

Cladistic analysis of the tribe Bromeae (Poaceae) based on morphological characters in Iran

Zahra Pourmoshir¹, Atefe Amirahmadi^{2*}, Reza Naderi³

¹ Department of Plant Biology, Faculty of Biology and Institute of Biological Science, Damghan University, Damghan, Iran

² School of Biology and Institute of Biological Science, Damghan University, Damghan, Iran

³ Department of Plant Biology, Faculty of Biology and Institute of Biological Science, Damghan University, Damghan, Iran

Abstract

This study is concerned with the morphological cladistic analysis of monotypic tribe Bromeae including the genus *Bromus*. To characterize taxonomic circumscription of the genus, its species and sectional relationships of 39 taxa belonging to 6 sections and 2 outgroups were evaluated. Based on the heuristic search for 26 morphological informative characters, Maximum Parsimony approach was used for phylogenetic analyses. The data matrix was analyzed by reweighting characters method, rescaled consistency index and retention index. The results obviously indicate the monophyly of the genus *Bromus* and taxonomic circumscription of its sections but phylogenetic relationships of many of the species within each section remain unresolved. The monotypic sect. *Nevskiella* (lemmas short, 3.5-5 mm long and awns 3-5 times the length of lemmas) is clearly separated from other sections of the genus *Bromus*. Old world taxa of the perennial sect. *Pnigma* are more closely related to sect. *Ceratochloa*. The annual sects. *Genea* (spikelets cuneiform, broader at top) and *Bromus* (spikelets ovate, elliptic or lanceolate tapering towards top, lemmas with 1-5(6) awns) are monophyletic. The present cladistic analysis confirms the incorporation of the genus *Boissiera* (lemmas with 7-9 awns) into the genus *Bromus*.

Key words: *Bromus*, Clade, Cladistic morphology, Monophyletic, Poaceae.

* a.amirahmadi@du.ac.ir

تحلیل کلادیستیک طایفه (Poaceae) Bromeae بر اساس صفت‌های ریخت‌شناسی در ایران

زهرا پورمشیر^۱، عاطفه امیراحمدی^{۲*}، رضا نادری^۳

^۱ دانشجوی کارشناسی ارشد گروه علوم گیاهی، دانشکده زیست‌شناسی و پژوهشکده علوم زیستی، دانشگاه دامغان، دامغان، ایران
^۲ استادیار گروه علوم گیاهی، دانشکده زیست‌شناسی و پژوهشکده علوم زیستی، دانشگاه دامغان، دامغان، ایران.
^۳ استادیار گروه علوم گیاهی، دانشکده زیست‌شناسی و پژوهشکده علوم زیستی، دانشگاه دامغان، دامغان، ایران

چکیده

پژوهش حاضر به مطالعه کلادیستیک ریخت‌شناسی طایفه مونوتیپیک Bromeae و جنس *Bromus* می‌پردازد. برای تعیین حدود جنس و روابط بین گونه‌ها و بخش‌ها، ۳۹ تاکسون معرف ۶ بخش از جنس *Bromus* به همراه ۲ تاکسون برون‌گروه ارزیابی شدند. تحلیل‌های فیلوژنی برای ۲۶ صفت باارزش ریخت‌شناسی به روش بیشینه صرفه‌جویی و جستجوی ابتکاری تعبیه‌شده در نرم‌افزار PAUP* انجام شدند. ماتریس داده‌ها با روش وزن‌دهی دوباره صفت‌ها و شاخص سازگاری و نگهداری اصلاح‌شده تحلیل شد. اگرچه نتایج تک‌تباری بودن جنس *Bromus* و حدود تاکسونومیک بخش‌ها را به خوبی نشان دادند، روابط فیلوژنی بیشتر گونه‌های درون هر بخش حل‌نشده ماند. بخش مونوتیپیک *Nevskiella* (با پوشینه‌های کوتاه به درازای ۳/۵ تا ۵ میلی‌متر و سیخک‌هایی به درازای ۳ تا ۵ برابر پوشینه) به‌وضوح از دیگر بخش‌های جنس *Bromus* تفکیک می‌شود. تاکسون‌های جهان قدیم بخش چندساله *Prigma* ارتباط خویشاوندی با بخش *Ceratochloa* (پوشینه‌ها به شدت ناوی) دارند. بخش‌های یک‌ساله *Genea* (سنبلچه‌ها گوه‌ای، در بخش بالا به تدریج پهن و باز) و *Bromus* (سنبلچه‌ها تخم‌مرغی، دوکی، بیضوی یا سرنیزه‌ای، در بخش بالا به تدریج باریک و بسته، پوشینه‌ها ۱ تا ۵ و به ندرت ۶ سیخکی) تک‌تبار هستند. تحلیل کلادیستیک حاضر، قرارگیری جنس *Boissiera* (پوشینه‌ها ۷ تا ۹ سیخکی) را درون جنس *Bromus* تأیید می‌کند.

واژه‌های کلیدی: *Bromus*، تک‌تبار، کلاد، کلادیستیک ریخت‌شناسی، تیره گندم

مقدمه

این تیره ۱۲ زیرخانواده، ۲۹ طایفه، بیش از ۷۰۰ جنس و تقریباً ۱۱۰۰۰ گونه در جهان دارد (Kellogg, 2015) و دارای ۲۷ طایفه و حدود ۱۲۰ جنس در ایران است (Mozaffarian, 2005). نقش غذایی، مهم‌ترین اهمیت اقتصادی این گیاهان است و برای تأمین علوفه و تغذیه دام، کنترل فرسایش و به شکل منبع قندی نیز استفاده می‌شوند (Kellogg, 2015; Judd et al., 1999).

تیره گندم (Poaceae)، چهارمین تیره بزرگ گیاهان گل‌دار پس از Asteraceae، Orchidaceae و Fabaceae است (Judd et al., 1999). اعضای این تیره با شروع آتش‌سوزی جنگل‌ها و افزایش خشکی در دوره میوسن چیره شدند، در تمام قاره‌های دنیا حتی قطب جنوب وجود دارند و بین ۳۰ تا ۴۰ درصد خشکی‌های کره زمین را می‌پوشانند. در حال حاضر،

* a.amirahmadi@du.ac.ir

همکاران (۲۰۱۴)، این جنس ۸ بخش در جهان دارد که از این تعداد، ۶ بخش و ۳۹ گونه در ایران پراکنش دارند (جدول ۱).

متغیر بودن صفت‌های ریخت‌شناسی، تنوع‌پذیری شدید ساختار سنبلچه و وجود حالت‌های حدواسط، شناسایی گونه‌های این جنس را با ابهام و مشکلاتی روبه‌رو کرده است. با توجه به این موضوع، پی‌بردن به ماهیت صفت‌های ریخت‌شناسی برای استفاده از آنها در طبقه‌بندی بسیار مهم به نظر می‌رسد. از آنجا که تاکنون مطالعه‌های ریخت‌شناسی متعددی نظیر مطالعه‌های Ghorbani و Naderi Safar و همکاران (۲۰۰۹)، Nahooji و همکاران (۲۰۱۲) و Kaveh و Kazempour Osaloo (۲۰۱۲) برای تحلیل فیلوژنی گیاهان مختلف انجام شده است، پژوهش حاضر می‌کوشد با استفاده از صفت‌های ریخت‌شناسی کلیدی، روابط بین گونه‌ها و موقعیت دقیق بخش‌ها و بازسازی فیلوژنی جنس *Bromus* را بررسی کند.

طایفه *Bromeae* یکی از طایفه‌های تیره گندم است که بر اساس یافته‌های نوین، تنها دارای یک جنس *Bromus* L. است و ارتباط خویشاوندی با طایفه *Triticeae* دارد (Kellogg, 2015; Soreng et al., 2015; Naderi and Rahiminejad, 2015). جنس *Bromus* از نظر تاکسونومی و تاریخچه نام‌گذاری شامل مجموعه‌ای از تاکسون‌های پیچیده است و سطوح پلوئیدی مختلفی از $2n=14$ تا $2n=112$ (بر پایه $x=7$) با گونه‌های یک یا چندساله تشکیل می‌دهد (Stebbins, 1981). اگرچه مشکلات شناسایی این جنس سبب شده‌اند گیاه‌شناسان به ۱۰۰، ۱۵۴، ۱۶۰ و یا ۴۰۰ گونه از آن اشاره کنند (Clayton et al., 2002 onwards; Saarela et al., 2007)، طبقه‌بندی فروجنس *Bromus* درخور توجه و پیچیده است. پژوهشگران این جنس را به گروه‌های متعددی در سطح بخش، زیرجنس و یا حتی جنس‌های مجزا تقسیم کرده‌اند. بر اساس یافته‌های Naderi و Rahiminejad (۲۰۱۵) و Saarela

جدول ۱- سطوح پلوئیدی، پراکنش و تعداد گونه‌های موجود در ایران در هر یک از بخش‌های جنس *Bromus*، اقتباس از Naderi و Rahiminejad (۲۰۱۵)، Saarela و همکاران (۲۰۱۴) و Stebbins (۱۹۸۱)

بخش	سطوح پلوئیدی	پراکنش جغرافیایی	تعداد گونه‌های موجود در ایران
<i>Bromus</i>	$2n=14, 28, 42, 56$.	اروپا و آسیا	۱۷ گونه
<i>Boissiera</i> (Hochst. ex Steud.) P. M. Sm.	$2n=14, 28$.	آسیا، شرق مدیترانه	۱ گونه
<i>Genea</i> Dumort.	$2n=14, 28, 42, 56, 70$	مدیترانه، جنوب غربی آسیا و شمال اروپا	۶ گونه
<i>Pnigma</i> Dumort. (Bromopsis Dumort.)	$2n=14, 28, 42, 56, 70, 112$.	اوراسیا، آفریقا و شمال و جنوب آمریکا	۱۳ گونه
<i>Nevskiella</i> (Krecz. & Vved.) Tournay	$2n=14$.	آسیای مرکزی، ایران و افغانستان	۱ گونه
<i>Ceratochloa</i> (P. Beauv.) Griseb.	$2n=42, 56, 84$.	آمریکای شمالی و جنوبی	۱ گونه (کاشته شده)
<i>Neobromus</i> (Shear) Hitchc.	$2n=42$.	ساحل اقیانوس آرام آمریکا شمالی و جنوبی	-
<i>Mexibromus</i> Saarela, P.M. Peterson & Valdés-Reyna	$2n=28$	مکزیک	-

مواد و روش‌ها

۳۹ تاکسون معرف ۶ بخش از جنس *Bromus* برپایه مطالعه Naderi و Rahiminejad (۲۰۱۵) به همراه دو تاکسون برون‌گروه *Hordeum glaucum* و *Festuca sclerophylla* انتخاب شدند. برای انجام تحلیل تبارزایی، بیش از ۱۶۰۰ نمونه هرباریومی شامل نمونه‌های هرباریومی موجود در هرباریوم دانشگاه دامغان (DU) و داده‌های مطالعه پیشین (Naderi and Rahiminejad, 2015) بررسی شدند. ۲۶ صفت باارزش (مجموعه حالت‌های صفتی با تنوع کم درون جمعیت‌های هر گونه) شامل صفت‌های ریخت‌شناسی رویشی و زایشی مانند ساختارهای درونی سنبلچه استخراج و در جدول مرتب شدند (جدول ۲). بازسازی ماتریس داده‌ها (جدول ۳) با نرم‌افزار PAUP*4.0b10 (Swofford, 2002) به روش بیشینه صرفه‌جویی (Maximum Parsimony) و با الگوریتم جستجوی

ابتکاری (heuristic search) و تبادل شاخه (TBR, Tree Bisection Reconnection) با روشن‌بودن Multree و خاموش‌بودن steepest descent انجام شد. ابتدا همه صفت‌ها به شکل هم‌وزن بررسی شدند. برای کاهش اثر هم‌پلازی میان داده‌ها، از روش وزن‌دهی دوباره (reweighting) استفاده شد. عمل وزن‌دهی دوباره صفت‌ها تا زمانی ادامه یافت که طول درخت، شاخص پایداری (CI, Consistency Index) و شاخص نگهداری یا گروه‌پذیری (RI, Retention Index) پس از دو تکرار در دو تحلیل مجزا تغییر نکردند (Farris, 1969; 1989). برای تعیین حدود اطمینان کلادها نیز از روش بوت‌استرپ (Bootstrap) با ۱۰۰۰ تکرار، جستجوی ابتکاری ساده (simple)، تبادل شاخه‌ها و خاموش‌بودن گزینه Multree استفاده شد.

جدول ۲- صفت‌های ریخت‌شناسی استفاده‌شده در تحلیل کلادیستیک جنس *Bromus*

شماره	صفت‌ها	حالت‌های صفت
۱	شکل پوشینه	به شدت ناوی=۰ گرد یا اندکی ناوی=۱
۲	طول پوشینه (میلی‌متر)	$0=(3/5 \leq x \leq 5)$ $1=(5 < x \leq 21)$
۳	پهنای پوشینه (میلی‌متر)	۱ تا ۴ ۱=۱۱ تا ۴
۴	شکل رویشی	یک‌ساله=۰ چندساله=۱
۵	شکل سنبلچه	تخم‌مرغی=۰ گوه‌ای=۱
۶	وجود داشتن یا نداشتن سیخک	سیخک‌دار=۰ بدون سیخک=۱
۷	تعداد سیخک	تک سیخکی=۰ ۳ تا ۵ سیخکی=۱
۸	خوشه مرکب	یک‌طرفه=۱ دوطرفه=۰
۹	فشردگی گل‌آذین	بسیار تنک=۰ تنک تا کمی فشرده=۱
۱۰	طول پوشه پایینی (میلی‌متر)	۲ تا ۵ ۱=۱۲ تا ۵
۱۱	پهنای پوشه پایینی (میلی‌متر)	۱ تا ۲/۵ ۱=۴/۵ تا ۲/۵
۱۲	طول پوشه بالایی (میلی‌متر)	۳/۵ تا ۸/۵ ۱=۱۴/۵ تا ۸/۵
۱۳	تعداد رگه در پوشه پایینی	اغلب ۱ رگه‌ای=۰ ۳ تا ۷ رگه‌ای=۱

۱۴	تعداد رگه در پوشه بالایی	۳ تا ۵ رگه‌ای=۰	۵ تا ۱۳ رگه‌ای=۱
۱۵	تعداد رگه در پوشینه	۷ تا ۹ رگه‌ای=۰	۹ تا ۱۳ رگه‌ای=۱
۱۶	شکل سیخک	راست=۰	کج=۱
۱۷	طول سیخک (میلی متر)	کمتر از ۱۴=۰	بین ۱۴ تا ۳۰=۱ بین ۳۰ تا ۹۰=۲
۱۸	شکل نوک پوشینه	کامل، مضرس یا کمی فرورفته، دندانه‌های کند و کوتاه=۰	اغلب دارای دندانه‌های نوک تیز تا سرنیزه‌ای=۱
۱۹	طول دندانه پوشینه (میلی متر)	۰/۱ تا ۳=۰	بیشتر از ۳=۱
۲۰	طول بساک (میلی متر)	کمتر از ۳=۰	بیشتر از ۳=۱
۲۱	پهنک برگ	اغلب بدون کرک=۰	اغلب کرک دار=۱
۲۲	غلاف برگ	بدون کرک=۰	کرک دار=۱
۲۳	محل اتصال سیخک تا رأس پوشینه (میلی متر)	اغلب کمتر از ۲/۵=۰	اغلب بیشتر از ۲/۵=۱
۲۴	ساقه	بدون کرک=۰	کرک دار=۱
۲۵	طول سنبلچه (بدون سیخک)- (میلی متر)	اغلب کمتر از ۳۵=۰	اغلب بیش از ۳۵=۱
۲۶	وضعیت سنبلچه	بدون کرک=۰	کرک دار=۱

جدول ۳- ماتریس داده‌های ریخت‌شناسی؛ ۰ و ۱=a، ؟=نامشخص

نام گونه	صفت												
	۱	۲	۳	۴	۵	۶	۷	۸	۹	۱۰	۱۱	۱۲	۱۳
<i>B. arvensis</i>	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۰
<i>B. brachystachys</i>	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۰	۰
<i>B. secalinus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۱	؟	۰	؟
<i>B. racemosus</i>	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۰	۱
<i>B. commutatus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۱	۰	۱
<i>B. scoparius</i>	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۰	۱
<i>B. sewerzowii</i>	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱
<i>B. briziformis</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	۱	۱	۱
<i>B. squarrosus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۱	۱	۱
<i>B. intermedius</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۰	۱
<i>B. macrocladus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۰	۰	۱
<i>B. japonicus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۰	۰	۱
<i>B. gedrosianus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۰	۰	۱
<i>B. pulchellus</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۰	۰	۱
<i>B. oxyodon</i>	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۱	۱	۱

۱	۱	۱	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۱	۱	<i>B. lanceolatus</i>
۱	۱	۱	۱	۲	۰	۱	۰	۰	۰	۱	۱	۱	<i>B. danthoniae</i>
۰	۰	۱	۱	۲	۰	۲	۰	۰	۰	۰	۱	۱	<i>B. pumilio</i>
۰	۱	۰	۱	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	<i>B. sterilis</i>
۰	۱	۰	۱	۱	۱	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	<i>B. tectorum</i>
۰	۱	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	<i>B. madritensis</i>
۰	۱	؟	۱	۲	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	<i>B. fasciculatus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۱	<i>B. rubens</i>
۰	۲	۱	۲	۲	۰	۰	۰	۱	۰	۱	۲	۱	<i>B. rigidus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۱	۱	۱	<i>B. tomentellus</i>
۰	۱	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. cappadocicus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. kopetdagensis</i>
۰	۲	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. intermedius</i>
۰	۲	۰	۲	۱	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. borianus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. variegatus</i>
۰	۱	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. frigidus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. paulsenii</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. trinianus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. stenostachyus</i>
۰	۱	۰	۱	۰	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. benkenii</i>
۰	۱	۰	۱	۰	۰	۰	۰	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. ramosus</i>
۰	۱	۰	۱	۲	۰	۰	۱	۲	۱	۰	۱	۱	<i>B. inermis</i>
۰	؟	؟	۰	۱	۰	۰	۰	a	۰	؟	۱	۱	<i>B. gracillimus</i>
۲	۲	؟	۲	۱	۰	۰	a	۰	۱	۱	۱	۰	<i>B. catharticus</i>
؟	؟	؟	؟	۲	۰	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۱	<i>Hordeum glaucum</i>
۰	۱	۰	۰	۱	۰	؟	۱	۲	۱	۱	۰	۱	<i>Festuca sclerophylla</i>

ادامه جدول ۳- ماتریس داده‌های ریخت‌شناسی؛ ۰ و ۱=a، ؟=نامشخص

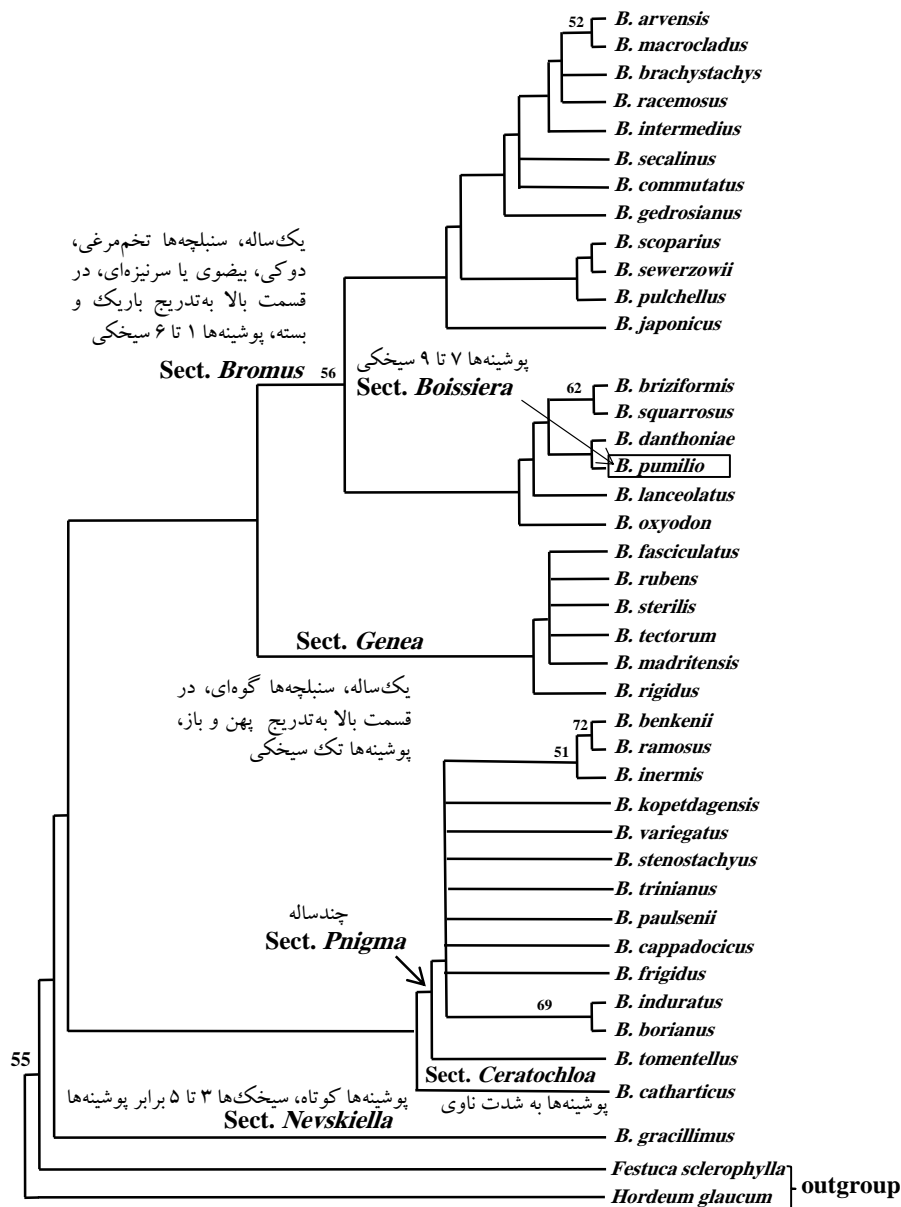
صفت													نام گونه
۲۶	۲۵	۲۴	۲۳	۲۲	۲۱	۲۰	۱۹	۱۸	۱۷	۱۶	۱۵	۱۴	
؟	۰	؟	۱	؟	a	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۱	<i>B. arvensis</i>
a	۰	۱	۰	؟	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۱	<i>B. brachystachys</i>
؟	۰	۰	۰	۱	۱	؟	۰	۰	۰	۰	۰	؟	<i>B. secalinus</i>
۰	۰	a	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۱	<i>B. racemosus</i>
a	۰	a	۰	۱	۱	۰	۰	۰	۰	۰	۰	۱	<i>B. commutatus</i>
a	۰	۰	۰	۰	۱	۰	۰	۱	۰	۱	۰	۱	<i>B. scoparius</i>

ا	ا	a	*	ا	ا	*	*	ا	*	*	؟	ا	<i>B. sewerzowii</i>
ا	ا	*	ا	ا	ا	*	*	*	*	*	ا	ا	<i>B. briziformis</i>
a	ا	*	a	ا	ا	*	*	*	*	ا	ا	ا	<i>B. squarrosus</i>
ا	*	*	a	ا	ا	*	*	*	*	ا	*	ا	<i>B. intermedius</i>
a	*	ا	ا	ا	ا	ا	*	*	*	ا	*	ا	<i>B. macrocladus</i>
a	*	؟	ا	ا	*	*	*	؟	ا	ا	*	ا	<i>B. japonicus</i>
a	*	؟	*	a	؟	*	*	ا	*	*	*	ا	<i>B. gedrosianus</i>
؟	*	*	ا	a	a	*	*	ا	*	ا	*	ا	<i>B. pulchellus</i>
*	*	ا	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	ا	*	ا	<i>B. oxyodon</i>
a	ا	a	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	ا	*	ا	<i>B. lanceolatus</i>
a	ا	ا	ا	ا	ا	*	ا	ا	ا	ا	ا	ا	<i>B. danthoniae</i>
a	a	؟	ا	ا	ا	*	ا	ا	ا	ا	ا	ا	<i>B. pumilio</i>
a	*	*	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	*	*	*	<i>B. sterilis</i>
ا	*	a	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	*	*	*	<i>B. tectorum</i>
a	a	*	ا	a	a	*	*	ا	ا	*	*	*	<i>B. madritensis</i>
a	*	؟	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	ا	؟	*	<i>B. fasciculatus</i>
a	*	*	ا	ا	ا	*	*	ا	ا	*	*	*	<i>B. rubens</i>
a	ا	a	ا	ا	ا	*	ا	ا	۲	*	*	*	<i>B. rigidus</i>
a	ا	*	ا	a	ا	ا	*	ا	ا	ا	*	*	<i>B. tomentellus</i>
a	*	*	*	a	*	ا	*	ا	*	a	*	*	<i>B. cappadocicus</i>
*	ا	a	*	a	*	ا	؟	ا	*	*	*	*	<i>B. kopetdagensis</i>
a	ا	a	ا	a	a	ا	*	ا	؟	ا	*	*	<i>B. intermedius</i>
*	ا	ا	*	ا	ا	ا	*	ا	*	ا	*	*	<i>B. borianus</i>
a	*	*	*	a	a	ا	*	ا	*	*	*	*	<i>B. variegatus</i>
*	*	*	*	a	a	ا	*	ا	*	*	*	*	<i>B. frigidus</i>
؟	*	a	*	ا	ا	ا	*	ا	*	*	*	*	<i>B. paulsenii</i>
*	*	a	*	ا	ا	ا	*	ا	*	*	*	*	<i>B. trinianus</i>
*	*	*	*	ا	ا	ا	؟	ا	*	*	*	*	<i>B. stenostachyus</i>
؟	*	ا	*	ا	a	ا	*	*	*	*	*	*	<i>B. benkenii</i>
؟	ا	ا	*	ا	a	ا	*	*	*	*	*	*	<i>B. ramosus</i>
؟	؟	*	*	*	*	ا	*	*	*	*	*	*	<i>B. inermis</i>
؟	*	*	*	ا	ا	؟	*	*	ا	*	؟	*	<i>B. gracillimus</i>
؟	ا	*	*	a	a	؟	ا	ا	*	*	ا	ا	<i>B. catharticus</i>
ا	*	*	؟	*	ا	ا	؟	ا	ا	*	*	؟	<i>Hordeum glaucum</i>
ا	*	ا	؟	*	*	ا	؟	ا	؟	؟	*	*	<i>Festuca sclerophylla</i>

نتایج

تحلیل با وزن یکسان ۲۶ صفت ریخت‌شناسی برای ۴۱ گونه، ۱۰۰ عدد کوتاهترین درخت به طول ۱۰۱ گام ایجاد کرد. از آنجا که درخت توافقی (Consensus tree) برای این کوتاهترین درختان دارای شاخه‌های حل نشده و حمایت‌های آماری کم کلادها بود، پس از چهار بار وزن‌دهی دوباره، تعداد ۱۰۰ عدد کوتاهترین درخت به طول ۱۹/۸۹ گام و شاخص‌های آماری $CI=0/518$ و $RI=0/876$ حاصل شدند. درخت توافقی حاصل همراه با ارزش‌های بوت‌استرپ در شکل ۱ نشان داده شده است. در قاعده درخت، گونه *B. gracillimus* متعلق به بخش مونوتیبیک *Nevskiella* به شکل شاخه مجزایی قرار گرفته است. در شاخه بعدی (Grade) اعضای متعلق به بخش *Pnigma* و *Ceratochloa*، کلادی با حمایت کم را تشکیل داده‌اند. درون این کلاد، ارتباط خوهری *B. benkenii* و *B. ramosus* با حمایت متوسط (۷۲ درصد) نشان داده شده است و این زیرکلاد با گونه *B. inermis* ارتباط گروه خوهری دارد (۵۲ درصد). روابط سایر اعضای بخش *Pnigma* با یکدیگر حل نشده باقی ماند و *B. tomentellus* و *B. catharticus* از بخش مونوتیبیک *Ceratochloa* به ترتیب خواهران متوالی با این مجموعه هستند. شاخه بعدی به اعضای بخش *Genea* متعلق است که در آن، ۵ گونه از مجموع ۶ گونه با یکدیگر پلی‌تومی تشکیل

داده‌اند و *B. rigidus* با این پلی‌تومی ارتباط گروه خوهری دارد. در نهایت در بخش بالایی درخت، اعضای بخش *Bromus* کلاد بزرگی را با حمایت ۵۶ درصد تشکیل داده‌اند؛ این کلاد شامل دو زیرکلاد اصلی است: در زیرکلاد اول، *B. arvensis* و *B. macrocladus* با یکدیگر ارتباط خوهری دارند و کلاد آنها با دو گونه *B. brachystachys* و *B. racemosus* به شکل حل نشده ارتباط دارد. *B. intermedius* با این مجموعه، ارتباط خوهری دارد و دو گونه *B. secalinus* و *B. commutatus* نیز با آن ارتباط حل نشده دارند و در نهایت، *B. gedrosianus* با این مجموعه خواهر است. در زیرکلاد دوم، دو گونه *B. scoparius* و *B. sewerzowii* کلادی را تشکیل می‌دهند که *B. pulchellus* با آن ارتباط خوهری دارد. گونه *B. japonicus* نیز با مجموعه این دو زیرکلاد خواهر است. در زیرکلاد دوم، *B. briziformis* و *B. squarrosus* با یکدیگر ارتباط خوهری دارند (۶۲ درصد) و با زیرکلاد متشکل از دو گونه *B. danthoniae* و *B. pumilio* از گروه چندسیخکی‌ها خواهر هستند. در نهایت، شاخه‌های مربوط به دو گونه *B. lanceolatus* و *B. oxyodon* از گروه تک‌سیخکی‌ها به ترتیب خواهران متوالی با مجموعه یادشده هستند.



شکل ۱- درخت اجماع حاصل از داده‌های ریخت‌شناسی بر اساس تحلیل وزن‌دهی دوباره صفت‌ها. اعداد روی شاخه‌ها ضریب حدود اطمینان کلادها هستند. حمایت‌های بیش از ۵۰ درصد نشان داده شده‌اند. صفت‌های اصلی و تشخیصی بخش‌ها روی هر شاخه مشخص شده‌اند.

(Ainouche and Bayer, 1997; Saarela *et al.*, 2007). درون جنس *Bromus*، بخش *Nevskiella* تنها دارای گونه دیپلوئید *B. gracillimus* است که در آسیای میانه، ایران و افغانستان می‌روید. این گونه با داشتن پوشینه‌های کوتاه به درازای ۳/۵ تا ۵ میلی‌متر و سیخک‌هایی به درازای ۳ تا ۵ برابر پوشینه به‌وضوح از

بحث و نتیجه‌گیری

پژوهش حاضر با به‌کارگیری صفت‌های ریخت‌شناسی باارزش و تحلیل کلادستیک آنها به بررسی تعیین حدود جنس *Bromus* و روابط بین گونه‌ها و بخش‌ها می‌پردازد و نتایج، تک‌تباری جنس *Bromus* را در تأیید مطالعه‌های پیشین نشان می‌دهند

دارند، درحالی‌که گونه‌های جهان جدید از بخش *Pnigma* (همراه با *B. ramosus*) درون کلاسی همراه با بخش *Bromus* قرار می‌گیرند. در نتیجه، گونه‌های جهان قدیم و جدید به ترتیب نامزدهای بالقوه اهداکننده ژنومی بخش *Genea* و *Bromus* در نظر گرفته می‌شوند. نتایج این مطالعه، ارتباط نزدیک‌تر گونه‌های جهان قدیم بخش *Pnigma* با بخش *Genea* را نسبت به بخش *Bromus* تأیید نمی‌کند.

بخش *Ceratochloa* (پوشینه‌ها به شدت ناوی) شامل ۱۰ تا ۱۶ گونه یک تا چندساله است و هیچ گونه دیپلوئید یا تتراپلوئیدی در این بخش گزارش نشده است (Stebbins, 1981; Oja, 2006; Saarela et al., 2007). این بخش با داشتن پوشینه‌های به شدت ناوی از دیگر بخش‌های جنس *Bromus* متمایز می‌شود. تنها گونه *B. catharticus* از این بخش به شکل کاشته شده در ایران وجود دارد (Naderi and Rahiminejad, 2015). مطالعه‌های گوناگون، ارتباط فیلوژنی بخش *Ceratochloa* را با بخش *Pnigma* نشان می‌دهند. گونه‌های دیپلوئید بخش *Pnigma* نامزد اهداکننده ژنومی بخش *Ceratochloa* در نظر گرفته می‌شوند (Oja, 2006; Stebbins, 1981). تک‌تباری این بخش با داده‌های ریوزومی هسته‌ای و کلروپلاستی تأیید شده است (Saarela et al., 2007). پژوهش حاضر، ارتباط خویشاوندی بین بخش *Ceratochloa* و *Pnigma* را تأیید می‌کند.

بخش یک‌ساله *Genea* (سنبلچه‌ها گوه‌ای، در بخش بالا به تدریج پهن و باز) شامل ۷ گونه یک‌ساله و خودلقاح است که با داشتن سطوح پلوئیدی متنوع از دیپلوئیدی تا اکتاپلوئیدی در بخش‌های شمالی، غربی و جنوبی اروپا، نواحی مدیترانه، شمال آفریقا و

دیگر گونه‌های جنس *Bromus* تفکیک می‌شود (Bor, 1970; Aryavand, 2002; Naderi and Rahiminejad, 2015). *B. gracillimus* شاخه مجزایی در قاعده درخت تشکیل می‌دهد که قرارگیری این گونه را در بخش مجزای *Nevskiella* تأیید می‌کند. بخش چندساله *Pnigma* با حدود ۶۰ گونه، بزرگ‌ترین بخش جنس *Bromus* معرفی شده است (Oja, 2006; Saarela et al., 2007). گونه در ایران می‌رویند. گونه‌های بخش *Pnigma* دارای دو مرکز پراکنش اصلی در اوراسیا و آمریکای شمالی هستند: تاکسون‌های اوراسیا (جهان قدیم) و *B. pumpellianus* (که در هر دو مرکز پراکنش دارد)، عمیقاً دسته‌ای یا ریزوم‌دار، چندساله‌های طولانی‌عمر با پرچم‌های بزرگ و کروموزوم‌های کوچک و بیشتر پلی‌پلوئید هستند. تاکسون‌های آمریکای شمالی (جهان جدید) و کمپلکس *B. ramosus* (از جهان قدیم) کمی دسته‌ای (بدون ریزوم)، چندساله‌های کوتاه‌عمر یا دوساله (*B. texensis*، یک‌ساله) با پرچم‌های کوچک و کروموزوم‌های بزرگ و بیشتر دیپلوئید هستند (Wagnon, 1952; Oja, 2006; Saarela et al., 2007). تاکسون‌های جهان قدیم در پژوهش حاضر مطالعه شدند و بر اساس نتایج، کلاسی با حمایت کم تشکیل دادند؛ ارتباط خوهری *B. benkenii* و *B. ramosus* با حمایت متوسط (۷۲ درصد) درون این کلاسی، ارتباط گروه خوهری این کلاسی با گونه‌های *B. inermis* را نشان داد (۵۲ درصد). روابط سایر اعضای این کلاسی با یکدیگر حل نشده است. مطالعه مولکولی Saarela و همکاران (۲۰۰۷) نشان داد گونه‌های جهان قدیم از بخش *Pnigma* (بجز *B. ramosus*) ارتباط نزدیک‌تری با بخش *Genea*

(Stebbins, 1981; Ainouche and Bayer, 1997). تعداد گونه‌های این بخش بر اساس نوع طبقه‌بندی و پذیرش مترادف‌ها از ۳۰ تا ۴۰ گونه متغیر است (Oja, 1998; Saarela et al., 2007). کمپلکس *B. pectinatus* شامل ۶ گونه تتراپلوئید است که از نظر ریخت‌شناختی، وضعیتی حدواسط بخش *Bromus* و *Genea* را نشان می‌دهد (Sales, 1993; Scholz, 1981; Saarela et al., 2007) و (Naderi, 1981; Saarela et al., 2007) Rahiminejad (۲۰۱۵)، این کمپلکس را به علت نبود مرز مشخص در تشکیل تعداد رگه روی سطح پوشینه به ۴ گونه *B. pulchellus*, *B. tibetanus*, *B. pectinatus* و *B. gedrosianus* و کاهش دادند (دو گونه آخر در ایران وجود دارند). اگرچه Bor در ابتدا *B. gedrosianus* را گونه مستقلی پذیرفت، بعدها به این نتیجه رسید باید نظر خود را اصلاح کند و سرانجام تصمیم گرفت *B. gedrosianus* را مترادف *B. japonicus* در نظر بگیرد (Scholz, 1981). کلاد حاصل از مطالعه ریخت‌شناسی پژوهش حاضر، جدایی گونه‌های *B. japonicus*, *B. gedrosianus* و *B. pulchellus* از یکدیگر را نشان می‌دهد که با نتایج Naderi و Rahiminejad (۲۰۱۵) مطابقت دارد.

Naderi و همکاران (۲۰۱۶)، مفهوم تاکسونومیک جدیدی از روند تدریجی تشکیل سیخک در *Bromus pumilio* (*Boissiera* و *B. danthoniae* s.l. *squarrosa*) ارائه دادند. بر اساس مطالعه آنها، به علت نبود مرز مشخصی در تشکیل سیخک روی پوشینه‌ها (از ۱ تا ۹ سیخکی)، بخش ۳ سیخکی *Triniusia* (شامل گونه *B. danthoniae* با ۲ تا ۶ سیخک) مترادف بخش *Bromus* و جنس *Boissiera* (شامل گونه *Boissiera squarrosa* با ۵ تا ۹ سیخک) با عنوان

جنوب‌غربی آسیا گسترده هستند (Sales, 1993; 1994; Oja and Jaaska, 1996; Fortune et al., 2008). اساس مطالعه اخیر Naderi و Rahiminejad (۲۰۱۵)، ۶ گونه از بخش یک‌ساله *Genea* در ایران وجود دارند. Fortune و همکاران (۲۰۰۸) با استفاده از داده‌های ITS، کلروپلاستی و ژن‌های Waxy به روابط خویشاوندی گونه‌های این بخش اشاره کرده‌اند و مانند مطالعه‌های ریخت‌شناسی Smith (۱۹۸۰؛ ۱۹۸۵a) و Liang و همکاران (۲۰۰۶)، گونه *B. rigidus* را گونه مجزایی از *B. diandrus* در نظر گرفته‌اند؛ به این ترتیب که گونه‌های دیپلوئید *B. sterilis* و *B. fasciculatus* اجداد گونه تتراپلوئید *B. madritensis*، گونه‌های دیپلوئید *B. tectorum* و *B. fasciculatus* اجداد گونه تتراپلوئید *B. rubens*، گونه هگزاپلوئید *B. rigidus* و دیپلوئید *B. sterilis* اجداد گونه *B. diandrus* در نظر گرفته شده‌اند. نتایج ریخت‌شناسی این پژوهش، تک‌تباری بخش *Genea* را نشان می‌دهد. ۵ گونه با یکدیگر پلی‌تومی تشکیل داده‌اند و *B. rigidus* با این پلی‌تومی ارتباط گروه خواهری دارد.

بخش یک‌ساله *Bromus* (سنبلچه‌ها تخم‌مرغی، دوکی، بیضوی یا سرنیزه‌ای، در بخش بالا به تدریج باریک و بسته) پیشرفته‌ترین بخش جنس *Bromus* در نظر گرفته می‌شود. گونه‌های این بخش احتمالاً در طول دوره پلیستوسن و در جنوب‌غربی آسیا و نواحی مدیترانه به وجود آمده‌اند (Stebbins, 1981; Ainouche et al., 1999). بیشتر آنها در میان مواد پوسیده و فاسد، حاشیه مزارع و جاده‌ها و زیستگاه‌های تخریب‌شده رشد می‌کنند و فعالیت بشر، نقش تعیین‌کننده‌ای در تکامل این گروه داشته است

آلوزایم Oja و Jaaska (۱۹۹۸) و مطالعه فیلوژنی خانواده گندم (Soreng *et al.*, 2015) بر قرارگیری جنس *Boissiera* درون بخش *Boissiera* از جنس *Bromus* تأکید می‌کنند. نتایج پژوهش حاضر نیز مطالعه‌های یادشده را تأیید می‌کنند و نشان می‌دهند *B. danthoniae* و *B. pumilio* گروه تک تباری را تشکیل می‌دهند که درون کلاد مربوط به بخشی از اعضای بخش *Bromus* واقع می‌شود.

در کل، تحلیل کلادیستیک بر پایه ۲۶ صفت ریخت‌شناسی باارزش، حدود جنس *Bromus* و بخش‌های آن را مشخص می‌کند، هرچند روابط بین گونه‌ای درون هر بخش در موارد متعددی به خوبی حل نشده است یا پلی‌تومی مشاهده می‌شود. بنابراین برای مشخص کردن روابط اعضای درون هر بخش، استفاده از داده‌های تکمیلی نظیر توالی‌های هسته‌ای و کلروپلاستی به‌ویژه برای گونه‌های موجود در ایران (تاکسون‌های جهان قدیم از بخش *Pnigma*) پیشنهاد می‌شود.

Bromus sect. Boissiera در نظر گرفته شد. مطالعه مولکولی Saarela و همکاران (۲۰۰۷) با استفاده از توالی DNA هسته‌ای و کلروپلاستی نیز نشان داد کلاد بخش *Triniusia* درون کلاد بخش *Bromus* واقع شده است. داده‌های فیلوژنی آنها به‌وضوح نشان دادند اگر *B. danthoniae* را در بخش مجزایی قرار دهیم، بخش *Bromus* هم‌سونیا (پارافلیتیک) خواهد شد. گونه‌های *B. danthoniae* و *B. pumilio* با محیط خشک سازگار هستند و افزایش تعداد سیخک علاوه بر حفاظت آنها در برابر علف‌خواری، نقش مهمی در فتوسنتز ایفا می‌کند. هنگام پژمردگی و خشکیدگی برگ‌ها در محیط خشک، کلرانسیم سطح شکمی مانند اندام مکمل در فتوسنتز عمل می‌کند و با ذخیره کربوهیدرات سبب تکوین دانه می‌شود. به‌عبارتی با تابش آفتاب، سطح سیخک‌ها همانند صفحه‌های خورشیدی در جهت نور باز می‌شوند (تفسیر نگارنده) و به دلیل نزدیک بودن به دانه، نقش مؤثرتری در فتوسنتز ایفا می‌کنند (Smith, 1969). مطالعه‌های فیزیولوژی، سرولوژی و ریخت‌شناسی Smith (۱۹۶۹؛ ۱۹۷۲؛ ۱۹۸۵b)، داده‌های

منابع

- Ainouche, M. L. and Bayer, R. J. (1997) On the origins of the tetraploid *Bromus* species (section *Bromus*, Poaceae): insights from internal transcribed spacer sequences of nuclear ribosomal DNA. *Genome* 40: 730-743.
- Ainouche, M. L., Bayer, R. J., Gourret, J. P., Defontaine, A. and Misset, M. T. (1999) The allotetraploid invasive weed *Bromus hordeaceus* L. (Poaceae): Genetic diversity, origin and molecular evolution. *Folia Geobotanica* 34: 405-419.
- Aryavand, A. (2002) Phenetic analysis of the Iranian species of the *Bromus* sections *Genea*, *Neobromus* and *Nevskiella*. *Journal of Sciences, Islamic Republic of Iran* 13(1): 3-13.
- Bor, N. L. (1970) Bromeae. In: *Flora Iranica* (Ed. Rechinger, K. H.) 70: 105-141. Akademische Druck- U. Verlagsanstalt, Graz.
- Clayton, W. D., Harman, K. T. and Williamson, H. (2002 onwards) *World grass species: descriptions, identification, and information retrieval*. Retrieved from <http://www.kew.org/data/grasses-db.html>. On: 20 June 2017.

- Farris, J. S. (1969) A successive approximation approach to character weighting. *Systematic Zoology* 18: 374-385.
- Farris, J. S. (1989) The retention index and the rescaled consistency index. *Cladistics* 5: 417-419.
- Fortune, P. M., Pourtau, N., Viron, N. and Ainouche, M. L. (2008) Molecular phylogeny and reticulate origins of the polyploidy *Bromus* species from section *Genea* (Poaceae). *American Journal of Botany* 95(4): 456-464.
- Ghorbani Nahooji, M., Maassoumi, A. A., Saidi, A., Kazempour Osaloo, S. and Sheikh Akbari Mehr, R. (2012) Phylogeny of *Astragalus* L. Sect. *Hololeuce* Bunge and related species based on morphological characters in Iran. *Taxonomy and Biosystematics* 12: 43-52 (in Persian).
- Judd, W. S., Campbell, C. S., Kellog, E. A. and Stevens, P. F. (1999) *Plant systematics: A phylogenetic approach*. Sinauer, Sunderland.
- Kaveh, A. and Kazempour Osaloo, S. (2012) Cladistic analysis of the genus *Ebenus* (Fabaceae-Hedysareae) based on morphological data. *Taxonomy and Biosystematics* 11: 61-68 (in Persian).
- Kellogg, E. A. (2015) Flowering plants, Monocots, Poaceae. In: *The families and genera of vascular plants* (Ed. Kubitzki, K.) vol. 13. Springer, London.
- Liang, L., Guanghua, Z. and Ammann, K. H. (2006) *Bromus* L. In: *Flora of China* (Eds. Zhengyi, W. and Raven, P. H.) 22: 371-386. Science Press, Beijing & Missouri Botanical Garden Press, St. Louis.
- Mozaffarian, V. (2005) *Plant systematics, First book: Morphology Taxonomy*, 4th edition. Amir Kabir Institute Publications, Tehran (in Persian).
- Naderi, R. and Rahiminejad, M. R. (2015) A taxonomic revision of the genus *Bromus* (Poaceae) and a new key to the tribe Bromeae in Iran. *Annales Botanici Fennici* 52: 233-248.
- Naderi, R., Rahiminejad, M. R., Assadi, M. and Vitek, E. (2016) A new taxonomic concept for *Bromus danthoniae* including comments on *Bromus* sect. *Bromus* and *Triniusia* (Poaceae). *Annalen des Naturhistorischen Museums in Wien, B*, 118: 167-180.
- Naderi Safar, K., Kazempour Osaloo, S. and Zarrei, M. (2009) Phylogeny of the genus *Eremurus* (Asphodelaceae) based on morphological characters in the flora Iranica area. *Iranian Journal of Botany* 15(1): 27-35.
- Oja, T. (1998) Isoenzyme diversity and phylogenetic affinities in the section *Bromus* of the grass genus *Bromus* (Poaceae). *Biochemical Systematics and Ecology* 26: 403-413.
- Oja, T. (2006) Phylogenetic relationships and systematics in genus *Bromus* (Poaceae). In: *Plant genome, biodiversity and evolution* (Eds. Sharma, A. K. and Sharma, A.). vol. 1, Part D: Phanerogams (Gymnosperm) and (Angiosperm-Monocotyledons) 231-253. Science Publishers, Enfield.
- Oja, T. and Jaaska, V. (1996) Isoenzyme data on the genetic divergence and allopolyploidy in the section *Genea* of the grass genus *Bromus* (Poaceae). *Hereditas* 125: 249-255.
- Oja, T. and Jaaska, V. (1998) Allozyme diversity and phylogenetic relationships among diploid annual bromes (*Bromus*, Poaceae). *Annales Botanici Fennici* 35: 123-130.
- Saarela, J. M., Peterson, P. M. and Valdés-Reyna, J. (2014) A taxonomic revision of *Bromus* (Poaceae: Pooideae: Bromeae) in México and Central America. *Phytotaxa* 185(1): 1-147.
- Saarela, J. M., Peterson, P. M., Keane, R. M., Cayouette, J. and Graham, S. W. (2007) Molecular phylogenetics of *Bromus* (Poaceae: Pooideae) based on chloroplast and nuclear DNA sequence data. *Aliso* 23: 450-467.

- Sales, F. (1993) Taxonomy and nomenclature of *Bromus* sect. *Genea*. *Edinburgh Journal of Botany* 50: 1-31.
- Sales, F. (1994) A reassessment of the *Bromus madritensis* complex (Poaceae): a multivariate approach. *Israel Journal of Plant Sciences* 42: 245-255.
- Scholz, H. (1981) Der *Bromus-pectinatus*-Komplex (Gramineae) im Nahen und Mittleren Osten. *Botanische Jahrbücher für Systematik, Pflanzengeschichte und Pflanzengeographie* 102: 471-495.
- Smith, P. M. (1969) Serological relationships of *Bromus* L. and *Boissiera* Hochst. ex Steud. *Feddes Repertorium* 79(6): 337-345.
- Smith, P. M. (1972) Serology and species relationships in annual bromes (*Bromus* L. sect. *Bromus*). *Annals of Botany* 36: 1-30.
- Smith, P. M. (1980) *Bromus* L. In: *Flora europaea* (Eds. Tutin, T. G., Heywood, V. H., Burges, N. A., Moore, D. M., Valentine, D. H., Walters, S. M. and Webb, D. A.) 5: 182-189. Cambridge University Press, Cambridge, UK.
- Smith, P. M. (1985a) *Bromus* L. In: *Flora of Turkey and the East Aegean Islands* (Ed. Davis, P. H.) 9: 272-301. University Press, Edinburgh.
- Smith, P. M. (1985b) Observations on Turkish brome-grasses. I. Some new taxa, new combinations and notes on typification. *Notes from the Royal Botanic Garden, Edinburgh* 42 (3): 491-501.
- Soreng, R. J., Peterson, P. M., Romaschenko, K., Davidse, G., Zuloaga, F. O., Judziewicz, E. J., Filgueiras, T. S., Davis, J. I. and Morrone, O. (2015) A worldwide phylogenetic classification of the Poaceae (Gramineae). *Journal of Systematics and Evolution* 53(2): 117-137.
- Stebbins, G. L. (1981) Chromosome and evolution in the genus *Bromus* (Gramineae). *Botanische Jahrbücher für Systematik* 102: 359-379.
- Swofford, D. L. (2002) PAUP*: phylogenetic analysis using parsimony (*and other methods), Version 4.0b10. Sinauer Associates, Sunderland.
- Wagon, H. K. (1952) A revision of the genus *Bromus*, section *Bromopsis*, of North America. *Brittonia* 7: 415-480.

