate) مشاهده شد. همچنین، تزئینات غشای روزنه در تمامی گونه‌های مورد مطالعه زبر-سوراخ‌دار (scabrate-perforate) بود و عرض روزه‌ها از باریک تا پهن تغییر می‌کرد. خارها به طور منظم و به ندرت نامنظم بر سطح اگزین آرایش یافته بودند؛ رأس آن‌ها نوک‌تیز (pointed)، تپ (sharp) یا به ندرت کند (blunt) و قاعده آن‌ها اندکی متسع (expanded) تا پهن (broad) و متورم (swollen) بود.

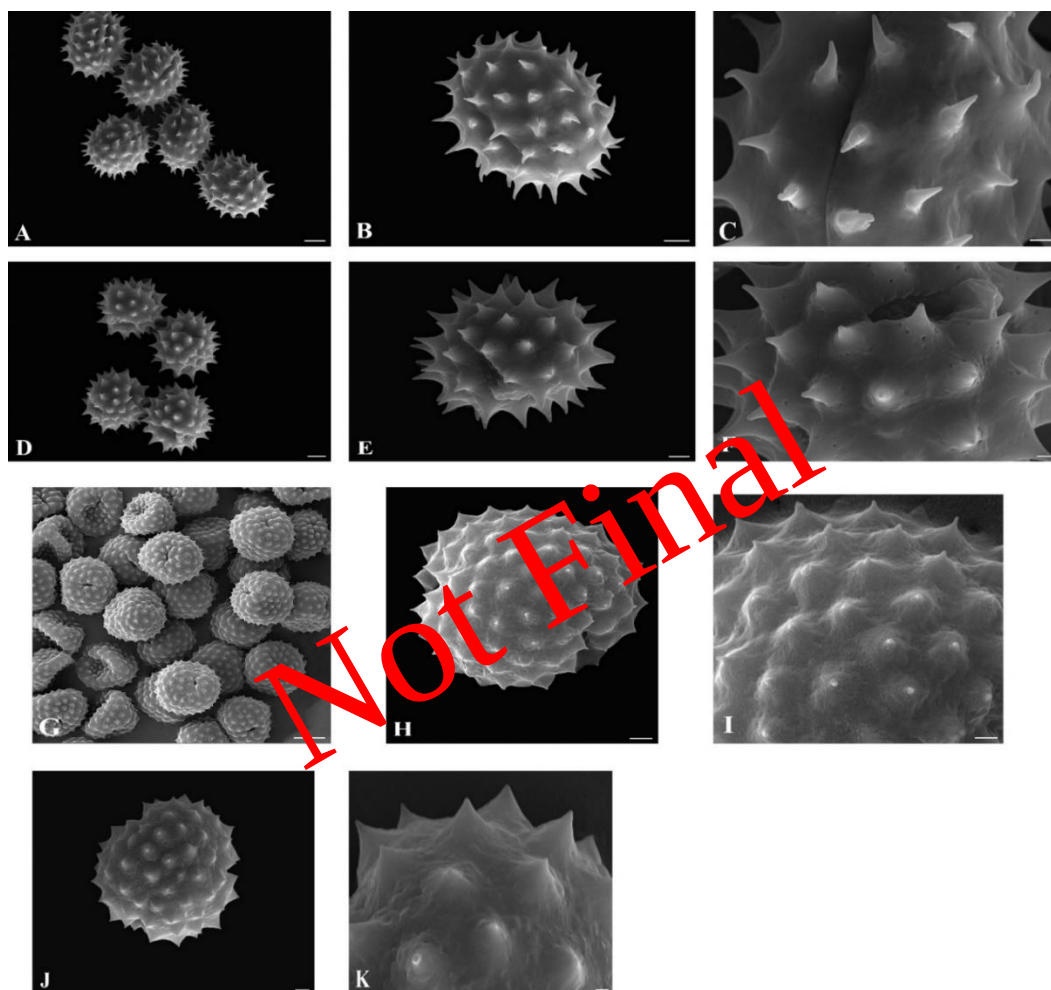
- تغییرات صفات کمی گرده‌شناسی

نتایج آزمون تحلیل واریانس یک‌طرفه (ANOVA) نشان داد که تمامی صفات کمی گرده‌شناسی در بین گونه‌های مطالعه شده تفاوت معنی‌داری داشتند ($p < 0.001$). تجزیه و تحلیل داده‌ها نشان داد که میانگین طول محور قطبی از 20.34 ± 0.59 میکرومتر در *E. cannabinum* تا 40.63 ± 2.83 میکرومتر در *H. tuberosus* متغیر بود. میانگین قطر محور استوایی نیز از 18.82 ± 2.09 میکرومتر در *A. artemisiifolia* تا 33.91 ± 3.11 میکرومتر در *H. tuberosus* تغییر کرد. نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی (P/E) از ۱ در *E. prostrata* و *S. orientalis* تا ۱,۱۹ در *H. tuberosus* متغیر بود. میانگین ارتفاع خارها از 0.87 ± 0.09 میکرومتر در *A. artemisiifolia* تا 4.48 ± 0.29 میکرومتر در *H. tuberosus* متغیر بود، در حالی که میانگین قطر خارها از 0.85 ± 0.08 میکرومتر در *A. artemisiifolia* تا 2.11 ± 0.14 میکرومتر در *S. orientalis* تغییر کرد. همچنین، نسبت ارتفاع به قطر خارها (H/D) نیز از ۰,۷۷ در *X. spinosum* تا ۳,۲۴ در *H. tuberosus* متغیر بود. در نهایت، میانگین فاصله بین خارها از 1.21 ± 0.14 میکرومتر در *X. spinosum* تا 4.59 ± 0.5 میکرومتر در *H. tuberosus* تغییر نشان داد.

- تحلیل‌های چندمتغیره صفات گرده‌شناسی

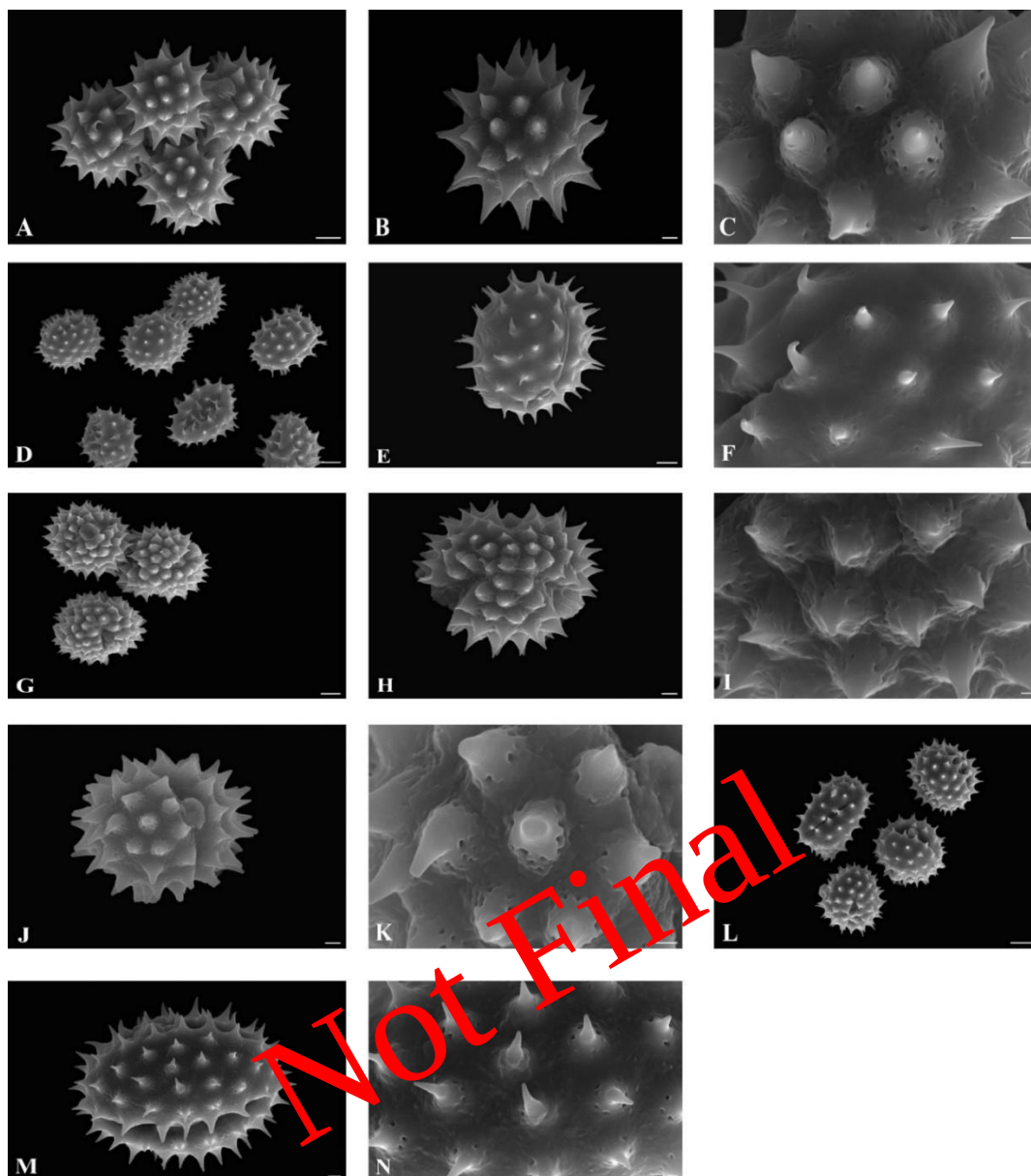
نتایج تجزیه و تحلیل‌های چندمتغیره شامل PCA، PcoA و UPGMA در شکل‌های ۵-۳ ارائه شده است. براساس نتایج تجزیه به مؤلفه‌های اصلی (PCA)، دو مؤلفه نخست در مجموع حدود ۹۶,۶۸ درصد از کل تغییرات را تبیین کردند، به طوری که مؤلفه اول (PC1) و مؤلفه دوم (PC2) به ترتیب ۸۵,۵۱ و ۱۱,۱۷ درصد از تغییرات را توضیح دادند. صفات فاصله بین خارها، نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها (H/D)، ارتفاع خارها، طول محور قطبی و قطر محور استوایی به ترتیب بیشترین بارهای مؤلفه‌ای را در PC1 داشتند، در حالی که PC2 عمدتاً تحت تأثیر قطر خارها و ارتفاع خارها بود (شکل ۳، جدول ۴). نمودار PcoA، براساس ماتریس فاصله حاصل از صفات

گرده‌شناسی، جدایی گونه‌های مورد مطالعه را نشان داد، به طوری که گونه‌های دارای بیشترین شباهت در نواحی نزدیک به یکدیگر قرار گرفتند و الگوی کلی تفکیک سه گروه اصلی را نشان دادند (شکل ۴). براساس نتایج تحلیل‌های خوشه‌بندی و رسته‌بندی، برخی ناسازگاری‌ها میان صفات گرده‌شناسی و طبقه‌بندی پذیرفته شده در قبیله Heliantheae مشاهده شد. به عنوان مثال، دانه‌های گرده دو گونه *A. artemisiifolia* و *X. spinosum* که هر دو به Ambrosiinae تعلق دارند، به دلیل برخورداری از ویژگی‌های گرده‌شناسی متمایز، در کنار یکدیگر و در خوشه‌ای مجزا، دورتر از گونه‌های متعلق به Ecliptinae و Helianthinae قرار گرفتند. با وجود این، نتایج مطالعه حاضر نشان داد که صفات گرده‌شناسی می‌توانند به عنوان نشانگرهای ارزشمند در تمایز برخی آرایه‌های گروه خویشاوند هلیانته به کار روند. به ویژه، اندازه گرده و ویژگی‌های ریخت‌شناسی خاها از جمله مهم‌ترین صفاتی بودند که قابلیت استفاده در تعیین حدود آرایه‌ها، گروه‌بندی و شناسایی تیپ‌های گرده در این گروه را نشان دادند.



شکل ۱- میکروگراف‌های الکترونی از دانه‌های گرده در گونه‌های مطالعه شده از گروه خویشاوند هلیانته: A. *Bidens tripartita*، نمای از چندین دانه گرده، B. *B. tripartita*، نمای استوایی، C. *B. tripartita*، تزیینات اگزین، D. *Eupatorium cannabinum*، نمای از چندین دانه گرده، E. *E. cannabinum*، نمای استوایی، F. *E. cannabinum*، تزیینات اگزین، G. *Ambrosia artemisiifolia*، نمای از چندین دانه گرده، H. *A. artemisiifolia*، نمای قطبی، I. *A. artemisiifolia*، تزیینات اگزین، J. *Xanthium spinosum*، نمای قطبی، K. *X. spinosum*، تزیینات اگزین (مقیاس: ۲۰ = G، ۲۰ میکرومتر، A، B، D = ۱۰ میکرومتر، H = ۵ میکرومتر، C، E، J، I = ۲ میکرومتر، F، K = ۱ میکرومتر).

Fig. 1. SEM micrographs of pollen grains in the studied species of the Heliantheae alliance: A. *Bidens tripartita*, overview of several grains, B. *B. tripartita*, equatorial view, C. *B. tripartita*, exine sculpture, D. *Eupatorium cannabinum*, overview of several grains, E. *E. cannabinum*, equatorial view, F. *E. cannabinum*, exine sculpture, G. *Ambrosia artemisiifolia*, overview of several grains, H. *A. artemisiifolia*, polar view, I. *A. artemisiifolia*, exine sculpture, J. *Xanthium spinosum*, polar view, K. *X. spinosum*, exine sculpture (Bars: G = 20 μ m, A, B, D = 10 μ m, H = 5 μ m, C, E, J, I = 2 μ m, F, K = 1 μ m).



شکل ۲- میکروگرافهای الکترونی از دانه‌های گرده در گونه‌های مطالعه شده از گروه خویشاوند هلیانته: *Eclipta prostrata* A، نمایی از چندین دانه گرده، B. *E. prostrata*، نمای استوایی، C. *E. prostrata*، تزیینات اگزین، D. *Helianthus tuberosus*، نمایی از چندین دانه گرده، E. *H. tuberosus*، نمای استوایی، F. *H. tuberosus*، تزیینات اگزین، G. *Galinsoga parviflora*، نمایی از سه دانه گرده، H. *G. parviflora*، نمای قطبی، I. *G. parviflora*، تزیینات اگزین، J. *Sigesbeckia orientalis*، نمای استوایی، K. *S. orientalis*، تزیینات اگزین، L. *Tagetes erecta*، نمایی از چندین دانه گرده، M. *T. erecta*، نمای استوایی، N. *T. erecta*، تزیینات اگزین (مقیاس: A، D، E، G، L = ۱۰ میکرومتر، B، F، H، J، M، N = ۲ میکرومتر، C، I، K = ۱ میکرومتر).

Fig. 2. SEM micrographs of pollen grains in the studied species of the Heliantheae alliance: A. *Eclipta prostrata*, overview of several grains, B. *E. prostrata*, equatorial view, C. *E. prostrata*, exine sculpture, D. *Helianthus tuberosus*, overview of several grains, E. *H. tuberosus*, equatorial view, F. *H. tuberosus*, exine sculpture, G. *Galinsoga parviflora*, overview of three grains, H. *G. parviflora*, polar view, I. *G. parviflora*, exine sculpture, J. *Sigesbeckia orientalis*, equatorial view, K. *S. orientalis*, exine sculpture, L. *Tagetes erecta*, overview of several grains, M. *T. erecta*, equatorial view, N. *T. erecta*, exine sculpture (Bars: A, D, E, G, L = 10 μ m, B, F, H, J, M, N = 2 μ m, C, I, K = 1 μ m).

جدول ۳- صفات ارزیابی شده دانه‌های گرده در گونه‌های مورد مطالعه از گروه خویشاوند هلیانته. کدهای شکل گرده: 4، Spheroidal، 5، Prolate-spheroidal، 6، Sub-prolate. P، طول محور قطبی، E، قطر محور استوایی، H، ارتفاع خارها، D، قطر خارها [دامنه، X، مقادیر میانگین (انحراف معیار)]

Table 3. Evaluated features of pollen grains in the studied species of the Heliantheae alliance. Pollen shape codes: 4, Spheroidal, 5, Prolate-spheroidal, 6, Sub-prolate. P, polar axis, E, equatorial diameter, H, Spines height, D, Spines diameter [range, X, mean values (standard deviation)]

Taxon	Shape	P (μm)	E (μm)	P/E ratio	H (μm)	D (μm)	H/D ratio	Distance between spine
<i>Bidens tripartita</i> L.	6	37.64–40.40 x=39.33 (1.08)	32.43–34.07 x=33.64 (0.7)	1.16	3.12–4.43 x=3.84 (0.56)	1.36–1.61 x=1.45 (0.09)	2.64	3.56–6.07 x=4.49 (1.16)
<i>Eupatorium cannabinum</i> L.	5	19.65–21.22 x=20.34 (0.59)	17.97–19.76 x=18.89 (0.78)	1.07	1.84–2.63 x=2.28 (0.24)	1.32–1.58 x=1.47 (0.1)	1.55	1.45–2.05 x=1.68 (0.23)
<i>Ambrosia artemisiifolia</i> L.	5	20.39–21.60 x=20.92 (0.61)	16.12–21.53 x=18.82 (2.09)	1.11	0.75–0.99 x=0.87 (0.09)	0.74–0.93 x=0.85 (0.08)	1.02	0.98–1.99 x=1.59 (0.29)
<i>Xanthium spinosum</i> L.	5	20.9–22 x=21.59 (0.51)	19.66–21.73 x=20.96 (0.9)	1.03	1.12–1.56 x=1.29 (0.16)	1.44–1.85 x=1.66 (0.17)	0.77	1.02–1.5 x=1.21 (0.14)
<i>Eclipta prostrata</i> (L.) L.	4	19.38–22.34 x=20.87 (1.24)	19.56–21.68 x=20.87 (0.81)	1	2.94–3.22 x=3.0 (0.14)	1.78–2.27 x=1.98 (0.16)	1.55	0.84–1.84 x=1.28 (0.41)
<i>Helianthus tuberosus</i> L.	6	36.98–44.47 x=40.63 (2.83)	30.42–38.79 x=33.91 (3.11)	1.19	4.24–4.98 x=4.48 (0.29)	0.95–1.60 x=1.38 (0.24)	3.24	3.99–5.35 x=4.59 (0.5)
<i>Galinsoga parviflora</i> Cav.	5	21.65–24.91 x=23.83 (1.48)	22.01–23.63 x=23.01 (0.87)	1.03	1.82–2.83 x=2.34 (0.32)	1.42–1.77 x=1.59 (0.15)	1.47	1.23–1.66 x=1.43 (0.19)
<i>Sigesbeckia orientalis</i> L.	4	22.26–24.9 x=23.88 (1.45)	23.06–24.95 x=23.79 (1.01)	1	2.39–2.78 x=2.54 (0.12)	1.85–2.26 x=2.11 (0.14)	1.2	1.24–1.87 x=1.47 (0.23)
<i>Tagetes erecta</i> L.	6	34.09–36.05 x=35.13 (0.92)	28.04–30.85 x=29.78 (1.28)	1.17	2.67–3.47 x=3.16 (0.28)	1.28–1.72 x=1.40 (0.17)	2.25	2.61–3.61 x=3 (0.34)

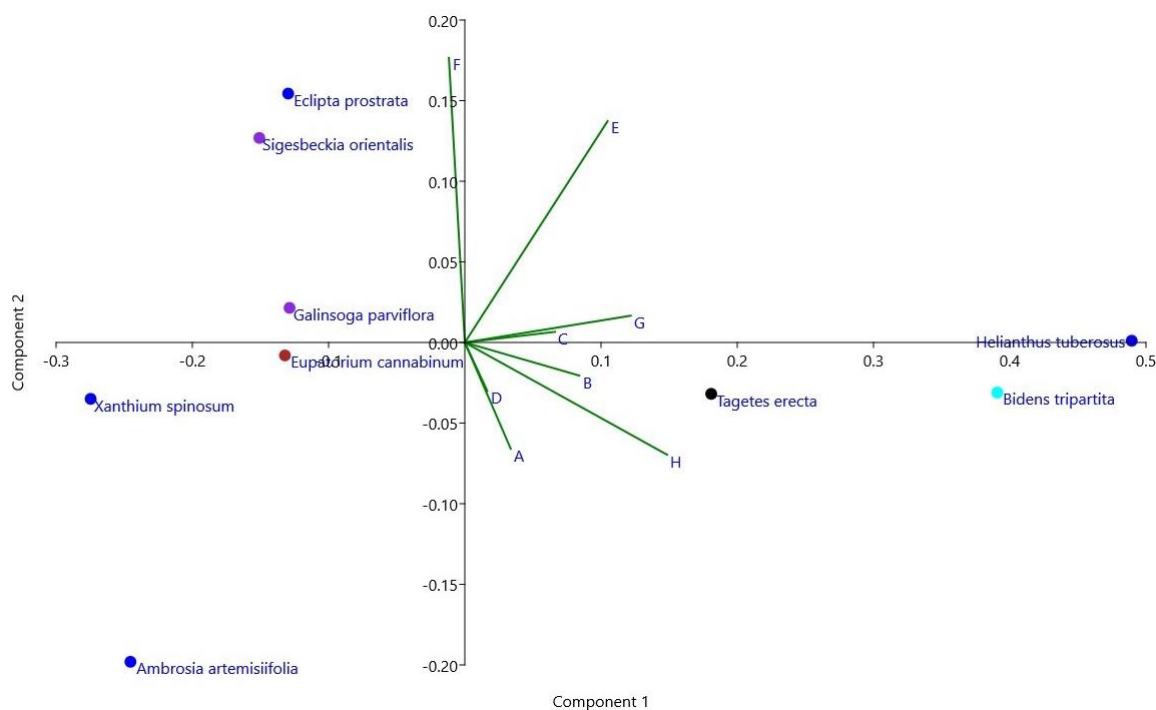
جدول ۴- مقادیر بارهای مؤلفه‌ای صفات ارزیابی شده دانه‌های گرده در مؤلفه‌های اصلی (PCs). P، طول محور قطبی، E، قطر محور استوایی، H، ارتفاع خارها، D، قطر خارها.

Table 4. Component loading values of the palynological features on the principal components (PCs). P, polar axis, E, equatorial diameter, H, Spines height, D, Spines diameter

	PC1	PC2	PC3	PC4	PC5	PC6	PC7	PC8
Shape	0.13653	-0.26717	0.07027	0.53354	0.75814	-0.18181	0.11087	0.01563
P	0.34068	-0.083225	0.40137	0.37296	-0.32307	0.31523	0.14061	-0.59439
E	0.26817	0.026767	0.44172	0.2909	-0.35965	-0.38467	-0.19824	0.57533
P/E ratio	0.066707	-0.12182	-0.034102	0.083747	-0.012423	0.70404	0.40336	0.56036
H	0.4248	0.55645	-0.30869	0.038475	-0.030517	-0.2821	0.57653	-0.015383
D	-0.047398	0.71574	0.44069	-0.064228	0.37144	0.29095	-0.25302	0.022464
H/D ratio	0.49373	0.067369	-0.53287	0.19593	-0.0069473	0.24338	-0.6078	0.025732
Distance between spine	0.60205	-0.28227	0.25346	-0.66378	0.22893	0.021444	0.010628	0.0059629

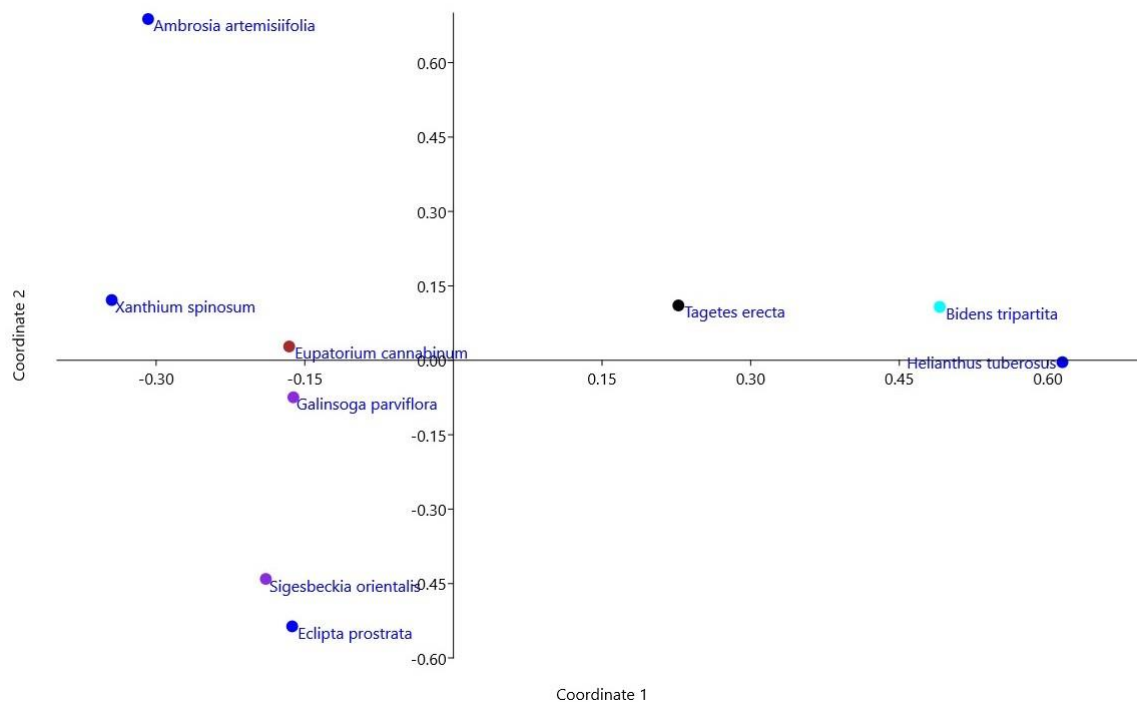
- گروه‌بندی و روابط بین گونه‌ها براساس صفات گرده‌شناسی

گونه‌های مورد مطالعه در درخت UPGMA (شکل ۵) به دو خوشه اصلی تقسیم شدند. خوشه نخست شامل سه گونه *B. tripartita* از قبیله Coreopsidae، *H. tuberosus* از قبیله Heliantheae و *T. erecta* از Tageteae بود. اگرچه اعضای این خوشه متعلق به قبیله‌های مختلفی هستند، اما به دلیل تشابه در برخی ویژگی‌های مهم گرده‌شناسی، از جمله شکل گرده (sub-prolate)، اندازه متوسط گرده و ویژگی‌های متمایز ریخت‌شناسی خارها (مانند ارتفاع و فاصله بین خارها)، در گروهی مجزا از سایر گونه‌ها قرار گرفتند. گونه‌های این گروه دارای تشابه در صفاتی شامل شکل گرده sub-prolate، طول محور قطبی (۳۴،۰۹-۴۴،۴۹ میکرومتر)، قطر محور استوایی (۲۸،۰۴-۳۸،۷۹ میکرومتر)، ارتفاع خارها (۲،۶۷-۴،۹۸ میکرومتر)، نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها (۲،۲۴-۳،۲۵) و فاصله بین خارها (۶،۰۷-۲،۶۱ میکرومتر) بودند. بنابراین، دانه‌های گرده این گروه را می‌توان براساس ویژگی‌های مشترک گرده‌شناسی به عنوان یک تیپ گرده مجزا در نظر گرفت. خوشه دوم به دو زیرخوشه تقسیم شد. زیرخوشه نخست شامل *E. prostrata* از Heliantheae، *E. cannabinum* از Eupatorieae و همچنین *G. parviflora* و *S. orientalis* از Milleriace بود. گونه‌های این خوشه شباهت‌هایی از نظر اندازه کوچک گرده، ارتفاع خارها (۳،۲۲-۱،۸۲ میکرومتر)، نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها (۱،۵۵-۱،۲) و فاصله بین خارها (۲،۰۵-۰،۸۴ میکرومتر) نشان دادند. با توجه به تشابه صفات، به‌ویژه ارتفاع خار و نسبت H/D، دانه‌های گرده این گروه نیز می‌توانند به عنوان یک تیپ گرده متمایز شناخته شوند. زیرخوشه دوم شامل دو گونه *A. artemisiifolia* و *X. spinosum* از قبیله Heliantheae بود که هر دو به Ambrosiinae تعلق دارند. این دو گونه به دلیل داشتن تزیینات سطح اگزین با خارهای بسیار کوتاه‌تر (ارتفاع خارها: ۰،۷۵-۱،۵۶ میکرومتر) نسبت به سایر گونه‌ها و همچنین پایین‌ترین مقادیر نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها (۰،۷۷-۱،۰۲)، در یک زیرخوشه مجزا در کنار یکدیگر قرار گرفتند. بنابراین، براساس نتایج تحلیل‌های خوشه‌بندی و رسته‌بندی، دانه‌های گرده این گروه نیز می‌توانند به عنوان یک تیپ گرده مشخص در نظر گرفته شوند. در مجموع، براساس نتایج تحلیل‌های چندمتغیره و تفاوت‌های مشاهده شده در صفات ریخت‌شناسی خارها، به ویژه نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها، سه گروه گرده‌ای شناسایی شده را می‌توان به عنوان سه تیپ گرده‌ای مجزا در نظر گرفت.



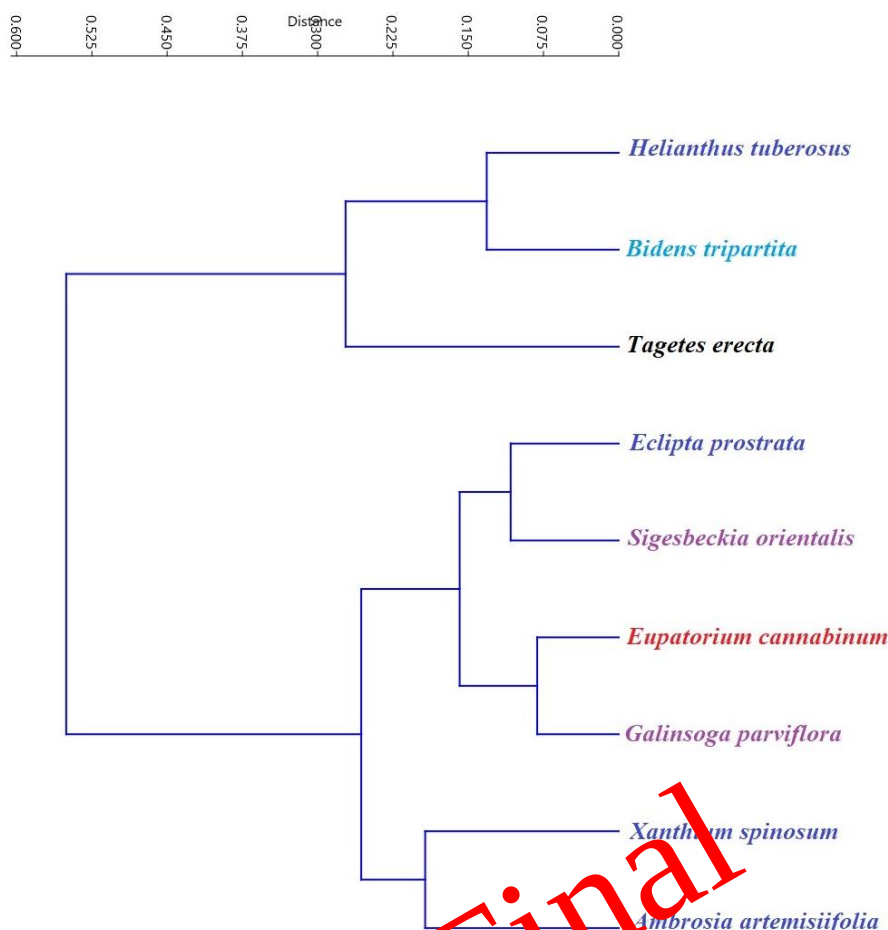
شکل ۳- نمودار PCA گونه‌های مورد مطالعه از گروه خویشاوند هلیانته براساس داده‌های گرده‌شناسی (گونه‌ها مطابق با جدول ۱):
 A. شکل گرده، B. طول محور قطبی، C. قطر محور استوایی، D. نسبت P/E، E. ارتفاع خارها، F. قطر خارها، G. نسبت H/D، H. فاصله
 بین خارها. رنگ‌های استفاده شده نمایانگر قبیله‌های مختلف هستند: Eupatorieae (●)، Heliantheae (●)، Millerieae (●)، Tageteae (●) و Coreopsidae (●).

Fig. 3. PCA plot of the studied species of the Heliantheae alliance based on pollen data (species according to table 1):
 A. Pollen shape, B. Length of polar axis, C. Equatorial diameter, D. P/E ratio, E. Spines height, F. Spines diameter,
 G. H/D ratio, H. Distance between spines. The colors used represent different tribes: Eupatorieae (●), Heliantheae (●),
 Millerieae (●), Tageteae (●), and Coreopsidae (●).



شکل ۴- نمودار PCOA گونه‌های مورد مطالعه از گروه خویشاوند هلیانته براساس داده‌های گرده‌شناسی (گونه‌ها مطابق با جدول ۱): رنگ‌های استفاده شده نمایانگر قبیله‌های مختلف هستند: Eupatorieae (●)، Heliantheae (●)، Millerieae (●)، Tageteae (●) و Coreopsideae (●).

Fig. 4. PCOA plot of the studied species of the Heliantheae alliance based on pollen data (species according to Table 1). The colors used represent different tribes: Eupatorieae (●), Heliantheae (●), Millerieae (●), Tageteae (●), and Coreopsideae (●).



شکل ۵- درخت UMGMA گونه‌های مورد مطالعه از گروه خویشاوند هلیانته براساس داده‌های گرده‌شناسی (گونه‌ها مطابق با جدول ۱). رنگ‌های استفاده شده نمایانگر قبیله‌های مختلف هستند: Eupatorieae (—)، Heliantheae (—)، Millerieae (—)، Tageteae (—) و Coreopsidae (—).

Fig. 5. UPGMA tree of the studied species of the Heliantheae alliance based on pollen data (species according to Table 1). The colors used represent different tribes: Eupatorieae (—), Heliantheae (—), Millerieae (—), Tageteae (—) and, Coreopsidae (—).

- شرح تیپ‌های گرده

براساس شباهت‌های مشاهده شده در این پژوهش، سه تیپ گرده‌ای تشخیصی در میان گونه‌های مورد بررسی از گروه خویشاوند هلیانته شناسایی شد که در ادامه شرح داده می‌شوند:

۱- تیپ گرده *Helianthus*

دانه‌های گرده متوسط، طول محور قطبی (P) از ۳۴،۰۹ تا ۴۴،۴۹ میکرومتر، قطر محور استوایی (E) از ۲۸،۰۴ تا ۳۸،۷۹ میکرومتر، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی (P/E) از ۱،۱۶ تا ۱،۱۹، شکل گرده sub-prolate در نمای استوایی، دایره‌ای (circular) در نمای قطبی، تزئینات اگزین خاردار (echinate)، خارها با ارتفاع (H) از ۲،۶۷ تا ۴،۹۸ میکرومتر، قطر (D) از ۰،۹۵ تا ۱،۷۲ میکرومتر، نسبت ارتفاع به قطر (H/D) از ۲،۲۵ تا ۳،۲۴ و فاصله بین خارها از ۲،۶۱ تا ۶،۰۷ میکرومتر، خارها مخروطی با رأس نوک‌تیز (pointed) یا تیز (sharp)، گاهی اوقات برگشته با قاعده اندکی متسع (expanded) و سوراخ‌دار (perforated) که به طور منظم و به ندرت نامنظم در سطح اگزین توزیع شده‌اند. سه گونه *B. tripartita* از Coreopsidae، *H. tuberosus* از Heliantheae و *T. erecta* از Tageteae به این تیپ تعلق دارند.

۲- تیپ گرده *Eupatorium*

دانه‌های گرده کوچک، طول محور قطبی (P) از ۱۹،۳ تا ۲۴،۹ میکرومتر، قطر محور استوایی (E) از ۱۷،۹۷ تا ۲۴،۹۵ میکرومتر، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی (P/E) از ۱ تا ۱،۰۷، شکل گرده از spheroidal تا prolate-spheroidal در نمای استوایی،

دایره‌ای (circular) تا مثلثی (triangular) در نمای قطبی، تزیینات اگزین خاردار (echinate)، خارها با ارتفاع (H) ۱,۸۲ تا ۳,۲۲ میکرومتر، قطر (D) ۱,۳۲ تا ۲,۲۷ میکرومتر، نسبت ارتفاع به قطر (H/D) ۱,۲ تا ۱,۵۵ و فاصله بین خارها از ۰,۸۴ تا ۲,۰۵ میکرومتر، خارها مخروطی با رأس نوک‌تیز (pointed) یا تیز (sharp) و قاعده پهن (broad)، متورم (swollen) و سوراخ‌دار (perforated) که به طور منظم در سطح اگزین توزیع شده‌اند. چهار گونه شامل *E. prostrata* از *Heliantheae*، *E. cannabinum* از *Eupatorieae*، و همچنین *G. parviflora* و *S. orientalis* از *Millerieae* به این تیپ تعلق دارند.

۳- تیپ گرده *Xanthium*

دانه‌های گرده کوچک، طول محور قطبی (P) از ۲۰,۳۹ تا ۲۲ میکرومتر، قطر محور استوایی (E) از ۱۶,۱۲ تا ۲۱,۷۳ میکرومتر، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی (P/E) از ۱,۰۳ تا ۱,۱۱، شکل گرده prolate-spheroidal در نمای استوایی، دایره‌ای (circular) در نمای قطبی، تزیینات اگزین خاردار (echinate)، خارها با ارتفاع (H) ۰,۷۵ تا ۱,۵۶ میکرومتر، قطر (D) ۰,۷۴ تا ۱,۸۵ میکرومتر، نسبت ارتفاع به قطر (H/D) ۰,۷۷ تا ۱,۰۲ و فاصله بین خارها از ۰,۹۸ تا ۱,۹۹ میکرومتر، خارها مخروطی با رأس کند (blunt) و قاعده پهن (broad)، متورم (swollen) و سوراخ‌دار (perforated) که به طور منظم در سطح اگزین توزیع شده‌اند. دو گونه *A. artemisiifolia* و *X. spinosum* از *Heliantheae* به این تیپ تعلق دارند.

اگرچه تیپ گرده *Xanthium* از نظر بسیاری از ویژگی‌ها، از جمله شکل و اندازه گرده، طول محور قطبی و قطر محور استوایی، شباهت زیادی به تیپ گرده *Eupatorium* دارد، اما در برخی صفات مهم، مانند ارتفاع خارها (۰,۷۵-۱,۵۶ میکرومتر) و نسبت ارتفاع خارها به قطر آن‌ها (۰,۷۷-۱,۰۲)، از این تیپ قابل تفکیک است.

بحث

مطالعه حاضر به بررسی صفات گرده‌شناسی در برخی آرایه‌های گروه خویشاوند هلیانته در ایران پرداخته است. این پژوهش با هدف شناسایی صفات کلیدی دانه‌های گرده و تعیین تیپ‌های گرده‌ای بر پایه این صفات در گونه‌های مورد مطالعه انجام شد تا شواهدی سودمند برای شناخت تنوع ویژگی‌های گرده‌ای در بررسی روابط سیستماتیک این گونه‌ها در ایران فراهم شود.

در پژوهش حاضر، تنوعی از صفات گرده‌شناسی در آرایه‌های بررسی شده مشاهده شد. اندازه دانه‌های گرده و ویژگی‌های ریخت‌شناسی خارها، از جمله ارتفاع، نسبت ارتفاع به قطر و فاصله بین خارها، در میان گونه‌های مورد مطالعه تغییرات قابل توجهی نشان دادند و در تفکیک گروه‌های گرده‌ای شناسایی شده نقش داشتند. براساس این تفاوت‌ها و نتایج تحلیل‌های چندمتغیره، گونه‌های مورد مطالعه در سه گروه گرده‌ای اصلی قرار گرفتند. این یافته‌ها نشان می‌دهند که صفات گرده‌ای می‌توانند اطلاعات مفیدی برای تمایز برخی اعضای این گروه فراهم کنند. نتایج حاضر با یافته‌های پیشین مبنی بر اهمیت صفات گرده‌شناسی در تمایز گونه‌های *Heliantheae* همخوانی دارد (Mazari et al. 2012, Stanski et al. 2013, Salamah et al. 2019, Usma et al. 2022, Perveen & Rauf 2023). این نتایج همچنین با دیدگاه بلک‌مور و همکاران (Blackmore et al. 2009) درباره اهمیت صفات گرده‌شناسی، به ویژه ریخت‌شناسی خارها، در بررسی و مقایسه گروه‌های دارای حدود طبقه‌بندی نامشخص مانند *Heliantheae* در کاسنیان مطابقت دارد. اهمیت برخی ویژگی‌های خارها، از جمله، ارتفاع، قطر و فاصله بین آن‌ها، در مطالعات دیگری نیز به عنوان نشانگرهای مفید برای تشخیص تیپ‌های مختلف گرده و بررسی روابط سیستماتیک در *Heliantheae* مورد تأکید قرار گرفته است (Wortley et al. 2012, Stanski et al. 2018, Usma et al. 2022, Perveen & Rauf 2023).

اگرچه ریخت‌شناسی گرده در برخی گونه‌های تحت بررسی، از جمله *E. cannabinum* (Temizer & Türkmen 2015) و *G. parviflora* (Meriç & Dane 2005)، پیش‌تر مورد مطالعه قرار گرفته، ولی پژوهش حاضر با رویکردی مقایسه‌ای، مجموعه‌ای از صفات گرده‌شناسی را با تأکید بر ویژگی‌های ریخت‌شناسی خارها در آرایه‌های موردنظر از *Heliantheae* را در ایران ارزیابی و شباهت‌ها و تفاوت‌های میان آن‌ها را بررسی نموده است.

براساس نمودار خوشه‌بندی، دو گونه *A. artemisiifolia* و *X. spinosum* که هر دو به *Ambrosiinae* از *Heliantheae* تعلق دارند، در یک زیرخوشه مجزا در کنار یکدیگر قرار گرفتند. جالب توجه است که این گروه‌بندی با نتایج ژانگ و همکاران (Zhang et al. 2021) نیز تا حدودی همخوانی داشت؛ اگرچه گونه‌های متفاوتی از دو جنس *Ambrosia* و *Xanthium* در آن مطالعه بررسی شدند، نمایندگان این دو جنس در یک شاخه مشترک قرار گرفتند. از سوی دیگر، این یافته از نظر برخی صفات گرده‌شناسی، به ویژه کوتاه بودن خارها،

با مشاهدات پروین و رئوف (۲۰۲۳) نیز مطابقت داشت؛ آن‌ها گونه‌های *Xanthium* را براساس برخی ویژگی‌های مشابه مانند داشتن خارهای کوتاه در دانه‌های گرده و قرارگیری در یک زیرخوشه جداگانه در دندوگرام Ward، در تیپ گرده‌ای مجزا قرار دادند. با این حال، در میان اعضای Heliantheae الگوهای متفاوتی در گروه‌بندی مشاهده شد. برای مثال، *E. prostrata* و *H. tuberosus* به ترتیب از Ecliptinae و Helianthinae، با وجود تعلق هر دو به یک قبیله، در زیرخوشه‌های متفاوتی قرار گرفتند. به علاوه، *G. parviflora* و *S. orientalis* از Millerieae، در یک زیرخوشه همراه با *E. cannabinum* از Eupatorieae و *E. prostrata* از Heliantheae قرار گرفتند. این الگوهای خوشه‌بندی با روابط فیلوژنتیکی گزارش شده برای قبیله‌های مربوطه تطابق کاملی نداشت (Panero & Funk 2002, Baldwin 2009, Mandel et al 2019, Zhang et al. 2021, 2024). با این حال، نزدیکی *Galinsoga* و *Sigesbeckia* در مطالعه حاضر با نتایج ژانگ و همکاران (۲۰۲۱) تا حدودی همخوانی داشت؛ در مطالعه آنان، گونه‌های متفاوتی از این دو جنس در شاخه‌های نزدیک به یکدیگر قرار گرفتند. ژانگ و همکاران (Zhang et al. 2024) براساس داده‌های فیلوژنومیک هسته‌ای و با نمونه‌برداری گسترده از کاسنیان، بر غیرتک‌تباری Millerieae تأکید کردند و Eupatorieae را در کلادی شامل Madieae، Chaenactideae، Bahieae و Perityleae قرار دادند. در مقابل، *B. tripartita* از Coreopsideae در کنار *H. tuberosus* از Heliantheae قرار گرفت؛ الگویی که با نزدیکی این دو قبیله در چارچوب گروه خویشاوند هلیانته تا حدودی همخوانی داشت. هر چند، مطالعات فیلوژنتیکی (Zhang et al. 2021, 2024) نشان داده‌اند که روابط درون این گروه پیچیده‌تر بوده و Ecliptinae به Coreopsideae نزدیک‌تر از Helianthinae قرار می‌گیرد. در مجموع، نتایج حاضر نشان می‌دهد که شباهت در برخی صفات گرده‌شناسی می‌تواند به گروه‌بندی آرایه‌هایی منجر شود که لزوماً روابط فیلوژنتیکی نزدیکی با یکدیگر ندارند. پنگ و همکاران (۲۰۲۳) نیز نشان دادند که شواهد گرده‌شناسی تنها پشتیبانی محدودی از برخی روابط حاصل از فیلوژنی مولکولی آرایه می‌کنند. ژانگ و همکاران (۲۰۲۴) شواهدی از تغییرات همگرایی مکرر در صفات ریخت‌شناسی، از جمله ویژگی‌های پاپوس، در گروه Heliantheae ارائه کردند و پیشنهاد نمودند که این تغییرات می‌توانند در افزایش تنوع پاپوس، سازگاری در پراکنش فندقه‌ها و واگرایی گونه‌ای در این گروه نقش داشته باشند. بنابراین، برخی شباهت‌های مشاهده شده در صفات گرده‌شناسی در مطالعه حاضر ممکن است بازتابی از اشتراک یا تکامل همگرایی برخی صفات ریخت‌شناسی باشد و نشان‌دهنده روابط فیلوژنتیکی نزدیک میان آرایه‌ها نباشد.

به طور کلی، نتایج تحلیل‌های چندمتغیره نشان دادند که ویژگی‌های گرده‌شناسی در تمایز و گروه‌بندی آرایه‌های مورد مطالعه اطلاعات مفیدی فراهم می‌کنند، هر چند الگوهای حاصل از این تحلیل‌ها در همه موارد با روابط فیلوژنتیکی مولکولی همسو نبودند. این ناهمخوانی میان شواهد گرده‌شناسی و مولکولی می‌تواند اهمیت استفاده از رویکردهای طبقه‌بندی یکپارچه را نشان دهد (Keating et al. 2023). بخشی از این ناهمخوانی‌ها ممکن است با تأثیر عوامل محیطی و الگوهای ریخت‌شناسی جغرافیایی بر برخی ویژگی‌های گرده، مانند شکل و اندازه آن، مرتبط باشد. مطالعات پیشین نیز نشان داده‌اند که عوامل محیطی می‌تواند بر ریخت‌شناسی گرده تأثیرگذار بوده و در شکل‌گیری بخشی از تغییرات مشاهده شده در صفات گرده‌شناسی نیز نقش داشته باشند (Yang et al. 2020, Noroozi et al. 2022). به علاوه، یافته‌های هیدالگو و همکاران (Hidalgo et al. 2023) نشان داد که تغییرات اقلیمی نیز می‌تواند بر دامنه تنوع فنوتیپی گرده و در نتیجه بر برخی جنبه‌های موفقیت گرده افشانی تأثیرگذار باشد. از این رو، بخشی از تفاوت‌های مشاهده شده در صفات گرده‌ای گونه‌های Heliantheae ممکن است با شرایط و سازگاری‌های بوم‌شناختی مرتبط باشد؛ هر چند بررسی این احتمال مستلزم مطالعات گسترده‌تر، به ویژه با در نظر گرفتن داده‌های زیستگاهی و نمونه‌برداری از جمعیت‌های متعدد در گرادیان‌های محیطی مختلف است.

نتایج پژوهش حاضر در گروه خویشاوند هلیانته، سه گروه متمایز از گونه‌های مورد مطالعه را نشان داد که به عنوان تیپ‌های *Helianthus*، *Eupatorium* و *Xanthium* در نظر گرفته شدند. دو تیپ *Helianthus* و *Xanthium* با یافته‌های پروین و رئوف (۲۰۲۳) مطابقت داشتند؛ با این حال، مطالعه حاضر با بررسی گونه‌هایی از پنج قبیله، در مقایسه با یک قبیله در مطالعه پیشین، دامنه تاکسونومیکی بیشتری را در بر می‌گیرد. با وجود شباهت بین تیپ‌های *Eupatorium* و *Xanthium* از نظر بسیاری از ویژگی‌های گرده‌شناسی، تفاوت در برخی صفات کلیدی، به ویژه ارتفاع خارها و نسبت ارتفاع خارها به قطر آن‌ها، امکان تفکیک این دو تیپ را فراهم کرد. تیپ گرده *Eupatorium* پیش‌تر در مطالعات گرده‌شناسی کاسنیان معرفی و مورد استفاده قرار گرفته است. استیکس (Stix 1960) این تیپ را براساس مجموعه‌ای از ویژگی‌های گرده‌شناسی، از جمله اندازه کوچک دانه‌های گرده، شکل‌های oblate-spheroidal و prolate-spheroidal و برخی ویژگی‌های مربوط به خارها توصیف کرد. استانسی و همکاران (۲۰۱۸) نیز سه گونه از Eupatorieae، شامل *Mikania micrantha* و *Vittetia orbiculata* (DC.) R.M.King & H.Rob.، *Chromolaena laevigata* (Lam.) R.M.King & H.Rob.

Kunth, را براساس ویژگی‌های گرده‌شناسی، از جمله اندازه کوچک دانه‌های گرده، و خارهای کوتاه، در تیپ *Eupatorium* قرار دادند. در مطالعه حاضر ویژگی‌های این تیپ با توصیف‌های ارایه شده در مطالعات پیشین تا حدودی مطابقت داشت؛ با این حال، گونه‌های مورد بررسی با مطالعات پیشین متفاوت بودند.

با توجه به تمرکز مطالعه حاضر بر برخی آرایه‌های گروه *Heliantheae*، صفات شاخص شامل نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی، ارتفاع خارها و نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها، در کنار شواهد حاصل از تحلیل‌های چندمتغیره، در تفکیک تیپ‌های گرده‌ای مورد توجه قرار گرفتند. براساس این ویژگی‌ها، سه تیپ گرده پیشنهادی را می‌توان با استفاده از کلید شناسایی زیر از یکدیگر تفکیک کرد:

کلید پیشنهادی شناسایی تیپ‌های گرده در گونه‌های مورد مطالعه

- ۱- طول محور قطبی ۲۵ میکرومتر یا بیشتر، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی برابر با ۱,۱۶ یا بیشتر و نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها برابر با ۲,۲۵ یا بیشتر تیپ گرده *Helianthus*
- طول محور قطبی کمتر از ۲۵ میکرومتر، نسبت طول محور قطبی به قطر محور استوایی کمتر از ۱,۱۶ و نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها کمتر از ۲,۲۵ ۲
- ۲- خارها با ارتفاع بیشتر از ۱,۵۶ میکرومتر و نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها برابر با ۱,۲ یا بیشتر تیپ گرده *Eupatorium*
- خارها با ارتفاع ۱,۵۶ میکرومتر یا کمتر، نسبت ارتفاع خارها به قطر خارها کمتر از ۱,۲ تیپ گرده *Xanthium*

اسکوارلا و همکاران (۱۹۷۷) و بُرتلی و همکاران (۲۰۱۲)، تیپ عمومی هلیانتیوید را برای اعضای *Asteroidae* براساس ویژگی‌های ریزساختار اگزین و با استفاده از میکروسکوپ الکترونی عبوری گزارش کردند. در مقابل، تیپ‌های پیشنهادی حاضر براساس مجموعه صفاتی متفاوت از ویژگی‌های مورد استفاده برای تیپ هلیانتیوید و با استفاده از مشاهدات میکروسکوپ نوری و میکروسکوپ الکترونی روبشی تعریف شدند. به علاوه، با توجه به اینکه دامنه مطالعه حاضر به برخی آرایه‌های گروه *Heliantheae* محدود بود، تیپ‌های پیشنهادی در چارچوب گونه‌های بررسی شده تفسیر می‌شوند. قابل توجه است که شناسایی و تعریف تیپ‌های گرده براساس مجموعه‌ای از صفات ریخت‌شناسی گرده، از جمله اندازه دانه گرده و ویژگی‌های ریخت‌شناسی خارها، در مطالعات تاکسونومیک بر پایه صفات گرده‌شناسی سایر قبیله‌های کاسنیان نیز به کار رفته است (Wodehouse 1926, Osman 2006, 2011, El-Garf & Osman 2007, Coutinho et al. 2011, Stanski et al. 2018, Atazadeh & Ghahremaninejad 2025a, b, Atazadeh & Ghahremaninejad 2026a, b). این مطالعات نشان می‌دهند که تیپ‌بندی گرده براساس مجموعه‌ای از صفات گرده‌شناسی می‌تواند رویکردی مفید برای مقایسه و تفکیک گروه‌های تاکسونومیک در کاسنیان باشد.

داده‌های گرده‌شناسی حاصل از این مطالعه می‌توانند به عنوان شواهد مکمل در مطالعات سیستماتیک گروه خویشاوند هلیانته مورد استفاده قرار گیرند و در چارچوب رویکردهای تلفیقی، همراه با داده‌های مولکولی مبتنی بر نشانگرهای معتبر، به رفع ابهامات تاکسونومیک، بهبود طبقه‌بندی و درک بهتر روابط خویشاوندی در کاسنیان کمک کنند (Noroozi et al. 2022, Qu et al. 2025b). یکی از محدودیت‌های این پژوهش، تعداد نسبتاً محدود گونه‌های بررسی شده بود که عمدتاً به دلیل محدودیت در دسترسی به نمونه‌های مناسب و محدودیت زمانی نمونه‌برداری ایجاد شد. اگرچه نمونه‌های هرباریومی مورد استفاده در این مطالعه، در شرایط استاندارد نگهداری شده‌اند، اما احتمال تأثیر شرایط نگهداری و گذر زمان بر برخی ویژگی‌های گرده را نمی‌توان به طور کامل منتفی دانست. همچنین، به دلیل محدودیت در دسترسی به تجهیزات آزمایشگاهی مورد نیاز، امکان استفاده از میکروسکوپ الکترونی برای بررسی ریزساختار گرده فراهم نبود. به علاوه، در این پژوهش از داده‌های مولکولی استفاده نشد؛ از این رو، تفسیر روابط سیستماتیک صرفاً براساس داده‌های گرده‌شناسی انجام گرفت و می‌تواند در مطالعات آینده با شواهد مولکولی تکمیل شود. با توجه به این محدودیت‌ها، مطالعات آینده در زمینه ریخت‌شناسی گرده این گروه باید با گسترش نمونه‌برداری از آرایه‌ها در دامنه‌های مختلف بوم‌شناختی، به بررسی نقش احتمالی عوامل محیطی در شکل‌گیری تنوع صفات گرده‌ای و ارتباط آن‌ها با سازگاری‌های بوم‌شناختی و فرآیندهای تکاملی بپردازد (Zhang et al. 2024). همچنین، استفاده از میکروسکوپ الکترونی عبوری می‌تواند اطلاعات دقیق‌تری درباره ریزساختار اگزین گرده فراهم کرده و به شناسایی تفاوت‌های ظریف میان گونه‌ها و افزایش قدرت تفکیک صفات گرده‌شناسی در مطالعات سیستماتیک کمک کند (Skvarla et al. 1977, Coutinho et al. 2016, 2021, Gabarayeva et al. 2024). پژوهش حاضر با بررسی گرده‌شناسی بخشی از گروه خویشاوند

هلیانته در ایران، ضمن شناسایی الگوهای مشخصی از تنوع صفات گرده‌ای آن‌ها، اهمیت این صفات را در تفکیک گروه‌های گرده‌ای و مطالعات سیستماتیک این گروه را نیز نشان داد.

سپاسگزاری

نگارنده مراتب سپاس و قدردانی خود را از خانم سارا بهرام‌پور (آزمایشگاه مرکزی دانشگاه خوارزمی) و آقای دکتر باقر محمدی (آزمایشگاه مرکزی دانشگاه الزهرا)، به پاس تهیه تصاویر میکروسکوپ الکترونی ابراز می‌دارد. همچنین، از آقای دکتر فرخ قهرمانی‌نژاد (استاد دانشگاه خوارزمی) به دلیل حمایت‌ها و همکاری‌های ارزشمند ایشان در تهیه نمونه‌های گیاهی و پیشبرد این پژوهش، صمیمانه و به طور ویژه قدردانی می‌شود. از آقای محمد محمدی و خانم بهاره اکبرنژاد (دانشگاه خوارزمی) نیز برای همکاری در تهیه نمونه‌های گیاهی سپاسگزاری می‌شود. به علاوه، از خانم دکتر عطیه نژادفلاطوری (مؤسسه تحقیقات گیاه‌پزشکی کشور) و آقای مهندس محمدرضا جوهرچی (دانشگاه فردوسی مشهد) برای تهیه نمونه‌های گیاهی قدردانی می‌شود.

References

- Allen, P., Bennett, K. & Heritage, B. 2014. SPSS Statistics version 22: A practical guide (3rd. edition). Cengage Learning Australia Pty Limited.
- Atazadeh, N. & Ghahremaninejad, F. 2025a. Pollen diversity in the tribe Cardueae (Asteraceae) and its taxonomic significance. *Microscopy Research and Technique* 88(5): 1422–1450. DOI: 10.1002/jemt.24778.
- Atazadeh, N. & Ghahremaninejad, F. 2025b. Pollen diversity and Its systematic significance in the tribe Anthemideae (Asteraceae). *Grana* 64(5–6): 260–278. DOI: 10.1080/00173134.2026.2671469.
- Atazadeh, N. & Ghahremaninejad, F. 2026a. Pollen diversity and its systematic significance in the tribe Astereae (Asteraceae). *Brazilian Journal of Botany* 49: 30. DOI: 10.1007/s40415-026-01154-2.
- Atazadeh, N. & Ghahremaninejad, F. 2026b. Pollen morphology of the tribes Gnaphalieae and Calenduleae and their systematic contributions. *Rostaniha* 27(1): 13–34. DOI: 10.22092/BOT.J.IRAN.2026.372207.1447.
- Atazadeh, N., Sheidai, M., Attar, F., Ghahremaninejad, F. & Koohdar, F. 2020. A palynological study of *Cousinia* Cass. (Family Asteraceae), sections *Gynorhizae* Bunge and *Platyacanthae* Rech.f. *Grana* 59(6): 428–443. DOI: 10.1080/00173134.2020.1781247.
- Baldwin, B.G., Wessa, B.L. & Panero, J.L. 2002. Nuclear rDNA evidence for major lineages of helenioid Heliantheae (Compositae). *Systematic Botany* 1: 98–161.
- Baldwin, B.G. 2009. Heliantheae alliance, Chapter 41. Pp. 409–431. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds), *Systematics, evolution, and biogeography of Compositae*. International Association for Plant Taxonomy.
- Barkley, T.M., Brouillet, L. & Strother, J.L. 2006. *Flora of North America Asteraceae*. Vol. 21. Oxford University Press. New York and Oxford.
- Bentham, G. & Hooker, J.D. 1873. *Genera Plantarum. Sistens Dicotyledonum Gamopetalorum Ordines XLV: Caprifoliaceas-Plantagineas*. Vol. 2. London. International Book Distributors.
- Blackmore, S. 2007. Pollen and spores: Microscopic keys to understanding the earth's biodiversity. *Plant Systematics and Evolution* 263: 3–12. DOI: 10.1007/s00606-006-0464-3.
- Blackmore, S., Wortly, A.H., Skvarla, J.J. & Robinson, H. 2009. Evolution of pollen in the Compositae. Pp. 101–130. In: Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. (eds), *Systematics, Evolution and Biogeography of the Compositae*. Vienna, Austria, IAPT.
- Bremer, K. 1996. Major clades and grades of the Asteraceae. In: Hind, D.J.N. & Beentje, H.J. (eds), *Proceedings of the International Compositae Conference, Kew, 1994*, Vol. 1, *Compositae: Systematics*. Royal Botanic Gardens, Kew. 1–7.

- Cassini, H. 1819. Sixième mémoire sur la famille des Synanthérées, contenant les caractères des tribus. *Journal de Physique, de Chimie, d'Histoire Naturelle et des Arts*. 88: 150–163 & 189–204.
- Cassini, H. 1829. Tableau synoptique des Synanthérées. *Annales des Sciences Naturelles*. Paris. 17: 387–423.
- Coutinho, A.P., Silveira, P., Pita, C., Santos, M.J., Saraiva, C. & Perpétuo, N.C. 2021. Pollen morphology of *Xanthium* L. (sl) (Asteraceae, Asteroideae, Heliantheae, Ambrosiinae) in the Iberian Peninsula - a palynotaxonomic approach to a poisonous, allergenic and invasive genus. *Grana* 60(1): 35–56. DOI:10.1080/00173134.2020.1737729.
- Coutinho, A.P., Aguiar, C.F., Bandeira, D.S.D., Dinis, A.M. 2011. Comparative pollen morphology of the Iberian species of *Pulicaria* (Asteraceae, Inuleae, Inulinae) and its taxonomic significance. *Plant Systematics and Evolution* 297: 171–183. DOI: 10.1007/s00606-011-0505-4.
- Coutinho, A.P., Valente, M., França, R., Perpétuo, N. C., Kanoun-Boulé, M., Gouveia, M., Soares, M., Borges, J. & Currais, L. 2016. A contribution to the knowledge of the exine, with special reference to the ultrastructure, in subtribe Ecliptinae (Heliantheae, Asteraceae). *Plant Systematics and Evolution* 302(9): 1207–1216. DOI: 10.1007/s00606-016-1326-2.
- El-Garf, I.I.A. & Osman, A.K. 2007. Palynological studies on Egyptian species of subfamily Asteroideae-Compositae (tribes Astereae, Calenduleae and Eupatorieae). *Feddes Repertorium* 118(5–6): 192–205. DOI: 10.1002/fedr.200711133.
- Erdtman, G. 1943. An introduction to pollen analysis. Chronica Botanica Company, Waltham, Mass.
- Erdtman, G. 1952. Pollen morphology and plant taxonomy: An introduction to palynology. Angiosperms. Copenhagen.
- Funk, V.A., Susanna, A., Stuessy, T.F. & Bayer, R.J. 2009. Systematics, evolution and biogeography of Compositae. Vienna, IAPT.
- Gabarayeva, N.I., Britski, D.A. & Grigorjeva, V.V. 2024. Pollen wall development in *Impatiens glandulifera*: exine substructure and underlying mechanisms. *Protoplasma* 261: 111–124. DOI: 10.1007/s00709-023-01887-x.
- Ghahremaninejad, F., Alirezaei, Z., Mohammadi, M. & Nejad Falatoury, A. 2025. Updated catalogue of Iran's endemic angiosperms. *Taxonomy and Biosystematics* 17(3): 23–70. DOI: 10.22108/TBJ.2025.146441.1314.
- Halbritter, H., Ulrich, S., Grimsson, F., Weber, M., Zetter, R., Hesse, M., Buchner, R., Svojtka, M. & Frosch-Radivo, A. 2018. Illustrated pollen terminology. New York, Springer-Verlag. DOI: 10.1007/978-3-319-71365-6.
- Hammer, Ø., Harper, D.A.T. & Ryan, P.D. 2012. PAST: Paleontological statistics software package for education and data analysis. *Palaeontologia Electronica* 4(1): 1–9. <http://palaeo-electronica.org>.
- Hesse, M. & Blackmore, S. 2013. Preface to the special focus manuscripts. *Plant Systematics and Evolution* 299: 1011–1012. DOI: 10.1007/s00606-013-0811-0.
- Hesse, M., Halbritter, H., Weber, M., Buchner, R., Frosch-Radivo, A., Ulrich, S. & Zetter, R. 2009. Pollen Terminology: An illustrated handbook. New York, Springer-Verlag.
- Hidalgo, O., Sánchez-Jiménez, I., Palazzesi, L., Loeuille, B. & Garnatje, T. 2023. Pollen evolution in the genus *Echinops* (Cardueae, Asteraceae): Deciphering the origin of giant pollen grains. *International Journal of Plant Sciences* 184(5): 366–377. DOI: 10.1086/724497.
- Keating, J.N., Garwood, R.J. & Sansom, R.S. 2023. Phylogenetic congruence, conflict and consilience between molecular and morphological data. *BMC Ecology and Evolution* 23: 30. DOI: 10.1186/s12862-023-02131-z.
- Lin, M., Qiu, J., Xie, K.Q. & Tan, D.Y. 2023. Palynological features and taxonomic significance for 16 species of *Gagea* (Liliaceae) from Xinjiang, China. *PhytoKeys* 225: 53–68. DOI: 10.3897/phytokeys.225.101518.
- Mandel, J.R., Dikow, R.B., Siniscalchi, C.M., Thapa, R., Watson, L.E. & Funk, V.A. 2019. A fully resolved backbone phylogeny reveals numerous dispersals and explosive diversifications throughout the history of Asteraceae.

- Proceedings of the National Academy of Sciences 116(28): 14083–14088. DOI: 10.1073/pnas.1903871116.
- Mazari, P., Khan, M.A., Ali, B., Mangi, J.D., Bux, H., Khan, K.Y., Mughal, S., Ahmad, M., Zafar, M. & Akhter, A. 2012. Palynological diversity in selected medicinal plant species of Asteraceae (Compositae) from the flora of Kaghan Valley. *Journal of Medicinal Plants Research* 6(14): 2747–2753. DOI: 10.5897/JMPR11.693.
- Meriç, C. & Dane, F. 2005. A new alien species for the flora of European Turkey: *Galinsoga parviflora* (Asteraceae). *Phytologia Balcanica* 11(1): 63–66.
- Noroozi, M., Ghahremaninejad, F., Bogler, D., Witherspoon, J.M., Ryan, G.L., Miller, J.S., Riahi, M. & Cohen, J.I. 2022. Parsing a plethora of pollen: the role of pollen size and shape in the evolution of Boraginaceae. *Cladistics* 38: 204–226. DOI: 10.1111/cla.12488.
- Osman, A.K. 2006. Contributions to the pollen morphology of the tribe Inuleae (subfamily Asteroideae-Compositae) in the flora of Egypt. *Feddes Repertorium* 117(3–4): 193–206. DOI: 10.1002/fedr.200511096.
- Osman, A.K. 2011. Pollen morphology of tribes Gnaphalieae, Helenieae, Plucheeae and Senecioneae (Subfamily Asteroideae) of Compositae from Egypt. *American Journal of Plant Sciences* 2(2): 120–133. DOI: 10.4236/ajps.2011.22014.
- Pakravan, M., Safavi, S.R., Zarei, R., Tavakoli, Z., Ghahremaninejad, F., Noroozi, M., Bokaei, Z.N., Alimadadi, M., Ghodusian, N., Hosseini, F. & Moradi, F. 2024. Palynological investigation of some genera of Cichorieae (Asteraceae) in Iran. *Microscopy Research and Technique* 87(12): 3073–3088. DOI: 10.1002/jemt.24663.
- Panero, J. 2005. New combinations and infrafamilial taxa in the Asteraceae. *Phytologia* 87: 1–14.
- Panero, J. 2007. Key to the tribes of the Heliantheae alliance. Pp. 391–395. *in*: Kadereit, J.W. & Jeffrey, C. (eds), *The Families and Genera of Vascular Plants Flowering Plants. Eudicots. Asterales*, Vol. 8. Springer, Berlin.
- Panero, J. & Funk, V.A. 2002. Toward a phylogenetic subfamilial classification for the Compositae (Asteraceae). *Proceedings of the Biological Society of Washington* 115(4): 760–773.
- Peng, Y., Pu, X., Yu, Q., Zhou, H., Huang, T., Xu, B. & Gao, X. 2023. Comparative pollen morphology of selected species of *Blumea* DC. and *Syntherisma* Cass. and its taxonomic significance. *Plants* 12(16): 2909. DOI: 10.3390/plants12162909.
- Perveen, A. & Rauf, T. 2023. Palynological investigation of the tribe Heliantheae (Asteraceae) in Pakistan and its taxonomic implications. *Iranian Journal of Botany* 29(2): 132–146. DOI: 10.22092/IJB.2023.362462.1416.
- Podani, J. 2000. Introduction to the exploration of multivariate data. Backhuys, Leiden, 407 pp.
- POWO, 2026. Plants of the World Online. Facilitated by the Royal Botanic Gardens, Kew. <https://powo.science.kew.org/> [Accessed 6 July 2026].
- Punt, W., Hoen, P.P., Blackmore, S., Nilsson, S. & Le Thomas, A. 2007. Glossary of pollen and spore terminology. *Review of Palaeobotany and Palynology* 143: 1–81. DOI: 10.1016/j.revpalbo.2006.06.008.
- Qu, T., Chen, X., Zheng, X., Zhang, Y., Shao, Y., Sun, H., Zhang, B., Xie, G. & Fu, Z. 2025a. Pollen morphology and species differentiation in selected species of Inuleae (Asteraceae). *Phytokeys* 263: 215–240. DOI: 10.3389/fpls.2025.1558995.
- Qu, T., Xie, G., Zheng, X., Chen, X., Zhang, Y., Lu, L. & Fu, Z. 2025b. Systematic analysis of some Astereae (Asteraceae) species by Integrating pollen morphology and molecular evidence. *Frontiers in Plant Science* 16: 1558995. DOI: 10.3389/fpls.2025.1558995.
- Robinson, H. 1981. A revision of the tribal and subtribal limits of the Heliantheae (Asteraceae). *Smithsonian Contributions to Botany* 51: 31–72.
- Salamah, A., Luthfikasari, R. & Dwiranti, A. 2019. A. Pollen morphology of eight tribes of Asteraceae from Universitas

- Indonesia campus, Depok, Indonesia. Biodiversitas 20(1): 152–159. DOI:10.13057/biodiv/d200118.
- Skvarla, J.J., Turner, B.L., Patel, V.C. & Tomb, A.S. 1977. Pollen morphology in the Compositae and in morphologically related families. Pp. 141–265. In: Heywood, V.H., Harborne, J.B. & Turner, B.L. (eds), The Biology and Chemistry of the Compositae, Vol. 1. Academic Press. London.
- Stanski, C., Luz, C.F.P., Nogueira, A. & De Souza Nogueira, M.K.F. 2013. Palynology of species in the Astereae and Heliantheae tribes occurring in the region of Campos Gerais, Paraná State, Brazil. Iheringia 68(2): 203–214.
- Stanski, C., Moro, R.S., Nogueira, M.K.F.S., Kuniyoshi, Y.S., Luz, C.F.P. 2018. Palynology of species of Anthemideae, Eupatorieae, Inuleae, Mutiseae and Senecianeae tribes occurring in the region of Campos Gerais, Paraná State, Brazil. Iheringia 73(3): 353–362. DOI:10.21826/2446-8231201873312.
- Stix, E. 1960. Pollen morphologisch e Untersuchun genan Compositen. Grana Palynology 2: 41–126.
- Susanna, A., Baldwin, B.G., Bayer, R.J., Bonifacino, J.M., Garcia-Jacas, N., Keeley, S.C., Mandel, J.R., Ortiz, S., Robinson, H. & Stuessy, T.F. 2020. The classification of the Compositae: a tribute to Vicki Ann Funk (1947–2019). Taxon 69: 807–814.
- Temizer, K. & Türkmen, Z. 2015. Pollen Morphology of *Eupatorium cannabinum* L. Mellifera 15(1): 12–15.
- Usma, A., Ahmad, M., Ramadan, M.F., Khan, A.M., Zafar, M., Hamza, M., Sultana, S. & Yaseen, G. 2022. Micro-morphological diversity of pollen among Asteraceous taxa from Potohar Plateau-Pakistan. Microscopy Research and Technique 85(7): 2467–2485. DOI: 10.1002/jemt.24102.
- Wanninger, A. 2015. Morphology is dead long live morphology! Integrating MorphoEvoDevo into molecular EvoDevo and phylogenomics. Frontiers in Ecology and Evolution 3. DOI: 10.3389/fevo.2015.00054.
- Wodehouse, R.P. 1926. Pollen grain morphology in the classification of the Anthemideae. Bulletin of the Torrey Botanical Club 53: 479–485.
- Wortley, A.H., Blackmore, S., Chissoe, W.F. & Skvarla, J.J. 2012. Recent advances in Compositae (Asteraceae) palynology, with emphasis on previously unstudied and unplaced taxa. Grana 51: 158–179. DOI: 10.1080/00173134.2012.668219.
- Yang, L.E., Lu, L., Burgess, K.S., Wang, H. & Li, D.Z. 2020. Evolution of angiosperm pollen: 8. Lamiids1. Annals of the Missouri Botanical Garden 105: 323–376. DOI:10.3417/2020500.
- Zhang, C., Huang, C.H., Liu, M., Hu, Y., Panero Jose, L., Luebert, F., Gao, T. & Ma, H. 2021. Phylotranscriptomic insights into Asteraceae diversity, polyploidy, and morphological innovation. Journal of Integrative Plant Biology 63(7): 1273–1293. DOI: 10.1111/jipb.13078.
- Zhang, G.J., Yang, J.B., Zhang, C.F., Jiao, B.H., Panero, J.L., Cai, J., Zhang, Z.R., Gao, L.M., Gao, T. & Ma, H. 2024. Nuclear phylogenomics of Asteraceae with increased sampling provides new insights into convergent morphological and molecular evolution. Plant Communications 5: 100851. DOI: 10.1016/j.xplc.2024.100851.