

DOI: 10.11686/cyxb2021426

<http://cyxb.magtech.com.cn>

刘志鹏, 任广朋. 苜蓿属物种分类研究进展. 草业学报, 2022, 31(11): 191—203.

LIU Zhi-peng, REN Guang-peng. Progress on the taxonomic classification of *Medicago* species. Acta Prataculturae Sinica, 2022, 31(11): 191—203.

苜蓿属物种分类研究进展

刘志鹏^{1*}, 任广朋²

(1. 兰州大学草地农业科技学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 甘肃 兰州 730020; 2. 兰州大学生态学院, 草地农业生态系统国家重点实验室, 甘肃 兰州 730020)

摘要: 结合物种的多个概念, 综述了国内外苜蓿属植物分类的意义和混乱的现状, 统计了我国13个苜蓿属物种的名称和特性, 详细总结了全球约90个苜蓿属物种的名称、生活型、染色体数目、授粉方式和自然分布等, 以及苜蓿属内14个组和10个亚组的划分、不同物种间的分子进化关系、苜蓿属的地理起源, 并进一步解释了紫花苜蓿复合体内部不同亚种之间的遗传关系。提出了在深入理解物种概念的基础上鉴定苜蓿属物种的方法, 建议广泛收集全球苜蓿属种质资源, 采用分子进化等手段进一步理清苜蓿属内组间和物种间的进化关系, 以期为今后的苜蓿属植物分类和紫花苜蓿杂交育种提供参考。

关键词: 苜蓿属; 分类; 物种; 紫花苜蓿复合体; 系统进化

Progress on the taxonomic classification of *Medicago* species

LIU Zhi-peng^{1*}, REN Guang-peng²

1. College of Pastoral Agriculture Science and Technology, State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China; 2. School of Ecology, State Key Laboratory of Grassland Agro-ecosystems, Lanzhou University, Lanzhou 730020, China

Abstract: This review investigates the disordered status of the classification of *Medicago* genus, both domestically and internationally. Several definitions of a taxonomic species were considered and the names and characteristics of 13 *Medicago* species in China are reported, together with a detailed summary of the names, life forms, chromosome numbers, pollination methods and natural distribution of about 90 *Medicago* species worldwide, including the classification of 14 sections and 10 subsections in *Medicago*. The molecular evolutionary relationships between different species, and the geographical origin of *Medicago* are discussed, and the genetic relationships between different subspecies in the alfalfa complex are further explained. This study puts forward a method of identifying *Medicago* species on the basis of deep understanding of the concept of species. A wide collection of global *Medicago* germplasm resources, aiming to further clarify the evolutionary relationship among different sections and different species by molecular evolution methods is proposed. This review provides a reference framework for future *Medicago* classification and alfalfa cross breeding.

Key words: *Medicago*; taxonomy; species; alfalfa complex; phylogeny

收稿日期: 2021-11-23; 改回日期: 2022-02-24

基金项目: 中国科学院战略性先导科技专项(A类)(XDA26030103), 甘肃省重大专项(19ZD2NA002)和国家自然科学基金优秀青年基金项目(31722055)资助。

作者简介: 刘志鹏(1979-), 男, 陕西咸阳人, 教授, 博士。E-mail: lzp@lzu.edu.cn

* 通信作者 Corresponding author.

面对地球上种类繁多的生物,人类最基本的任务就是对其进行科学的分类,物种是分类的基本单位,但也是争论最大的概念。百余年来,科学家对物种提出了几十个不同的概念^[1],常见的物种概念有6个,如形态学物种、生物学物种、系统发育物种、生态学物种、遗传学物种,以及进化物种等,其他物种概念都是由这6个概念衍生,综合上述概念中2~3个形成的。这些概念都从某一个角度,强调了“分化完全”“成熟”物种的某一个特性。“形态学物种”概念是使用最广泛的物种概念,但描述的所有数量性状都缺乏群体水平的统计检验;“生物学物种”是教科书中最经典的概念,其核心是生殖隔离,但不实用(如野生、长寿命物种无法人工杂交),而且不同物种在群体水平的生殖隔离也并非100%,雌性可育和三倍体桥等可导致物种间产生基因流。生物学物种概念应修订为“种间生殖隔离远大于种内群体间生殖隔离”;“系统发育物种”概念也不能完全反映生物学物种或生态学物种的概念,系统发育分析常用的DNA片段是近中性进化,生物学物种中导致生殖隔离和形态差异的DNA序列可能是由中性进化或自然选择造成,生态学物种中导致生态位分化的基因可能具有选择适应性^[2]。所以,已有的物种概念都有其合理性,如“瞎子摸象”都是从不同角度真实客观地反映了物种的部分特性,强调了某一个重点,但是没有一个概念是完美无缺的。

为了避免研究人员因为固执地坚持某一特定的物种概念,而在分类中自觉或不自觉地引入错误分类,进而导致分类名称上的混乱,科学家们引入了“分化路上的物种”和“整合物种概念”。目前人类看到的任何物种,都是物种在百万年漫长进化史中的一个“瞬间”切面,进化上讲所有物种都是“动态的”、始终处于“分化路上”,或早期、或中期、或后期。分化后期存留至今的物种成为古老孑遗种,几乎符合所有物种概念;绝大部分物种,在分化各个时期会启动新一轮的分化,物种在分化早期可能只符合一两个物种概念。为了避免分类上的偏差和混乱,在进行物种界定、区系分类和发表新种时,应尽可能考虑物种分化的各个方面,建议使用“整合物种”的思想和方法,新物种至少符合两个物种概念条件^[2],或使用新的、可操作的形态—生物学物种概念^[1]。

苜蓿属(*Medicago*)植物具有非常重要的饲用价值,但是分类非常混乱,数十年来争论不休,严重阻碍了全球苜蓿属植物资源的收集、整理、评价和利用。如同物异名,花苜蓿的拉丁名有3个:*Medicago ruthenica*^[3-4]、*Melissitus ruthenica*^[5]和*Pocockia ruthenica*^[6];随着研究进一步深入,《中国饲用植物》中记载的密穗苜蓿(*Medicago agropyreterum*)、帕米尔扁蓿豆(*Medicago pamirica*)和西藏扁蓿豆(*Medicago tebetica*)未被国际公认,其分类有待研究;小花苜蓿(*Medicago rivularis*)、锈色苜蓿(*Medicago romanica* var. *ferruginea*)、西伯利亚苜蓿(*Medicago romanica* var. *sibirica*)、扭果苜蓿(*Medicago schischknii*)、大花苜蓿(*Medicago trautvetteri*)、伊犁苜蓿(*Medicago subdicycla*)、天山苜蓿(*Medicago tianschanica*)和阿拉套苜蓿(*Medicago vassilczenkoi*)先后被并入其他物种^[7]。难以置信的是,Small^[8]认为苏联学者命名的21个苜蓿属物种名全部有误,应全部并入紫花苜蓿(*Medicago sativa*)。

对苜蓿属植物进行科学、系统的分类具有以下重要理论和实践价值:1)促进两个明星物种的研究。紫花苜蓿和蒺藜苜蓿(*Medicago truncatula*)是苜蓿属内两个最重要的明星物种。紫花苜蓿被誉为“牧草之王”,是我国和世界最重要的豆科牧草,具有种植面积大(全世界约 $3.22 \times 10^7 \text{ hm}^2$)、产量高(干草单产 $9 \sim 22 \text{ t} \cdot \text{hm}^{-2}$)、以及粗蛋白含量高(18%~25%)等特性,被称为“优质牛奶生产的第一车间”。苜蓿属物种分类研究对紫花苜蓿种质资源收集、保护、利用、育种和基础生物学研究都具有重要的指导意义。蒺藜苜蓿是豆科模式植物,具有多个高饱和突变体库、高质量基因组和高效基因编辑体系,苜蓿属的分类研究对蒺藜苜蓿的进化和功能基因组研究也具有重要意义。2)理清属间和属内未解的进化关系。如苜蓿属、胡卢巴属(*Trigonella*)和草木樨属(*Melilotus*)共属于豆科三轴草族胡卢巴亚族,3个属之间的关系错综复杂。扁蓿豆属(*Melissitus*)和黑荚豆属(*Turukhania*)设立的必要性、苜蓿属组(section)和亚组(subsection)的划分,以及紫花苜蓿复合体(*M. sativa* complex)概念,属内物种数量等问题都有待梳理。3)属内丰富的物种多样性有待解析。不同物种生物学特性各异,从黄花、紫花到白花,从草本到木本,从匍匐到直立,从一年生、越年生到多年生,从自花授粉到异花授粉,二倍体、四倍体到六倍体,染色体基数从7到8,以及独特的弹花授粉现象等。总之,由于对物种概念缺乏全面理解,同时在研究方法、取样数量等方面存在的客观局限性,国内外在苜蓿属物种分类这一重要课题上一直纷争不断,亟须梳理。

1 中国苜蓿属植物

近50年来,我国研究人员在苜蓿属做了大量工作^[7,9-27]。在我国,苜蓿属植物主要分布在新疆、内蒙古自治区、甘肃、青海、陕西、西藏、四川和江苏等14个省区,其中新疆的种质资源最丰富。《中国高等植物图鉴》《中国苜蓿》《中国饲用植物》《苜蓿科学》《Flora of China》以及相关文献对我国苜蓿属物种进行了不尽相同的统计,为了避免混淆,这里不一一赘述^[17-18,24]。通过考证上述专著和相关国内外最新文献,目前主流观点认为,我国的苜蓿属植物有13种(表1),包括褐斑苜蓿(*Medicago arabica*)、木本苜蓿(*Medicago arborea*)、青海苜蓿(*Medicago archiducis-nicolai*)、毛茛苜蓿(*Medicago edgeworthii*)、天蓝苜蓿(*Medicago lupulina*)、小苜蓿(*Medicago minima*)、单花胡卢巴(*Medicago monantha*)、直果胡卢巴(*Medicago orthoceras*)、阔荚苜蓿(*Medicago platycarpus*)、南苜蓿(*Medicago polymorpha*)、早花苜蓿(*Medicago praecox*)、花苜蓿(*Medicago ruthenica*)和紫花苜蓿。其中褐斑苜蓿、木本苜蓿、南苜蓿、早花苜蓿和紫花苜蓿等5个物种是从国外引种栽培,而且紫花苜蓿、早花苜蓿和南苜蓿在我国已成为逸生种,并适应了不同野外生境。表1中其余8个物种在我国和邻近国家具有野生分布,值得一提的是,青海苜蓿是我国的特有种,广泛分布在青藏高原东北部地区,适应高原寒冷干旱气候,是重要的野生资源,应加以保护和利用。基于 *trnH-psbA*、*trnK-matK*、ITS 和 *GA3ox1* 序列分析表明,青海苜蓿和花苜蓿、阔荚苜蓿的亲缘关系最近,都属于阔荚苜蓿组(sect. *Platycarpae*),此外对7个营养器官性状和12个生殖器官性状进行主成分分析支持该结果^[21,26]。

除了上述13个物种外,下列7个物种的分类也取得了重要的进展。崔大方^[11]建议将罗马苜蓿(*Medicago romanica*,变种包括锈色苜蓿和西伯利亚苜蓿)合并至野苜蓿(*Medicago falcata*,后来野苜蓿又被并入紫花苜蓿),《中国植物志》建议将阿拉套苜蓿(*Medicago vassilczenskoi*,又称 *Trigonella schischkinii*、陕甘胡卢巴和辽西苜蓿)和阿拉善苜蓿(*Medicago alaschanica*)合并至花苜蓿;Small^[8]建议将蓝花苜蓿(*Medicago caerulea*)处理为紫花苜蓿亚种(*Medicago sativa* subsp. *caerulea*);分子和形态学证据都支持将《Flora of China》中的野苜蓿(*Medicago falcata*,又称镰荚苜蓿,多年生,异花授粉)和杂交苜蓿(*Medicago varia*,又称杂花苜蓿、多变苜蓿,变型包括扭果苜蓿、大花苜蓿、兰花苜蓿、坐垫苜蓿、密序苜蓿、伊犁苜蓿和天山苜蓿,多年生,异花授粉)分别作为亚种 *Medicago sativa* subsp. *falcata* 和 *Medicago sativa* subsp. $\times$ *varia* 整合至紫花苜蓿复合体,这与Small的结果一致^[26]。虽有中文文献记载的圆盘荚苜蓿(*Medicago orbicularis*,又名蜗壳苜蓿),但在国内未见到标本,故《Flora of China》没有收录^[28];Small^[8]记载 *Medicago medicaginoides* 在我国有野生分布,但尚未见中文文献报道,有待于进一步研究。

作为苜蓿属的近缘属,我国分布的胡卢巴植物有9种:喜马拉雅胡卢巴(*Trigonella emodi*)、重齿胡卢巴(*Trigonella fimbriata*)、克什米尔胡卢巴(*Trigonella cachemiriana*)、网脉胡卢巴(*Trigonella cancellata*)、弯果胡卢巴(*Trigonella arcuata*)、胡卢巴(*Trigonella foenum-graecum*)、蓝胡卢巴(*Trigonella caerulea*)、帕米尔胡卢巴(*Trigonella pamiirica*)和 *Trigonella tibetica*。但最新的分子和形态学证据认为网脉胡卢巴和弯果胡卢巴应归于苜蓿属,喜马拉雅胡卢巴和重齿胡卢巴应合并为一种^[26]。草木樨属植物有4个物种:白花草木樨(*Melilotus albus*)、草木樨(*Melilotus officinalis*)、印度草木樨(*Melilotus indicus*)和细齿草木樨(*Melilotus dentatus*)^[20]。扁蓿豆属植物仅分布在亚洲,目前遗传学和分子进化结果一致建议将其合并至苜蓿属,黑荚豆属是人为设立也应并入苜蓿属。

目前,全球苜蓿属全基因组被测序的物种有5个,分别是蒺藜苜蓿^[29]、四倍体紫花苜蓿^[30-31]、二倍体紫花苜蓿(*Medicago sativa* subsp. *caerulea*)^[32]、南苜蓿^[33]和花苜蓿^[3-4],其中中国科学家组装了后4个物种的基因组。

2 全球苜蓿属植物

2.1 物种数量与名称

近百年来,国外科学家在苜蓿属分类上做了大量研究。据Small^[8]记载,1753年瑞典植物学家林奈创立了苜蓿属,1873年Urban将苜蓿属分为11个组46个种,1963年女科学家Heyn将27个一年生苜蓿物种归入为1个组

表1 中国分布的13个苜蓿属物种

Table 1 13 species of *Medicago* in China

编号 No.	名称 Name	生活型 Habit	染色体倍性 Chromosome ploidy	授粉方式 Pollination	地理分布 Location	其他名称 Other names
1	褐斑苜蓿 <i>M. arabica</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=16$	自花 Self-pollination	引种栽培 Introduction and cultivation	阿拉伯苜蓿 <i>M. arabica</i>
2	木本苜蓿 <i>M. arborea</i>	多年生, 灌木 Perennial, shrub	$2n=32, 48$	异花 Cross-pollination	引种栽培 Introduction and cultivation	树苜蓿 <i>M. arborea</i>
3	青海苜蓿 <i>M. archiducis-nicolai</i>	多年生, 草本 Perennial, herb	$2n=16, 32$	—	陕、宁、甘、青、川、藏 Shaanxi, Ningxia, Gansu, Qinghai, Sichuan, Xizang	矩镰荚苜蓿、青藏扁蓿豆、藏青胡卢巴 <i>M. archiducis-nicolai</i>
4	毛荚苜蓿 <i>M. edgeworthii</i>	多年生, 草本 Perennial, herb	$2n$	自花 Self-pollination	藏、滇 Xizang, Yunnan	毛果胡卢巴、毛果扁蓿豆、毛荚苜蓿 <i>M. edgeworthii</i>
5	天蓝苜蓿 <i>M. lupulina</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=16, 32$	自花 Self-pollination	全国 The whole nation	黑荚苜蓿 <i>M. lupulina</i>
6	小苜蓿 <i>M. minima</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=16$	自花 Self-pollination	陕、新、苏、鄂、豫、川、鲁、滇、晋 Shaanxi, Xinjiang, Jiangsu, Hubei, Henan, Sichuan, Shandong, Yunnan, Shanxi	多形苜蓿 <i>M. minima</i>
7	单花胡卢巴 <i>M. monantha</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=44$	—	新 Xinjiang	无 No
8	直果胡卢巴 <i>M. orthoceras</i>	一年生, 草本 Annual, herb	—	—	新 Xinjiang	无 No
9	阔荚苜蓿 <i>M. platycarpus</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=16$	自花 Self-pollination	新 Xinjiang	宽果苜蓿 <i>M. platycarpus</i>
10	南苜蓿 <i>M. polymorpha</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=14$	自花 Self-pollination	引种栽培, 逸生广泛 Introduction and cultivation, widely naturalized	金花菜 <i>M. polymorpha</i>
11	早花苜蓿 <i>M. praecox</i>	一年生, 草本 Annual, herb	$2n=14$	自花 Self-pollination	引种栽培 Introduction and cultivation	无 No
12	花苜蓿 <i>M. ruthenica</i>	多年生, 草本 Perennial, herb	$2n=16$	自花 Self-pollination	甘、宁、鲁、川、陕、青、藏、蒙 Gansu, Ningxia, Shandong, Sichuan, Shaanxi, Qinghai, Xizang, Inner Mongolia	扁蓿豆、扁豆子 <i>M. ruthenica</i>
13	紫花苜蓿 <i>M. sativa</i>	多年生, 草本 Perennial, herb	$2n=16, 32$	异花 Cross-pollination	引种栽培, 逸生广泛 Introduction and cultivation, widely naturalized	紫苜蓿 <i>M. sativa</i>

注：“—”代表未知。*M. medicaginoides*和圆盘荚苜蓿在我国是否有野生分布有待研究。

Note: “—” represents unknown. Whether *M. medicaginoides* and *M. orbicularis* have wild distribution in China is to be studied.

(*Spirocarpos*) 4个亚组, 1979年 Lesins K A 和 Lesins I 出版专著《Genus *Medicago* (Leguminosae), A Taxogenetic Study》将苜蓿属分为4个亚属14个组56个种, 1988年 Quiros 和 Baughan 首次提出紫花苜蓿复合体, 将苜蓿属分为54个种。1987年, 加拿大植物分类学家 Ernest Small 将24个胡卢巴属一年生物种划分至苜蓿属^[34]。Small 在全球苜蓿属研究上做出了卓越的贡献, 据不完全统计, 以第一作者发表苜蓿属有关的论文62篇。2011年, Small 出版苜蓿属分类经典专著《Alfalfa and relatives: Evolution and classification of *Medicago*》, 认为苜蓿属包括87个物种14个组, 其中3个组进一步分为10个亚组; 依据时间梯度划分, 在1753—1800年、1801—1850年、1851—1900年、1901—1950年和1950—2000年, 人类发现苜蓿属新物种数量分别是26、28、17、5和11个^[8]。随着研究的深入, 发现苜蓿属新物种的难度越来越大、几率越来越小, 但意义依旧重大。此外, 国际百科全书记载苜蓿属包括80个物种、4个亚种、2个变种 (<https://www.biolib.cz/en/taxon/id40022/>), NCBI数据库记载苜蓿属包括88个种、7个亚种、3个变种 (<https://www.ncbi.nlm.nih.gov/Taxonomy/Browser/wwwtax.cgi?id=3877>)。全面总结上述专著、文献和网站等的最新信息, 表2汇总了苜蓿属的90个物种, 并列举了部分重要的生物学特性。

苜蓿属 90 个物种中,一年生 64 个、多年生 21 个、一年生或多年生 3 个、未知 2 个;一年生植物多为自花授粉,多年生植物多为异花授粉。基因组染色体数目为 14、16、14/16、16/32、28、30、32、44、48 和未知,具有这些染色体数目的物种数目依次是 7、45、3、6、1、1、3、2、3 和 19 个。苜蓿属共计 19 个物种拥有品种,可为人类生产生活服务,自花、异花和常异花授粉的物种数目分别是 70、7 和 9 个,以及未知 4 个。

表 2 全球 90 个苜蓿属物种信息
Table 2 Information on 90 *Medicago* in the world

物种 编号 No.	拉丁名 Latin name	生活型 Habit	染色体 Chromo- some	授粉方式 Pollination	品种 Vari- ety	自然分布 Location
1	<i>Medicago arabica</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
2	<i>Medicago arborea</i>	多年生灌木 Perennial shrub	2n=32	异花 Cross-pollination	有 Yes	欧 Europe
3	<i>Medicago archiducis-nicolai</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	—	无 No	亚 Asian
4	<i>Medicago arenicola</i>	一年生 Annual	—	—	无 No	亚 Asian
5	<i>Medicago arcuata</i>	—	—	—	—	—
6	<i>Medicago astroites</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
7	<i>Medicago biflora</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
8	<i>Medicago blanchiana</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	—	亚 Asian
9	<i>Medicago bonariotiana</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
10	<i>Medicago brachycarpa</i>	一年生或多年生 Annual or perennial	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
11	<i>Medicago cancellata</i>	多年生 Perennial	2n=48	异花 Cross-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
12	<i>Medicago carica</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
13	<i>Medicago carstiensis</i>	多年生 Perennial	2n=16	异花 Cross-pollination	无 No	欧 Europe
14	<i>Medicago ciliaris</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
15	<i>Medicago citrina</i>	多年生灌木 Perennial shrub	2n=48	异花 Cross-pollination	无 No	欧 Europe
16	<i>Medicago constricta</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
17	<i>Medicago coronata</i>	一年生 Annual	2n=14, 16	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
18	<i>Medicago crassipes</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
19	<i>Medicago cretacea</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
20	<i>Medicago daghestanica</i>	多年生 Perennial	2n=16	常异花 Often cross-pollinated	无 No	亚 Asian
21	<i>Medicago disciformis</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
22	<i>Medicago doliata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
23	<i>Medicago edgeworthii</i>	一年生或多年生 Annual or perennial	2n=16	常异花 Often cross-pollinated	无 No	亚 Asian
24	<i>Medicago fischeriana</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
25	<i>Medicago granadensis</i>	一年生 Annual	2n=16*	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
26	<i>Medicago halophila</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
27	<i>Medicago heldreichii</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
28	<i>Medicago heymaniana</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
29	<i>Medicago huberi</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
30	<i>Medicago hybrida</i>	多年生 Perennial	2n=16	常异花 Often cross-pollinated	无 No	欧 Europe
31	<i>Medicago hypogaea</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	无 No	非、亚 Africa, Asian
32	<i>Medicago intertexta</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、欧 Africa, Europe
33	<i>Medicago isthmocarpa</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
34	<i>Medicago italica</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
35	<i>Medicago laciniata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚 Africa, Asian
36	<i>Medicago lanigera</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
37	<i>Medicago laxispira</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian

续表 Continued Table

物种 编号 No.	拉丁名 Latin name	生活型 Habit	染色体 Chromo- some	授粉方式 Pollination	品种 Vari- ety	自然分布 Location
38	<i>Medicago lesinsii</i>	—	—	自花 Self-pollination	—	—
39	<i>Medicago littoralis</i>	一年生 Annual	2n=14, 16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
40	<i>Medicago lupulina</i>	一年生或多年生 Annual or perennial	2n=16, 32	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
41	<i>Medicago marina</i>	多年生 Perennial	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
42	<i>Medicago medicaginoides</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
43	<i>Medicago minima</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
44	<i>Medicago monantha</i>	一年生 Annual	2n=44*	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
45	<i>Medicago monspeliaca</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
46	<i>Medicago murex</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
47	<i>Medicago muricoleptis</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	欧 Europe
48	<i>Medicago noeana</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
49	<i>Medicago orbicularis</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
50	<i>Medicago orthoceras</i>	一年生 Annual	2n=44	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
51	<i>Medicago ovalis</i>	一年生 Annual	2n=32	自花 Self-pollination	无 No	非、欧 Africa, Europe
52	<i>Medicago pamphylica</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
53	<i>Medicago papillosa</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	常异花 Often cross-pollinated	无 No	亚 Asian
54	<i>Medicago persica</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
55	<i>Medicago phrygia</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
56	<i>Medicago pironae</i>	多年生 Perennial	2n=16	常异花 Often cross-pollinated	无 No	欧 Europe
57	<i>Medicago platycarpus</i>	多年生 Perennial	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
58	<i>Medicago plicata</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
59	<i>Medicago polyceratia</i>	一年生 Annual	2n=28*	自花 Self-pollination	无 No	非 Africa
60	<i>Medicago polymorpha</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
61	<i>Medicago popovii</i>	多年生 Perennial	—	常异花 Often cross-pollinated	无 No	亚 Asian
62	<i>Medicago praecox</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
63	<i>Medicago prostrata</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	自花 Self-pollination	无 No	欧 Europe
64	<i>Medicago radiata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	亚 Asian
65	<i>Medicago retrorsa</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
66	<i>Medicago rhodopea</i>	多年生 Perennial	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	欧 Europe
67	<i>Medicago rhytidocarpa</i>	一年生 Annual	—	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
68	<i>Medicago rigida</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
69	<i>Medicago rigidula</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	有 Yes	非、欧 Africa, Europe
70	<i>Medicago rigiduloides</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
71	<i>Medicago rostrata</i>	一年生 Annual	—	常异花 Often cross-pollinated	无 No	亚 Asian
72	<i>Medicago rotata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	亚 Asian
73	<i>Medicago rugosa</i>	一年生 Annual	2n=30	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
74	<i>Medicago rupestris</i>	多年生 Perennial	2n=16	异花 Cross-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
75	<i>Medicago ruthenica</i>	多年生 Perennial	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	亚 Asian
76	<i>Medicago sativa</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
76.1	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>sativa</i>	多年生 Perennial	2n=32	异花 Cross-pollination	有 Yes	广布 Wide distribution
76.2	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>caerulea</i>	多年生 Perennial	2n=16	异花 Cross-pollination	无 No	亚、欧 Asian, Europe
76.3	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>glomerata</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	有 Yes	非、欧 Africa, Europe
76.4	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>falcata</i> var. <i>falcata</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	有 Yes	亚、欧 Asian, Europe

续表 Continued Table

物种 编号 No.	拉丁名 Latin name	生活型 Habit	染色体 Chromo- some	授粉方式 Pollination	品种 Vari- ety	自然分布 Location
76. 5	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>falcata</i> var. <i>viscosa</i>	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	有 Yes	欧 Europe
76. 6	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>varia</i> ×	多年生 Perennial	2n=16, 32	异花 Cross-pollination	有 Yes	广布 Wide distribution
77	<i>Medicago sativa</i> subsp. <i>sauvagei</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非 Africa
78	<i>Medicago saxatilis</i>	多年生 Perennial	2n=48	常异花 Often cross-pollinated	无 No	欧 Europe
79	<i>Medicago scutellata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
80	<i>Medicago secundiflora</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、欧 Africa, Europe
81	<i>Medicago shepardii</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
82	<i>Medicago sinensis</i>	一年生 Annual	2n=14, 16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
83	<i>Medicago soleirolii</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非 Africa
84	<i>Medicago sphaerocarpos</i>	一年生 Annual	2n=14	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚 Africa, Asian
85	<i>Medicago strasseri</i>	多年生灌木 Perennial shrub	2n=32	—	无 No	欧 Europe
86	<i>Medicago suffruticosa</i>	多年生 Perennial	2n=16	常异花 Often cross-pollinated	无 No	非、欧 Africa, Europe
87	<i>Medicago syriaca</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	亚 Asian
88	<i>Medicago tenoreana</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	欧 Europe
89	<i>Medicago truncatula</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	有 Yes	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe
90	<i>Medicago turbinata</i>	一年生 Annual	2n=16	自花 Self-pollination	无 No	非、亚、欧 Africa, Asian, Europe

注：物种 5、8、38 根据 Chen 等^[26]和 Maureira-Butler 等^[37]新增，*表示染色体数目需要进一步核实。
Note: Species 5, 8, and 38 are newly added based on Chen *et al.*^[26] and Maureira-Butler *et al.*^[37]. * Represents that the chromosome number needs further verification.

2.2 组和亚组

根据相关形态学特性和有限的分子进化结果,Small^[8]将苜蓿属的 87 个物种划分为 14 个组,包括 *Medicago*、*Carstienses*、*Dendrotelis*、*Platycarpae*、*Spirocarpos*、*Lanigeriae*、*Geocarpa*、*Heynianae*、*Orbiculares*、*Hymenocarpos*、*Pectinatae*、*Ovales*、*Buceras* 和 *Lunatae*,其中 *Medicago*、*Spirocarpos* 和 *Buceras* 组分别含有 2、5 和 3 个亚组(表 3)。14 个组中,*Spirocarpos* 是最大的组,包括 35 个一年生物种。有 8 个组只含有 1 个物种,与其他组都是草本不同,*Dendrotelis* 组包括 3 个多年生灌木,这些组都蕴含着特殊的生物学特性。

分组依据的形态学特征主要包括:子叶叶枕有无、果荚是否螺旋、背缝线刺毛、果荚是否开裂、种皮是否光滑、一年生或多年生等^[8]。此外,近些年苜蓿属完成了一些分子进化研究,包括 ITS-1 和 ITS-2(57 个物种)^[35],ETS(61 个物种)^[36],CNGC5 和 β -cop(56 个物种)^[37]、trnk/matk(51 个物种)和 GA3oxI(47 个物种)^[38]、基因组重测序数据(24 个物种)^[39]、Bcop 和 rps14-cob 等 6 个基因(55 个物种)^[40]、trnk/matk 和 ITS 等 4 个基因(13 个物种)^[26]、叶绿体基因组(13 个物种)^[25]。

这些分子证据都证实了苜蓿属与胡卢巴属不同,能够形成独立的进化枝。分子进化结果进一步证实了属内部分形态学分类结果的可靠性,但也发现有的分子进化结果与形态学结果不一致,如 *Spirocarpos* 组 *Lupularia* 亚组在分子系统发育树上没有聚为一个单系支等,暗示部分基于形态特征的传统分类可能是错误的。但是,分子进化自身也存在着局限性,任何一个由单个基因构建出来的进化树都不可能与物种树完全一致。不同基因序列建成的进化树之间存在明显的不一致,可能与苜蓿属祖先间存在广泛的杂交、不完全谱系分选、网状进化或采样错误等有关。另外,这些分子进化研究都存在物种数量不充分、物种内部个体不够、分子信息较少、关键进化枝支持率不高等问题,今后亟须广泛地收集物种,利用包含更多遗传变异信息(如转录组、基因组等)的分子手段开展深入的研究。

2.3 分子进化关系

下面将对苜蓿属 14 个组逐一进行总结。*Medicago* 组的分类争议不大,总结 Bena^[36]、Maureira-Butler 等^[37]和 Steele 等^[38]的结果,*Medicago cancellata*、*Medicago cretacea*、*Medicago daghestanica*、*Medicago hybrida*、*Medicago marina*、*Medicago papillosa*、*Medicago pironae*、*Medicago prostrata*、*Medicago rhodopea*、*Medicago rupestris*、*Medicago sativa* subsp. *sativa*、*M. sativa* subsp. *caerulea*、*Medicago sativa* subsp. *glomerata*、*M. sativa* subsp. *falcata*、*M. sativa* subsp. *× varia* 和 *Medicago saxatilis* 共 12 个物种在大部分研究中都聚在一起^[36–38],但属于 *Medicago* 组 *Suffruticosae* 亚组的 *Medicago suffruticosa* 在部分研究中与 *Spirocarpos* 组聚在一起,如 Bena^[36]、Steele 等^[38]和 Sousa 等^[40]的研究结果;此外, Maureira-Butler 等^[37]发现 *M. arborea* 与 *Medicago* 组物种聚在一起;Yoder 等^[39]通过基因组数据将 *Spirocarpos* 组的 *M. praecox* 和 *Dendrotelis* 组的 *M. arborea* 划入 *Medicago* 组,其中 *M. praecox* 位于进化枝基部。Wu 等^[25]和 Chen 等^[26]发现 *Medicago arcuata* 与 *Medicago* 组 *M. cancellata* 聚在一起,*M. arcuata* 是否属于该组有待研究。此外, Lesins^[41]推测六倍体物种 *M. cancellata* 来自于四倍体物种 *M. rhodopea* 和 *M. sativa* (或其他相关物种)杂交,另一个六倍体物种 *M. saxatilis* 可能起源于 *M. rupestris* 和 *M. sativa* (或其他相关物种)杂交。

表 3 苜蓿属 14 个组和 10 个亚组

Table 3 14 sections and 10 subsections in *Medicago*

编号 No.	组 Sections	亚组 Subsections	物种数 Number of species	物种编号 Species No. ¹
1	<i>Medicago</i>	<i>Medicago</i>	11	11, 19, 20, 41, 53, 56, 63, 66, 74, 76, 78
		<i>Suffruticosae</i>	2	30, 86
2	<i>Carstienses</i>		1	13
3	<i>Dendrotelis</i>		3	2, 15, 85
4	<i>Platycarpae</i>		4	3, 57, 61, 75
5	<i>Spirocarpos</i>	<i>Intertextae</i>	4	14, 25, 32, 47
		<i>Pachyspirae</i>	13	16, 22, 34, 39, 46, 69, 70, 82, 83, 84, 87, 89, 90
		<i>Rotatae</i>	6	9, 48, 72, 73, 79, 81
		<i>Spirocarpos</i>	10	1, 17, 21, 35, 37, 43, 60, 62, 77, 88
		<i>Lupularia</i>	2	40, 80
6	<i>Lanigerae</i>		1	36
7	<i>Geocarpa</i>		1	31
8	<i>Heynianae</i>		1	28
9	<i>Orbiculares</i>		1	49
10	<i>Hymenocarpos</i>		1	64
11	<i>Pectinatae</i>		1	58
12	<i>Ovales</i>		1	51
13	<i>Buceras</i>	<i>Buceras</i>	16	4, 6, 12, 18, 24, 26, 27, 42, 44, 45, 50, 52, 54, 55, 59, 68
		<i>Deflexae</i>	1	65
		<i>Isthmocarpace</i>	2	33, 67
14	<i>Lunatae</i>		5	7, 10, 23, 29, 71

注: ¹表示物种编号与表 2 一致。表 2 中物种 5、8 和 38 分组待定。

Note: ¹ indicates that the species number is consistent with Table 2. The sections of species 5, 8 and 38 in Table 2 have not been determined.

苜蓿属中,仅 *Dendrotelis* 组的 3 个物种 *M. arborea*、*M. citrina* 和 *M. strasseri* 具有多年生的茎,它们可能代表着苜蓿属植物为了适应变化的环境而衍生出来的状态,其中六倍体 *M. citrina* 被认为起源于四倍体 *M. arborea*^[35]。*Platycarpae* 组 4 个物种的分类最无争议。4 个物种 *M. archiducis-nicolai*、*M. platycarpus*、*M. popovii*

和 *M. ruthenica* 在多个研究中,都聚为一枝且支持率很高^[25-26, 36-38]。

苜蓿属第一大组 *Spirocarpos* 包括 35 个物种,该组的进化关系最为混乱和复杂,不同分子进化结果完全不一致。该组含有 5 个亚组 *Intertextae*、*Pachyspirae*、*Rotatae*、*Spirocarpos* 和 *Lupularia*。其中, *Intertextae* 亚组 4 个物种 *M. ciliaris*、*M. granadensis*、*M. intertexta*、*M. muricoleptis* 形成的进化枝非常稳定。除了 *Intertextae* 亚组,其他 4 个亚组可能都是人为划分的。其中, *Pachyspirae* 亚组的进化枝在分子进化中经常包括其他物种,基本上由两个进化枝组成,小进化枝含有物种 *M. murex*、*M. sphaerocarpos* 和 *M. syriaca*。 *Rotatae* 亚组仅有 *M. bonarotiana*、*M. rotata* 和 *M. shepardii* 在多个研究中都形成了独立的进化枝。 *Spirocarpos* 和 *Lupularia* 亚组不同分子进化研究中,出入非常大。苜蓿属第二大组 *Buceras* 包括 19 个物种,组内物种具有显著的形态学特征,除 *M. isthmocarpa*、*M. retrorsa* 和 *M. rhytidiocarpa* 缺乏分子证据,其他已进行分子检测的物种都聚成了一个单独进化枝。

8 个仅含有 1 个物种的组中, *Orbiculares* 和 *Hymenocarpos* 在不同研究中都成立。但是, *Carstienses*、*Lanigeriae*、*Geocarpa*、*Heynianae*、*Pectinatae* 和 *Ovales* 的进化关系较为模糊,支持率不高,需要进一步研究。 *Lunatae* 组包括 5 个物种,没有一项研究同时包含了这 5 个物种,不同基因构建的进化树存在差异,但多个证据表明 *M. brachycarpa* 和 *M. huberi* 关系紧密^[36-37],其他物种有待进一步研究。

2.4 地理起源

虽然苜蓿属栽培型植物在世界各地被广泛种植,但是苜蓿属野生植物都起源于亚欧大陆,多数苜蓿属物种的遗传多样性中心在地中海地区。地中海地区冬季湿润、少有寒霜,夏季干燥,为一年生植物提供了足够的生长季。但是,4 个多年生物种 *M. archiducis-nicolai*、*M. platycarpus*、*M. popovii* 和 *M. ruthenica* 却在地中海地区没有分布,而分布在中亚和东南亚,这需要进一步研究。从生态和地理分化上讲,一年生苜蓿属植物主要分布在干旱的低海拔地区,如地中海南部地区,而多年生苜蓿属植物更喜欢分布在高海拔或高纬度的山地,相对而言在地中海北部地区。地中海地区在第三纪末(6500~260 万年前)和第四纪早期(250 万年前)经历了剧烈的气候变迁,气候变干是地中海地区一年生植物进化的主要驱动力。后续研究中,通过基因序列推测物种分化时间,并结合地中海地区戏剧性的气候变迁,或许会为苜蓿属的物种形成和地理分布研究提供新的线索。

为了方便研究,Small^[8]将苜蓿属植物划分为 3 种类群,21 个绝对的多年生物种(类群 1),42 个子叶没有叶枕的一年生物种(类群 2),以及 24 个子叶具有叶枕的一年生物种(类群 3)。调查发现上述 3 个类群遗传多样性最高的区域分别是 30°—45° N/5° W—40° E、30°—45° N/5° W—40° E、35°—45° N/25°—45° E。相比较而言,类群 3 的地理分布较为独立,主要(24 个物种中有 20 个物种)分布在小亚细亚半岛,而另外两个类群的分布有地域重叠。与苜蓿属亲缘关系最近的是胡卢巴属,后者的分布中心是中亚。相对类群 1 和 2 而言,类群 3 距离中亚最近,暗示类群 3 与胡卢巴属的起源可能较近。

3 紫花苜蓿复合体

紫花苜蓿复合体的分布广、表型变异大、鉴定难度大,规范使用“紫花苜蓿复合体”对育种研究至关重要。据 Maxted 等^[42]推测,在公元前 9000—公元前 4000 年间紫花苜蓿起源于里海南侧伊朗等地,公元前 120 年传入中国,1650 年传入英国,1730 年传入美国,1830 年传入澳大利亚,1535 年传入南美洲等地。1000—1200 年, *M. sativa* subsp. *falcata* 与 *M. sativa* subsp. *sativa* 开始杂交。在国外,紫花苜蓿复合体早已被普遍采纳了 30 多年,尽管我国学者卢欣石曾多次呼吁,但仍没有得到国内广大同行的充分重视。实际上,我国牧草育种人员培育的苜蓿新品种草原 1~4 号、图牧 1 号、赤草 1 号、甘农 1~2 号、公农 3~4 号、新牧 1 号和 3 号等都是 *M. sativa* subsp. $\times$ *varia*,而不是 *M. varia*。在中英文文献、材料中,国内科研人员使用的拉丁名 *M. falcata* 和 *M. varia* 都是不规范的,应该被修改为 *M. sativa* subsp. *falcata* 和 *M. sativa* subsp. $\times$ *varia*。更严重的是,Small^[8]通过对如下苜蓿标本进行调研,发现苏联学者等命名的 21 个苜蓿属物种拉丁名都是错误的,其实都属于紫花苜蓿复合体,如 *M. alaschanica*、*Medicago alataavica*、*Medicago beipinensis*、*Medicago grandiflora*、*Medicago grossheimii*、*Medicago gunibica*、*Medicago komarovii*、*Medicago kopetdaghi*、*Medicago lavrenkoi*、*Medicago orientalis*、*M. rivularis*、*Medicago*

roborovskii、*Medicago sogdiana*、*Medicago tadjicorum*、*Medicago tibetana*、*Medicago transcaucasica*、*Medicago transoxana*、*Medicago vardenis*、*Medicago kotovii*、*M. schischkinii* 和 *Medicago trautvetterii*。上述的部分拉丁名也流入我国,对紫花苜蓿分类制造一定混乱。

紫花苜蓿复合体包括 5 个亚种 *M. sativa* subsp. *sativa*、*M. sativa* subsp. *caerulea*、*M. sativa* subsp. *glomerata*、*M. sativa* subsp. *falcata* 和 *M. sativa* subsp. $\times$ *varia*, 其中 *M. sativa* subsp. *falcata* 包括 2 个变种 *M. sativa* subsp. *falcata* var. *falcata*、*M. sativa* subsp. *falcata* var. *viscosa*。这些亚种的变种之间杂交可育,存在广泛的基因交流,共享基因库(图 1)。除了杂种可育,这一结果也得到形态学和分子进化数据的支持^[26]。复合体中的其他亚种和变种含有抗旱、抗寒、抗虫等优异基因,可为 *M. sativa* subsp. *sativa* 育种提供优异的基因源。

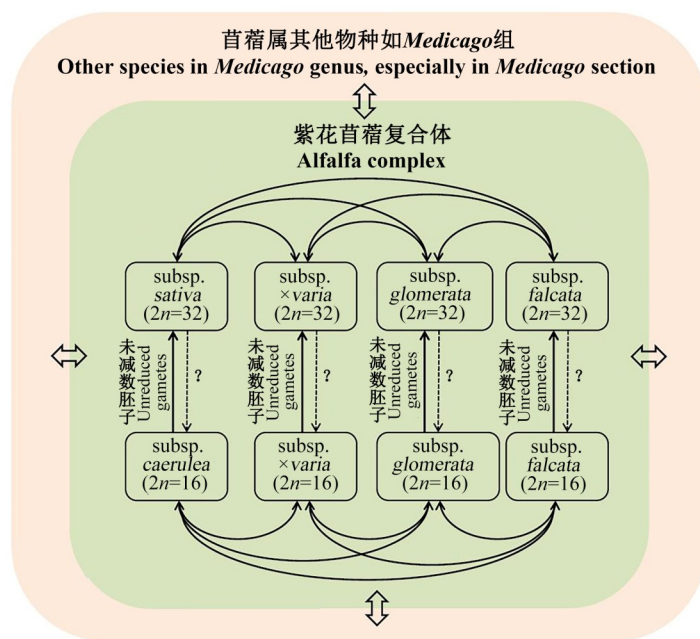


图 1 紫花苜蓿复合体基因流示意图

Fig. 1 Schematic of the gene flow of alfalfa complex

实线箭头表示亚种间和亚种内的基因流,空心箭头表示紫花苜蓿复合体和属内其他物种间的基因流,问号表示可能存在的未知通路。Solid arrows indicate gene flow between and within subspecies. Hollow arrows indicate gene flow between alfalfa complex and other species in *Medicago*. Question marks indicate possible unknown pathways.

按照果荚被毛有无可分为两类:1)果荚无被毛。包括 *M. sativa* subsp. *sativa* ($2n=32$) 花紫色、果荚螺旋状; *M. sativa* subsp. *caerulea* ($2n=16$) 花蓝紫色、果荚螺旋状; *M. sativa* subsp. *falcata* var. *falcata* ($2n=16/32$) 花黄色、果荚不卷曲; *M. sativa* subsp. $\times$ *varia* ($2n=16/32$) 花黄色至紫色渐变色、果荚不卷曲,是 *M. sativa* subsp. *falcata* 与 *M. sativa* subsp. *sativa* 或者 *M. sativa* subsp. *caerulea* 的杂交后代。2)果荚有被毛。包括 *M. sativa* subsp. *falcata* var. *viscosa* ($2n=16/32$) 花黄色、果荚不卷曲; *M. sativa* subsp. *glomerata* ($2n=16/32$) 花黄色、果荚卷曲。

4 苜蓿属分类建议

4.1 物种鉴定难点

苜蓿属物种鉴定的难点可能包括以下 4 个方面。1)部分物种分布面积广、种内变异大、标本数量覆盖度不够,增加了鉴别难度,如 *M. sativa*、*M. polymorpha*、*M. lupulina*、*M. medicaginoides*、*M. monantha* 和 *M. rigidula* 等。*M. polymorpha* 可能是苜蓿属内最难鉴定的物种,其表型多变的特性也反映在拉丁名“*polymorpha*”中,该物种与数十个一年生苜蓿表型非常接近,甚至有的植物标本都是错的。2)种内、种间杂交出现连续变异,导致鉴定

指标边界不清晰。如 *M. sativa* 种内不同亚种之间的杂交,其后代判别难度较大;另外,*M. rotata* 与 *M. bonarotiana*、*M. littoralis* 与 *M. truncatula*、*M. littoralis* 与 *M. italica* 之间的种质渐渗,后代难以鉴定。3)物种间不完全谱系分选,导致基因树不同于物种树。4)部分物种分布区域狭小,生境特殊,采集标本少,缺少研究。

4.2 物种鉴定方法

只有在理论上对物种概念提高认识,理解“分化路上的物种”和“整合物种概念”等,才能在实践中制定出更科学的合理的分类系统,避免混乱。在对一个苜蓿属物种进行鉴定时建议:1)在群体水平比较该物种与目标物种及近缘物种的形态性状(如荚果螺旋、被毛、花粉、种子、子叶叶枕、叶片、弹花和花色等),进行统计分析,并观察染色体数目、花期、授粉行为和时空分布等;2)采用多个DNA条形码对该物种多个个体进行分子进化分析,或采用简化基因组测序或基因组重测序等方法在基因组水平鉴定;3)与目标物种及近缘物种进行杂交,观察杂种育性。

在物种鉴定中应该认识到任何一个单个形态性状,通常是由一个/多个基因,或者一个通路决定的。如花色,通过基因突变、基因剂量调整、基因流和重组等遗传调控,同一物种会产生群体内的表型多态性,如紫花苜蓿的花色包括紫色、黄色、蓝色、白色、绿色,以及各种渐变色。很显然这样的差异不应该授予任何分类学等级,然而遗憾的是,现实中部分学者将这种差异描述为变种、亚种,甚至物种,这种误判在芍药属(*Paeonia*)中也时有发生^[1]。

4.3 种质资源

种质资源是分类学和育种学研究的前提。分类学上,已有的绝大多数研究包含的物种不全、属内覆盖度不高,部分有争议的组缺乏代表物种,导致很多分类问题悬而未决。如苜蓿属中有8个组仅含1个物种,虽然具有关键的分类学意义,但是在研究中非常容易被遗失。因此,苜蓿属分类人员需要在群落水平广泛收集并共享各大洲苜蓿种质资源,为分类研究奠定基础。更重要的是,苜蓿属第一大组 *Spirocarpos* 组含有35个物种,组内进化关系最为混乱复杂,需要进一步收集和保存相关种质,寻找充足证据大刀阔斧重新梳理;另外 *M. medicaginoides* 和 *M. orbicularis* 在我国是否有野生分布,需要进一步调查。

从育种学角度考虑,苜蓿属种质资源研究可重点考虑以下三点:第一,广泛收集野生种质资源,尤其是与紫花苜蓿相关或近缘的物种(如紫花苜蓿复合体不同亚种、变种,与紫花苜蓿亲缘关系较近的 *Medicago* 组内的其他物种,甚至属内其他物种),通过多种高通量测序方法挖掘、定位并鉴定栽培种和野生种蕴含的优异基因,利用分子育种方法将优异抗逆基因导入紫花苜蓿高产底盘品种,提高紫花苜蓿的抗逆能力和产量,更好地为草食畜牧业服务。第二,全球苜蓿属中,已有19个物种拥有品种,进一步驯化这些物种,提高其产量和品质也是重要的研究方向。第三,作为乡土植物,当地野生苜蓿材料对本地的气候、土壤适应性强,收集这类种质资源并加以驯化,以提高种子产量、降低硬实率为主要目标,将来可用于当地生态环境治理和畜牧业生产,有望在苜蓿属野生资源较多的地区发挥重要作用,如青藏高原、新疆和内蒙古等。

参考文献 References:

- [1] Hong D Y. Biodiversity pursuits need a scientific and operative species concept. *Biodiversity Science*, 2016, 24(9): 979—999.
洪德元. 生物多样性事业需要科学、可操作的物种概念. *生物多样性*, 2016, 24(9): 979—999.
- [2] Liu J Q. “The integrative species concept” and “species on the speciation way”. *Biodiversity Science*, 2016, 24(9): 1004—1008.
刘建全. “整合物种概念”和“分化路上的物种”. *生物多样性*, 2016, 24(9): 1004—1008.
- [3] Yin M, Zhang S Z, Du X, *et al.* Genomic analysis of *Medicago ruthenica* provides insights into its tolerance to abiotic stress and demographic history. *Molecular Ecology Resources*, 2021, 21(5): 1641—1657.
- [4] Wang T Z, Ren L F, Li C H, *et al.* The genome of a wild *Medicago* species provides insights into the tolerant mechanisms of legume forage to environmental stress. *BMC Biology*, 2021, 19: 96.
- [5] Lanzhou Desert Research Institute, Chinese Academy of Sciences. *Desert flora of China*. Beijing: Science Press, 1987.
中国科学院兰州沙漠研究所. *中国沙漠植物志*. 北京: 科学出版社, 1987.
- [6] Inner Mongolia Flora Compilation Group. *Flora of Inner Mongolia*. Hohhot: Inner Mongolia People's Press, 1977.
内蒙古植物志编写组. *内蒙古植物志*. 呼和浩特: 内蒙古人民出版社, 1977.

- [7] Chen M J, Jia S X. Forage plants of China. Beijing: China Agriculture Press, 2002.
陈默君, 贾慎修. 中国饲用植物. 北京: 中国农业出版社, 2002.
- [8] Small E. Alfalfa and relatives: Evolution and classification of *Medicago*. Ottawa, ON: NRC Research Press, 2011.
- [9] Institute of Botany, Chinese Academy of Sciences. Guide to higher plants of China (Volume 2). Beijing: Science Press, 1972: 370—376.
中国科学院植物研究所. 中国高等植物图鉴(第二册). 北京: 科学出版社, 1972: 370—376.
- [10] Ma J M. Kind and distribution of *Medicago* L. in northwest of China. Journal of Henan Normal University (Natural Science), 1991, 3(12): 61—65.
马剑敏. 西北地区苜蓿属(*Medicago* L.)的种类和分布. 河南师范大学学报(自然科学版), 1991, 3(12): 61—65.
- [11] Cui D F. Germplasm resources of *Medicago* L. in Xinjiang. Xinjiang Agricultural Science, 1992, 5: 226—228.
崔大方. 新疆苜蓿属植物种质资源. 新疆农业科学, 1992, 5: 226—228.
- [12] Shen Y L. A study of the development of *Medicago* taxonomy abroad and home. Grassland of China, 1993, 1: 68—72.
申玉龙. 苜蓿属分类学研究动态及对中国苜蓿属分类研究的初步探讨. 中国草地, 1993, 1: 68—72.
- [13] Geng H Z. Chinese alfalfa. Beijing: China Agriculture Press, 1995.
耿华珠. 中国苜蓿. 北京: 中国农业出版社, 1995.
- [14] Jiang Y Q. Achievements and prospects of studies on forage germplasm resources in China. Grassland of China, 1995, 1: 42—45.
蒋尤泉. 我国牧草种质资源研究的成就与展望. 中国草地, 1995, 1: 42—45.
- [15] Bi Y F, Cao Z Z. Genetic variation and taxonomy of the *Medicago* genus. Journal of Gansu Agricultural University, 1996, 34(2): 101—105.
毕玉芬, 曹致中. 苜蓿属植物遗传变异和分类的研究概况. 甘肃农业大学学报, 1996, 34(2): 101—105.
- [16] Sun Y, Liang A H, Wang J X, *et al.* A phylogeny study of *Medicago* species based on ribosomal DNA ITS sequence. Acta Botanica Boreali-Occidentalia Sinica, 2003, 23(2): 242—246.
孙毅, 梁爱华, 王景雪, 等. 根据核糖体DNA ITS序列分析苜蓿属的系统分类. 西北植物学报, 2003, 23(2): 242—246.
- [17] Lu X S. Status of germplasm classifications for genus *Medicago*. Acta Agrestia Sinica, 2009, 17(5): 680—685.
卢欣石. 苜蓿属植物分类研究进展分析. 草地学报, 2009, 17(5): 680—685.
- [18] Lu X S. The exploration and classification of genetic resources of genus *Medicago* in China. Chinese Journal of Grassland, 2009, 31(5): 17—22.
卢欣石. 中国苜蓿属植物遗传资源分类整理探究. 中国草地学报, 2009, 31(5): 17—22.
- [19] Hong F Z. Alfalfa science. Beijing: China Agriculture Press, 2009.
洪绶曾. 苜蓿科学. 北京: 中国农业出版社, 2009.
- [20] Xu L R, Chen D Z, Zhu X Y. Flora of China. Beijing: Science Press, 2010.
- [21] Hu D, Li F F, Liu J, *et al.* Systematic positions of *Medicago edgeworthii* and *M. archiducis-nicolai* (Leguminosae) inferred from plastid *trnk/matk*, nuclear *GA3ox1* and ITS sequences. Pakistan Journal of Botany, 2014, 46(3): 775—778.
- [22] Li F F, Yang H J, Cui D F. Genetic relationships among 11 species of *Medicago* and relative species using microsatellite (SSR and ISSR) markers. Acta Scientiarum Naturalium Universitatis Sunyatseni, 2014, 53(1): 113—120.
李飞飞, 羊海军, 崔大方. 利用SSR及ISSR分子标记研究苜蓿属及其近缘植物的亲缘关系. 中山大学学报, 2014, 53(1): 113—120.
- [23] Yang Q C, Kang J M, Zhang T J, *et al.* Distribution, breeding and utilization of alfalfa germplasm resources. Chinese Science Bulletin, 2016, 61(2): 261—270.
杨青川, 康俊梅, 张铁军, 等. 苜蓿种质资源的分布、育种与利用. 科学通报, 2016, 61(2): 261—270.
- [24] Fang Q E, Li Y B. Classification and distribution of domestic species of genus *Medicago* in China. Grassland and Prataculture, 2019, 31(3): 1—7.
方强恩, 李宇泊. 国产苜蓿属植物的分类与资源分布特征. 草原与草业, 2019, 31(3): 1—7.
- [25] Wu S, Chen J Y, Li Y, *et al.* Extensive genomic rearrangements mediated by repetitive sequences in plastomes of *Medicago* and its relatives. BMC Plant Biology, 2021, 21: 421.
- [26] Chen J Y, Wu G L, Shrestha N, *et al.* Phylogeny and species delimitation of Chinese *Medicago* (Leguminosae) and its relatives based on molecular and morphological evidence. Frontiers in Plant Science, 2021, 11: 6197.
- [27] Tian C Y, Li Z Y, Liu Q, *et al.* Comparison of chloroplast genome structure and phylogenetic analysis of different species of

- Medicago*. Chinese Journal of Grassland, 2021, 43(10): 1–8.
- 田春育, 李志勇, 刘倩, 等. 苜蓿属不同物种叶绿体基因组结构比较及亲缘关系分析. 中国草地学报, 2021, 43(10): 1–8.
- [28] Li J, Zhang Q B, Yang G. *Medicago* in China and the resource superiority in Xinjiang. Acta Agrestia Sinica, 1997, 5(4): 286–291.
- 李捷, 张清斌, 杨刚. 中国苜蓿属植物与新疆苜蓿种质资源的优势. 草地学报, 1997, 5(4): 286–291.
- [29] Young N D, Debellé F, Oldroyd G E, *et al.* The *Medicago* genome provides insight into the evolution of rhizobial symbioses. Nature, 2011, 480(7378): 520–524.
- [30] Chen H T, Zeng Y, Yang Y Z, *et al.* Allele-aware chromosome-level genome assembly and efficient transgene-free genome editing for the autotetraploid cultivated alfalfa. Nature Communications, 2020, 11: 2494.
- [31] Shen C, Du H L, Chen Z, *et al.* The chromosome-level genome sequence of the autotetraploid alfalfa and resequencing of core germplasm provide genomic resources for alfalfa research. Molecular Plant, 2020, 13(9): 1250–1261.
- [32] Li A, Liu A, Du X, *et al.* A chromosome-scale genome assembly of a diploid alfalfa, the progenitor of autotetraploid alfalfa. Horticulture Research, 2020, 7: 194.
- [33] Cui J W, Lu Z G, Wang T Y, *et al.* The genome of *Medicago polymorpha* provides insights into its edibility and nutritional values as a vegetable and forage legume. Horticulture Research, 2021, 8: 47.
- [34] Small E. A taxonomic study of the “medicagoid” *Trigonella* (Leguminosae). Canadian Journal of Botany, 1987, 65(6): 1199–1211.
- [35] Downie S R, Katz-Downie D S, Rogers E J, *et al.* Multiple independent losses of the plastid *rpoC1* intron in *Medicago* (Fabaceae) as inferred from phylogenetic analysis of nuclear ribosomal DNA internal transcribed spacer sequences. Canadian Journal of Botany, 1998, 76(5): 791–803.
- [36] Bena G. Molecular phylogeny supports the morphologically based taxonomic transfer of the “medicagoid” *Trigonella* species to the genus *Medicago* L. Plant System Evolution, 2001, 229(3): 217–236.
- [37] Maureira-Butler I J, Pfeil B E, Muangprom A, *et al.* The reticulate history of *Medicago* (Fabaceae). Systematic Biology, 2008, 57(3): 466–482.
- [38] Steele K P, Ickert-Bond S M, Zarre S, *et al.* Phylogeny and character evolution in *Medicago* (Leguminosae): Evidence from analyses of plastid *trnK/matK* and nuclear *GA3ox1* sequences. American Journal of Botany, 2010, 97(7): 1142–1155.
- [39] Yoder J B, Briskine R, Mudge J, *et al.* Phylogenetic signal variation in the genomes of *Medicago* (Fabaceae). System Biology, 2013, 62(3): 424–438.
- [40] Sousa F D, Bertrand Y J K, Pfeil B E. Patterns of phylogenetic incongruence in *Medicago* found among six loci. Plant Systematics and Evolution, 2016, 302(5): 493–513.
- [41] Lesins K. Interspecific crosses involving alfalfa. V. *Medicago saxatilis* × *M. sativa* with reference to *M. cancellata* and *M. rhodopaea*. Canadian Journal of Genetics and Cytology, 1970, 12(1): 80–86.
- [42] Maxted N, Bennett S J. Plant genetic resources of legumes in the Mediterranean. Berlin: Springer Netherlands, 2001: 99–114.