

星果草属、独叶草属、鸡爪草属的染色体 观察和系统位置的探讨*

张芝玉

(中国科学院植物研究所)

毛茛科约有 59 属, 2000 余种。主要分布在北半球温带和寒温带。根据王文采等 (1979) 的研究, 我国共有 42 属, 约有 720 种 (包括引种栽培的种类), 广布全国各省, 西南部山地尤为丰富。

毛茛科植物的染色体数目及其形态的研究, 已有几十年的历史。早在 1932 年, Langlet 对毛茛科的染色体形态进行了较全面的研究, 并根据染色体的大小和曲度的不同程度, 把毛茛科的染色体分为二种类型, 指出具小染色体的唐松草型 (下面简称 T 型) 为唐松草亚科的主要特征; 而具大染色体的毛茛型 (下面简称 R 型) 是毛茛亚科的特征。Gregory 在 Langlet 研究的基础上, 承认了这二种染色体的类型, 并在他的分类系统中, 结合了染色体的基数和果实类型等方面特征, 将毛茛科各属间作了更符合自然亲缘关系的排列。他还指出黄连属 (*Coptis*) 和 *Xanthorhiza* 属的染色体不同于 R 型和 T 型, 命名为黄连型 (简称 C 型), 明确地把这两个属归在一起, 独立成一个族。以后, Ewan、Mune、Kurita、Hiroshi 和 Tamura 等都先后报道了毛茛科有关属的细胞学研究资料, 这就为我们进一步对毛茛科系统发育的研究提供了十分有用的证据。

从上述情况看来, 有关毛茛科的染色体数目及其形态方面的研究, 虽然国外已有不少报道, 但对我国的种类还缺乏系统的研究。本文通过对特产我国西南部的星果草属和独叶草属以及鸡爪草属的鸡爪草的细胞学观察, 并综合分析解剖学、孢粉学以及植物化学等方面资料, 进一步探讨这些属的系统位置。

材 料 和 方 法

取上述各种材料的新鲜根尖或幼叶, 用对二氯苯饱和水溶液预处理 3—5 小时; 在室

表 1 材料来源

学 名	观察部位	凭证标本号	材 料 来 源
<i>Asteropyrum peltatum</i> (Franch.) Dru-mm. et Hutch.	根尖, 幼叶	No. 856	四川峨眉山, 生于 2000 米高山山地林下
<i>Kingdonia unifolia</i> Balf. f. et W. W. Sm.	根尖	No. 855	四川峨眉山, 生于 2750 米间山地冷杉林或杜鹃丛林下
<i>Calathodes oxyacarpa</i> Sprague	根尖	No. 849	四川峨眉山, 生于 2400 米间山地林下或草坡阴处

* 本文承秦仁昌教授、王文采先生审阅指教, 汤彦承和路安民同志提出宝贵意见, 顾立民和高岚同志协助部分制片工作, 王中仁同志帮助显微照相, 特此一并致谢。

温下固定于冰醋酸和无水乙醇(=1:3)的固定液中6—12小时，然后用60℃1N盐酸(HCl)软化5—10分钟；孚尔根液染色，待根尖变为深红色为止；压片时，用45%醋酸洋红对染，最后用常规技术压片，脱水，制成永久片，编号保存。

用作染色体计数的凭证标本，保存于中国科学院植物研究所标本室。

观 察 结 果

1. 星果草 *Asteropyrum peltatum* (Franch.) Drumm et Hutch., 特产于云南西北、四川和湖北西部。根尖和幼叶体细胞的染色体数目 $2n = 16$ (图版1:1)，染色体小，T型，具近中央着丝点，染色体彼此间形状十分相近；细胞间期核时期，异染色质聚集成许多染成深色的染色中心。根据我们观察到的结果，并考虑到毛茛科中各属的染色体基数通常为6, 7, 8和9，可以推断星果草属的 $x = 8$ 。

2. 独叶草 *Kingdonia unifolia* Balf. f et W. W. Sm. 分布于云南西北部、四川西部、甘肃南部和陕西南部。根尖体细胞染色体数目 $2n = 18$ (图版1:5)，染色体小，T型，具近中央或中央着丝点，染色体外形十分相似。间期核时期具许多染成深色的染色中心。这个种的染色体数表明该属的染色体基数 $x = 9$ 。

3. 鸡爪草 *Calathodes oxycarpa* Sprague, 为我国特有品种之一，分布于云南西部、四川和湖北西部，根尖体细胞染色体数目 $2n = 16$ (图版1:6)，染色体小，T型，外形十分相近，具近端着丝点，间期核时期异染色质聚集成许多染成深色的、分布不均匀的染色中心。从这个种的染色体数目可以推断这个属染色体的基数为8。

讨 论 和 结 论

1. 星果草属是 Drummond 和 Hutchinson 从广义的 *Isopyrum* 属中分出来的一个新属。Tamura 研究了毛茛科后，指出星果草属与黄连属有亲缘关系，并把星果草属、黄连属和 *Xanthorrhiza* 属放在一起，作为毛茛科中一个独立的亚科——黄连亚科 *Coptioideae*。在王文采的系统中，他把 Tamura 建立的黄连亚科作为唐松草亚科的一个族 (Tribus) 看待。肖培根等基于上述研究的基础上，对从 *Isopyrum* 属分出来的各个属之间亲缘关系进行了讨论，认为星果草属是黄连族这条进化线上最原始的类群。

细胞学以及花粉形态的观察结果，证实星果草属的染色体基数 $x = 8$ ，花粉为散沟型 (图版1:2, 3)；而扁果草属和其它几个近缘属的染色体基数均为7，花粉为三沟型。作者支持将星果草从广义的 *Isopyrum* 属中分出并独立成属的观点。

目前大部分学者都认为星果草属与黄连属有亲缘关系，并把它们放在一起隶属于唐松草亚科。但是从星果草属的染色体形态 (T型) 和基数 ($x = 8$) 明显地区别于黄连属和 *Xanthorrhiza* 属 (C型， $x = 9$)。基于这样的事实，当前的问题是星果草属应否从黄连族中独立出来？这里有必要重新提出讨论。

在花粉形态上，本属为散沟型，而黄连族 (图版1:4) 和唐松草族为散孔型；耧斗菜族的花粉为三沟型。在外壁上均具有明显的刺状突起。在化学成分上，星果草属、耧斗菜族、唐松草族和黄连族普遍地含有苯基异喹啉类生物碱，在广西一带民间也用星果草属的根状茎作为黄连的代用品。从花部的结构上，尤其是蜜叶具细长柄，瓣片近圆形等特征，

与黄连属和人字果属 *Dichocarpum* 的花部结构十分相似。

尽管星果草属与黄连族之间存在着一些共同的特征，这一事实只可能指明这二个属在系统进化上有过一定联系。但是在染色体数目和形态以及花粉类型，心皮的结构和叶柄内维管束的排列等方面却有着明显的区别(见表 2)。因此认为星果草属有必要另立一新族——星果草族 *Asteropyreae* W. T. Wang et C. Y. Chang.

Trib. *Asteropyreae* W. T. Wang et C. Y. Chang, trib. nov. (Subfam. *Thalictroidae*).

Herba perennis, scaposa. Folia simplicia, indivisa vel 5-lobata. Flos solitarius, terminalis. Sepala petaloidea. Petala parva, unguiculata, limbis minutis. Carpella sessilia, multi-ovulata. Pollina pantocolpata. Chromosomata parva; num. eorum: $x = 8$. Typus: *Asteropyrum* Drumm. et Hutch. Genus unicum, in Sina austro-occidentali crescents.

表 2 星果草属和黄连属主要区别特征比较

特征 部位	星果草属 <i>Asteropyrum</i> (星果草族)	黄连属 <i>Coptis</i> (黄连族)
染色体类型、数目 ($2n$, x)	T型, $2n = 16$, $x = 8$	C型, $2n = 18$, $x = 9$
花粉类型	散沟型	散孔类型
叶	单叶, 盾状着生, 全缘至 5 浅裂	单叶, 三至五全裂, 有时一至三回三出复叶
叶柄解剖结构	维管束 3 枚, 背腹型	维管束 3—5 枚, 有时具腹束, 辐射型 → 背腹型
花序	花单生于花萼顶端	花单生, 单歧、二歧或多歧聚伞花序
心皮类型(数目)	5—8 枚离生, 心皮完全闭合, 无心皮柄	5—14 枚, 离生心皮不完全闭合, 有心皮柄
蓇葖果	不具长柄, 顶端有尖喙	具长柄, 顶端弯尖
种子	多数	少数

最后简单的讨论一下星果草属的系统位置。根据我们对星果草属和黄连族黄连属的研究,发现这二个属的染色体多为中央或近中央的着丝点,这种核型显然为毛茛科中较原始的类型。但黄连属具有更为细小的染色体。其次在花部结构上,它们与毛茛科中其它各属比较也是处于进化的较低级阶段。虽然黄连属中花部存在蜜叶和子房柄等较进步的性状,但是,在它的心皮上却保存了原始被子植物所特有的不完全闭合的心皮类型,而叶柄内的维管束排列呈辐射对称向背腹性演化的趋势。同样,在星果草属中,也保留了一些原始的性状如单叶全缘和花单生花萼顶部;在花粉类型上,星果草属的散沟型比之散孔为原始,但是在该属的心皮结构上却完全闭合了,叶柄内维管束排列也明显地呈背腹性。因此,我们认为星果草属与黄连属之间某些性状上相似,说明它们有可能起源自一个共同祖先上的二个独立的分枝,而且各自经历了相当长的演化历史。

2. 独叶草属的归属及其系统位置,存在着争议。Foster (1961) 曾根据它的营养叶、花被片都具开放的二叉分歧脉序、单叶隙、叶柄内具双重维管束,以及木质部不呈周木型等特征,区别于毛茛科中其它属,把它从毛茛科中移出来,独立为毛茛目中的一个新科 (*Kingdoniaceae*),强调这是一个残遗的科。Tamura 指出二叉分歧的脉序和双重的维管束

等性状，在毛茛科中并不特殊，因而仍将独叶草放在毛茛科。在王文采的系统中，亦把独叶草属置于毛茛科内。并与星叶草属 (*Circaeaster*) 放在一起，作为一个独立的亚族归在毛茛亚科银连花族 (Trib. *Anemoneae*) 下面。根据星叶草所具有的一系列独特的性状如萼片 2，果实有钩状毛，花粉管通过胚珠中部进入胚囊，具细胞型的胚乳以及染色体 $n = 15$ ，而与毛茛科有明显的区别。我们认为 J. Hutchinson 等学者把这种植物建立为一个独立的科 *Circaeasteraceae* 是正确的。

独叶草叶节部单叶隙的结构，我们观察的结果与大部分学者的观察是一致的。作者支持 Sinnott 的观点，认为节部三叶隙的类型是“古老型”，也就是说三叶隙的结构在被子植物进化的早期就出现了。在毛茛科中，三叶隙和多叶隙的节部结构为基本类型。我们认为独叶草节部单叶隙的类型是从三叶隙演化而来的，并不是一种原始的特征，这种演化可能与植物体本身的各部分器官的简化有关。此外，Foster 把独叶草从毛茛科中分出的另一个重要的理由是：毛茛科中维管束的木质部为周木型。而独叶草并不呈这种趋势。Tamura 指出这种情况在 *Eranthis*、铁破锣属 (*Bessia*) 和 *Helleborus* 属的叶柄中，木质部的周木趋势并不明显。我们在铁破锣 (*B. californica* (Maxim.) Ulbrich) 的叶柄中也观察到这种情况。因此，Forster 提出把独叶草属从毛茛科分出来的几个理由是缺乏说服力的。相反，这个属应该是毛茛科中的一个自然的分类群。

从染色体的形态和数目上，独叶草属和毛茛亚科中各个类群的差别比较明显，前者的主要特征是：染色体为 T 型， $2n = 18$ ，基数为 9。而后者通常为 R 型，基数为 7, 8 和 12。因此我们认为独叶草属和毛茛亚科之间在染色体形态特征上是没有什么联系的。但是，过去大部分学者都把独叶草属隶属于毛茛亚科，作者认为这样的处理是不恰当的。

那么独叶草属究竟和毛茛科中哪个植物群更相近呢？根据染色体形态特征，我们得出这样的结论：即独叶草属与唐松草亚科中的黄连族和星果草族具有较紧密的联系。因为这些植物类群的染色体均为 T 型，特别是黄连族的染色体基数也为 9。其次从植物体态和花部结构上，如单叶和花单生花葶顶部等性状，又与星果草属十分相近。毛茛科中叶柄内中央维管束通常为单束，可是独叶草和黄连属植物叶柄的中央维管束均为双重束。基于上述一系列的事实，我们建议把独叶草属从毛茛亚科中移到唐松草亚科，并把它提升为一个独立的族——独叶草族 (*Kingdonieae* W. T. Wang et C. Y. Chang)。

Trib. *Kingdonieae* W. T. Wang et C. Y. Chang, stat. et trib. nov.—Subfam. *Ranunculoideae* trib. *Anemoneae* subtrib. *Kingdoniinae* Janchen in Denkschr. Akad. Wiss. Wien Math.-Natur. Kl. 108(4). 1949, pro parte. (Subfam. *Thalictroidae*)

Herba perennis, seaposa. Folium unicum, simplex, palmatim sectum, nervis aperte dichotome ramosis. Flos solitarius, terminalis. Sepala petaloidea. Staminodia subteretia, apice leviter dilatata. Carpella uniovulata. Pollina tricolpata. Chromosomata parva; num. eorum: $x = 9$. Typus: *Kingdonia* Balf. f. et W. W. Sm. Tribus monotypicus, in Sina austro-occidentali habitans.

3. 大部分学者曾根据鸡爪草属花无花瓣(蜜叶)与驴蹄草属 (*Caltha*) 相似，叶子的分裂式样与金莲花属 (*Trollius*) 相近，认为该属是驴蹄草属到金莲花属这条进化线上的过渡类型。Baillon 和 Prantl 曾把它归到金莲花属。在 Tamura 和王文采等的系统中，都肯定了鸡爪草属是金莲花亚科 (*Helleboroideae*) 中的一个自然的属。但是，Tamura 根据鸡

爪草属与 *Megaleranthis* 属共同具有着生于子房室下部腹缝线上的胚珠, 莖茎果上具平行的细横脉和花白色等特征, 认为这二个属之间关系密切, 并指出无花瓣的鸡爪草属比之 *Megaleranthis* 属为原始。

我们对鸡爪草属及其近缘属作了比较(见表 3), 发现鸡爪草属除了花部结构不具花瓣外, 其它形态性状方面与 *Megaleranthis* 十分相近。大多数学者认为在毛茛科中无花瓣的花部结构为原始类型。因此从花部的结构上, 似乎鸡爪草属比之金莲花属和 *Megaleranthis* 属为原始。从染色体形态上, 鸡爪草属具小的、T型染色体, 并具近端着丝点, 基数为 8。在花粉形态上, 鸡爪草为三沟型, 外壁上具有明显的条纹状突起(图版 1:7, 8)。这些特征明显地区别于具大染色体的金莲花属和驴蹄草属。Langlet 曾指出 R型和 T型这两种染色体类型, 在毛茛科的不同亚科中出现是较稳定的, 并认为这二种染色体的类型可能有不同的起源。我们观察结果表明鸡爪草属的染色体形态与唐松草亚科的十分相象。而按 Langlet 的观点, 金莲花亚科中不可能出现唐松草亚科的 T型染色体, 因而具小染色体的鸡爪草属似乎应归到唐松草亚科。但从外部形态以及花部结构等方面特征, 显然它与金莲花亚科的驴蹄草属和 *Megateranthis* 属更为相近。根据 Kurita 对具有大染色体的毛茛属的研究, 他观察到这个属中的一些种, 它们的染色体有变小的趋势。这一事实说明, R型和 T型的染色体, 可以在毛茛科的不同亚科中同时出现, 而且在一些较为进化的属中, 可看到染色体变小的发展趋势。所以金莲花亚科中鸡爪草属具 T型的染色体的情况, 进一步说明了 T型的小染色体并不固定地出现于某个亚科, 这二种类型的染色体有可能在毛茛科中是多次独立的发生。

表 3 鸡爪草属和金莲花族中另外三个属的主要特征比较

属名 特征 类型或部位	鸡爪草属 <i>Calathodes</i>	金莲花属 <i>Trollius</i>	驴蹄草属 <i>Caltha</i>	<i>Megaleranthis</i>
染色体类型、基数	T型, $x = 8$	R型, $x = 8$	R型, $x = 8$?
叶 子	掌状全裂	掌状分裂	心形	掌状全裂
花	白色或黄色, 无花瓣	黄色, 有花瓣, 线形, 具短爪, 基部有密槽	白色或黄色, 无花瓣	白色, 有花瓣
花 序	花单生茎端	花单生, 或聚伞花序	花单生, 单歧聚伞花序	花单生茎端
心 皮	7—50 枚	5—多数	5—30 枚	8—10 枚
胚珠着生位置	8—10 颗, 二列着生于子房室下部的腹缝线上	胚珠多数, 二列着生于子房室的腹缝线上	胚珠多数, 二列着生于子房室腹缝线上	2—5 颗, 二列着生于子房室下部的腹缝线上
蓇葖果	不开裂, 背面常有突起, 具细横脉	开裂, 具脉网及短喙	开裂, 稀不开裂, 具横脉, 短喙	不开裂, 具细横脉
花粉类型	三沟型, 条纹状	三沟型, 小刺状突起	三沟型, 小刺状突起	?

Tamura 认为鸡爪草属与 *Megaleranthis* 属关系最密切。由于我们缺少 *Megaleranthis* 属的细胞学资料。有关这二个属之间的关系有待进一步的研究。我们认为鸡爪草属有可能是从驴蹄草属一类的原始类群直接演化出来的一个独立的分支。基于鸡爪草属染色体为 T型以及花粉外壁上具有条纹状纹理, 明显地和金莲花亚科中各个属的区别, 我们建议

鸡爪草属应从金莲花族中分出独立为一个族——鸡爪草属 (*Calathodeae* W. T. Wang et C. Y. Chang), 该族可能与金莲花族具有更近的亲缘关系。

Trib. *Calathodeae* W. T. Wang et C. Y. Chang, trib. nov. (Subfam. *Helleboideae*)

Caulis foliatus. Folia simplicia, palmatim secta. Flos solitarius, terminalis. Sepala petaloidea. Petala nulla. Ovula nonnulla, ad partem inferiorem suturae ventralis carpelli inserta. Pollina tricolpata. Chromosomata parva; num. eorum: $x = 8$. Typus: *Calathodes* Hook. f. et Thoms. Tribus monotypicus, in Himalayas, Sina austro-occidentali et austro-orientali distributus.

参 考 文 献

- [1] 王文采等, 1979: 中国植物志, 27—28 卷, 科学出版社。
- [2] 肖培根等, 1964: 毛茛科一新属——人字果属, 植物分类学报, **9** (4): 315—333。
- [3] 肖培根, 1980: 中国毛茛科植物群的亲缘关系、化学成分和疗效间相关性的初步探讨, 植物分类学报, **18** (2): 142—153。
- [4] G. L. 史旦宾斯, 1957: 植物的变异和进化, 361—385 页, 上海科学技术出版社。
- [5] 胡正海等, 1964: 独叶草的分布和一般形态的研究, 植物学报, **12** (4): 351—363。
- [6] 胡正海等, 1979: 独叶草形态学研究 II. 根状茎的解剖, 植物分类学报, **17** (2): 23—29。
- [7] Foster, A., 1961: The floral morphology and relationship of *Kingdonia uniflora* Balf. f. et W. W. Sm. *Jour Arnold Arb.* **17** (4): 397—411.
- [8] _____ and H. J. Arnott, 1960: Morphology and dichotomous vasculature of leaf of *Kingdonia uniflora* Balf. f. et W. W. Sm. *Amer. J. Bot.* **47**: 684—698.
- [9] Gregory, W. C., 1939—1941: Phylogenetic and Cytological studies in the Ranunculaceae. *Trans. Amer. Philos. Soc.* **31**: 443—497.
- [10] Hiroshi, O. et M. Tamura, 1979: Karyomorphology and relationship on the Ranunculaceae. *Journ. Jap. Bot.* **54** (3): 65—77.
- [11] Kurita, M., 1960: Chromosome Studies in Ranunculaceae XVI. Comparison of an aspect of nucleus and chromosome between several genera. *Mem. Ehime Univ. Sec. II, Ser. B* **4**: 53—58.
- [12] Langlet, O., 1932: Über chromosome verhältnisse und systematik Ranunculaceae. *Svensk. Bot. Tidskr.* **26**: 381—400.
- [13] Sinnott, E. W., 1914: Investigations on the phylogeny of the Angiosperms. I. the anatomy of the node as an aid in the classification of angiosperms. *Amer. Journ. Bot.* **1**: 303—322.
- [14] Tamura, M., 1962: Taxonomical and phylogenetical consideration of the Ranunculaceae. *Acta Phytotax. Geobot.* **20**: 71—81.
- [15] _____, 1962: Petiolar anatomy in the Ranunculaceae I. Structure of the proper part of petioles. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **11** (1): 19—47.
- [16] _____, 1966: Morphology, Ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae. VI. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **15** (1): 13—35.
- [17] _____, 1967: Morphology, Ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae. VII. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **16** (2): 21—43.
- [18] _____, 1968: Morphology, Ecology and Phylogeny of the Ranunculaceae. VIII. *Sci. Rep. Osaka Univ.* **17** (1): 41—56.

CHROMOSOME OBSERVATIONS OF THREE RANUNCULACEOUS GENERA IN RELATION TO THEIR SYSTEMATIC POSITIONS

ZHANG ZHI-YU*

(Institute of Botany, Academia Sinica)

Abstract

1. The present paper describes the observations of chromosome numbers and karyomorphology of 2 species of 2 endemic genera and 1 endemic species of Chinese *Ranunculaceae*: *Asteropyrum peltatum* (Franch.) Drumm et Hutch. $2n = 16$, $x = 8$; *Kingdonia unifolia* Balf. f. et W. W. Sm. $2n = 18$, $x = 9$ and *Calathodes oxyacarpa* Sprague $2n = 16$, $x = 8$. The chromosome counts of three ranunculaceous genera are reported for the first time.

2. The morphological, palynological and cytological date in relation to the systematic position of *Asteropyrum*, *Kingdonia* and *Calathodes* within the family *Ranunculaceae* are discussed and resulted in following conclusions:

(1). On the basis of the basic number $x = 8$ in *Asteropyrum*, it is further confirmed that this genus is distinct from the related genera such as *Isopyrum*, *Dichocarpum* and other allied taxa.

The comparison of *Asteropyrum* with *Coptis* shows that they are identical in short chromosomes, with magnoflorina and benzylisaquinodine type of alkaloids, but different from *Coptis* in the chromosome numbers (T-type), pantocolpate pollens, united carpels and the dorsi-ventral type of petioles. In view of these fundamental morphological and cytological differences, *Asteropyrum* is better raised to the level of Tribe. However *Asteropyrum* and *Coptis* may represent two divaricate evolutional lines of *Thalictroideae*.

(2). The systematic position of the genus *Kingdonia* has been much disputed in the past. We support the view of Sinnott (1914), namely, the trilacunar in leaf traces "the ancient type", appeared in the angiosperm line very early, while the unicarinal of *Kingdonia* may be derived from the trilacunar. On the basis of the chromosome numbers and morphological observation, the present writer accept Tamura's and Wang's treatment by keeping *Kingdonia* in *Ranunculaceae* instead of raising it to a family rank as has been done by Forster (1961). *Kingdonia* and *Coptis* are similar in having short chromosome with $x = 9$, but with one-seeded fruits; therefore it is suggested that placed into *Thalictroideae* as an independent tribe, indicating its close relationship with *Coptideae*.

(3). Comparing with its allies, *Calathodes* being without petals, seems to be more primitive than *Trollius*. But *Calathodes* differs from *Trollius* with R-type chromosomes

* =Chang Chi-yu

in having T-type chromosome with $x=8$ and subterminal centromere. Those characteristics show that it is very similar to the related genera of *Thalictroideae*. But as Kurita already pointed out that most species of *Ranunculus* have usually large long chromosomes but some species have comparatively short chromosomes, therefore we regard T-type and R-type chromosomes appear independently in different subfamilies of *Ranunculaceae*. According to Tamura, *Calathodes* seems to be closely related to *Megaleranthis*, because of the resemblance in follicles. But due to lack of cytological data of the latter genus, the relationship between the two genera still is not clear pending further studies. From the fact that the morphology and chromosomes of the *Calathodes* differs from that of all other genera of the *Helleboroideae*, we consider *Calathodes* may form an independent tribe of its own with a closer relationship with *Trollieae*.