

烟属植物学分类研究新进展

王仁刚, 王云鹏, 任学良

贵州省烟草科学研究所, 贵阳市威清路 334 号 550003

摘要:对 Sandra Knapp 提出的烟属植物学新分类系统进行描述, 包括对烟属下组的划分方法、分类特征、烟属中增加的新种, 及烟属植物学分类的演化过程等。

关键词:烟草; 分类; 新种

doi: 10.3969/j.issn.1004-5708.2010.02.018

中图分类号: S572.029

文献标识码: A

文章编号: 1004-5708(2010)02-0084-07

Research advances in genus *nicotiana* taxonomy

WANG Ren-gang, WANG Yun-peng, REN Xue-liang

Guizhou Tobacco Science Research Institute, Guiyang 550003, China

Abstract: The new taxonomic system of genus *nicotiana* proposed by Sandra Knapp was reviewed, including methods of grouping, taxonomic characteristics, and some newly found tobacco species. The evolution of genus *nicotiana* was also discussed.

Key words: *Nicotiana*; taxonomy; new species

烟草在植物分类学上属于双子叶植物纲(Dicotyledoneae), 管花目(Tubiflorae), 茄科(Solanaceae), 烟属(*Nicotiana*)。烟属是茄科植物中的第 5 大家族^[1], 不仅栽培利用的商品烟草种(普通烟草和黄花烟草)对农业经济意义重大, 其它野生种也具有重要的利用价值, 其中很多是烟草主要病害的抗源。对烟属内种的分类方法几经变迁, Goodspeed 在《烟属》中所阐述的经典分类系统在过去 50 年来被广泛采纳^[2]。近年, 随着烟草新种的发现、创新和烟属分类研究的不断深入, 特别是分子生物技术在烟属分类中的广泛、深入利用, 烟属新的分类法也随之产生^[3]。据报目前发现烟属的种已达 86 个(包括人工合成的种)^[4], 但各学术机构、学派说法不一, 对很多种的确定有较大争议, 其中 70 多

个种的命名得到了普遍认可。S. Knapp 将烟属划分为 76 个种, 并进行了重新分组, 引起了广泛关注^[5]。为方便烟草研究工作者的文献查询及对野生种的应用研究, 本文对烟属新种的发现和组的划分等进行了综述。

1 20 世纪中叶前的烟属分类演化

1753 年, 林奈描述了热带美洲的 4 种烟草: *N. glutinosa* (粘烟草), *N. tabacum* (普通烟草), *N. rustica* (黄花烟草), *N. paniculata* (圆锥烟草)。莱曼(1818)首次将 21 个烟草种作为一个整体属, 并第一次提及一个来自澳洲的特异种; 莱曼所描述的烟属大部分是由 Humboldt 和 Bonpland 收集的种, 其中没有涉及到普通烟草和碧冬烟草的种间分组问题, 而是以花的特征为依据将 7 种烟草分为 2 个未归类的分支: 一个是带有托盘状花和圆形花冠裂片的分支; 另一个是具有漏斗状花和尖的或近长尖的花冠裂片的分支^[3]。

George Don(1838)首次明确提出了烟属内分支的组名^[3]。烟属首次被分为 4 个组, 主要是依据花的性状和颜色, 其特征分别是: “I Sect. *Tabacum*”(普通烟草)带有漏斗状的红花, “II Sect. *Rustica*”(黄花烟草)带有性状多样的黄花, “III Sect. *Petunioides*”(矮牵牛状

作者简介:王仁刚, 男, 硕士, 助理研究员, 主要从事抗病育种和烟草病虫害防治技术研究。

任学良(通讯作者), 男, 博士, 副研究员, 主要从事烟草遗传育种、生物技术及功能基因组学研究, E-mail: renxuel@126.com

基金项目:贵州省烟草专卖局(公司)2005-01 号和贵州省科技厅“十一五”烟草育种重大专项[2006]6026 号

收稿日期:2009-03-03

烟草)带有高脚碟状的花;“IV Sect. *Polydiclia*”(多室烟草)带有膨大的花和4瓣的蒴果。

在对茄科作物进行综合分类研究时,Dunal(1852)将烟属分为2个组群,根据蒴果的形态明确分组;“Sectio I. *Didiclia*”(双室烟草),这些种带有两瓣的蒴果,这包括大部分的种;“Sectio II. *Polydiclia*”,这些种带有多瓣的蒴果,只包含 *N. quadrivalvis* (夸德瑞伍氏烟草)和 *N. multivalvis* (姆欧替委斯烟草)2个种。而 Von Wettstein (1895)拒绝使用 Dunal(1852)的分组,采纳了 Don 的主要分组原则。他将烟属分为3个组 *N. sect. Tabacum*, *Rustica* 和 *Petunioides*,而在他界定 *N. sect. Petunioides* 中包括了来自 Don 界定的分组 *N. sect. Polydiclio*。

20世纪早期,Anastasia 等对烟属种的遗传学研究沿用了 Don 的分组方法^[6],并发现四倍体烟草的可能来源于“*Rustica*”和“*Petunioides*”。Setchell (1912)也利用了 Don 的3个分组,包括他的分组 *N. sect. Petunioides* 中被 Don 划为 *N. sect. Polydiclia* 的那些种。在20世纪早期到中期,对烟属中各成员的大量研究工作使 East 和 Kostoff 发现了许多称为“遗传中心”(Genetic Center)的种;Kostoff 后来命名了这些相同的组,或多或少的与他早期的“遗传组”相同。因为这些命名与任何的分类描述都不一致,所以并没有真正发表。

2 Goodspeed 分类体系

20世纪前半叶,美国学者 Goodspeed 在烟属细胞遗传和分类学方面进行了广泛的工作,他的著作(Goodspeed, 1954)已经成为最近50年来烟属分类的标准^[7]。Goodspeed 根据烟草的原产地、植物学形态特征、染色体数目、染色体形态结构、染色体联会特点、种间杂交的可能性等研究结果,将 Don 对烟属分类所采用的3个组(*N. sect. Tabacum*, *Rustica* 和 *Petunioides*)分别提升为3个亚属,同时,对它们进行了明确的表述,提出了一系列相关种的组名。在组的划分上,他从 *N. sect. Alatae* (具翼烟草组)中分离出1个新组 *N. sect. Repandae* (残波烟草组);从 *N. sect. Acuminatae* (渐尖叶烟草组)中分离出2个新组 *N. sect. Nudicaules* (裸茎烟草组)和 *Bigelovianae* (毕基劳氏烟草组)。

Goodspeed 专著《烟属》中,将当时发现的60个种,划分为3个亚属14个组,有45个种原产于南美洲和北美洲;有15个种原产于大洋洲及南太平洋的一些岛屿。*Rustica* (黄花烟亚属)包含3个组9个种;*Tabacum* (普通烟亚属)包含2个组6个种;*Petunioides* (碧冬茄烟草亚属)包含9个组45个种;1960年美国

学者 N. T. Burbidge 和 P. U. Wells 先后对此种分类作了二次修正^[8]。Burbidge 给原产澳大利亚的种增加了5个新种:*N. umbratica* (荫生烟草)、*N. cavicola* (洞生烟草)、*N. amplexicaulis* (抱茎烟草)、*N. hesperis* (西烟草)、*N. simulans* (拟似烟草),并把 *N. stenocarpa* 改名为 *N. rosulata* (莲座烟草)。Wells 将 *N. sect. Trigonophyllae* (三角叶烟草组)的 *N. Palmeri* (帕欧姆烟草)和 *N. trigonophylla* (三角叶烟草)2个种合并为 *N. trigonophylla* 一个种。这样烟属包含的种就成为64个。1968年美国学者 H. H. Smith 在 Goodspeed 分类的基础上对64个种进行了归纳分类。20世纪60年代又发现2个新种:一个是原产西南非洲纳米比亚的 *N. africana* (非洲烟草)暂置 *Petunioides* (碧冬茄烟草亚属)的 *N. sect. Suaveolentes* (香甜烟草组);另一个是原产南美洲安第斯山一带的 *N. kawakamii* (卡瓦卡米氏烟草),暂置于 *Tabacum* (普通烟亚属)的 *N. sect. Tomentosae* (绒毛烟草组)。因此当时确定的烟属植物有66个种。

3 烟属新种的发现与命名

Goodspeed 烟属经典分类体系确立至今已半个世纪之久,在此期间一些学者又发现了很多新种,其中有8个烟草自然种得到普遍认可。这些新种的发现与认定在不同程度上也推动了烟属分类学的变迁。

N. burbridgeae (巴比德烟草)来源于南澳洲的北部斯普林斯地区^[9],1981年 Horton 在修订《澳洲烟草》时提及收集到了一些 *N. benthamiana* (本塞姆氏烟草)的染色体数目发生变化的烟草, $2n = 42$ (*N. benthamiana* $2n = 38$),但当时未因这一细胞学的特征而确定为1个新种。Peter Ellis 进一步证实了这些 $2n = 42$ 的烟草是一个稳定的群体,而在形态学上也与 *N. benthamiana* 有着一些细微但却是本质上的区别,即 *N. burbridgeae* 与 *N. benthamiana* 除了在染色体数目上有差别外,形态学上不同之处在于茎秆较木质化,叶片多叶肉且无柄,花冠较大。1984年 D. E. Symon 确定其为1个新种。

N. wuttkei (伍开烟草)原产于澳大利亚昆士兰州东北部地区^[10],由 J. R. Clarkson 和 D. E. Symon 在1991年第一次公开描述。根据调查人所提供的描述,*N. wuttkei* 的形态学特征,类似于 *N. sect. Suaveolent* (香甜烟草)中包含非典型染色体数目 $2n = 28$ 的烟草种,而 *N. wuttkei* 的染色体数目被证实为 $2n = 32$ 。*N. wuttkei* 成功的与 $2n = 32$ 的 *N. maritima* (海滨烟草)和 *N. velutina* (颤毛烟草)杂交。植物形态学特征与染色体配对特征表明,*N. wuttkei* 的亲源关系更接近于 *N.*

maritima, 但与 *N. maritima* 等亲源种不同的是: *N. wuttkei* 具有很多优良的抗病特征, 抗多种烟草重要病害, 如黑胫病、霜霉病、TSWV、PVY、TRV 等, 具有较大潜在利用价值^[11]。

N. heterantha (赫特阮斯烟草) 原产于西澳大利亚布鲁姆地区^[12], 1994 年由 D. E. Symon 公开描述, 目前该种仅发现过 2 个混杂于牧草之中的种群。其外观特征较接近于 *N. rosulata* (莲座叶烟草 I)。染色体数 $2n = 48$ 。

N. truncata (楚喀特烟草) 是 D. E. Symon 于 1998 年描述并公开发表的 1 个种^[13-14], 该种的发现最早可追溯到 1955 年, 是由 E. H. Ising 从混杂于 *N. simulans* (拟似烟草) 的种子中分离纯化出的。A. C. Robinson 在南澳大利亚库伯佩迪附近的一次荒漠生物资源调查中再次发现了 *N. truncata*, 并意识到可能是 1 个新种。该种区别于其它种的显著特征是截平头的花萼略肉质, 叶片无毛, 成熟的蒴果类似于 *N. glauca* (粘烟草), 染色体数 $2n = 36$ 。

N. mutabilis (姆特毕理斯烟草) 是由 J. R. Stehmanm 于 2002 年描述的新种^[15], 来源于巴西南部, 该种区别于其它种的显著特征是花色由白色变为粉色或洋红色。在形态学特征上类似于 *N. forgetiana* (福尔吉特氏烟草), 其区别在于花的裂片较浅, 而且具有一个花色变化过程。

另外还有 3 个新种: *N. azambujae* (阿姆布吉烟草) 发现于澳洲南部的种, 1964 年由 D. E. Symon 描述^[16]; *N. paa* (皮阿烟草) 是 20 世纪 70 年代在南美阿根廷发现的新种^[17]; *N. cutleri* (卡特勒烟草) 是发现于南美西部玻利维亚的种, 其典型特征是有黄绿色的花冠, 由 Ann. Missouri 于 1976 年公开描述^[18]。

4 Sandra Knapp 烟属植物学分类系统

基于新种的发现及遗传学与形态学的研究进展, 特别是 FISH (荧光原位杂交) 和 GISH (基因组原位杂交) 等现代分子生物技术在烟属分类上的使用^[19], Knapp 提出了对烟属分类的新方法^[3]。新分类系统与原分类系统的主要差异体现在:

1) 在 Knapp 的烟属划分方法中, 淡化了亚属的概念;

2) 将 Goodspeed 的分组 *N. sect. Repandae* (残波烟草组) 和 *Nudicaules* (裸茎烟草组) 合并为 *N. sect. Repandae* (残波烟草组), 因为这 2 个组的质体和细胞核数据分析表明, 它们具有相同的亲本, 因此属于 1 个组;

3) 将 *N. sect. Thrysiflorae* (拟穗状烟草组) 与 *Undulatae* (波叶烟草组) 合并为一个 *N. sect. Undulatae* (波叶烟草组);

4) 因 *N. sylvestris* (林烟草) 基因组属多种异源多倍体, 不同于其他的现存种, 因此将其从 *N. sect. Alatae* (具翼烟草组) 中分出, 建立 1 个新组 *N. sect. Sylvestres* (林烟草组), 即将林烟草种单独列为 1 组;

5) 将 *N. nudicaulis* (裸茎烟草) 由 *N. sect. Nudicaules* (裸茎烟草组) 列入 *N. sect. Repandae* (残波烟草组)、将 *N. thrysiflora* (拟穗状烟草) 由 *N. sect. thrysiflorae* (拟穗状烟草组) 列入 *N. sect. undulate* (波叶烟草组)、*N. glauca* (粉蓝烟草) 从 *N. sect. Paniculatae* (圆锥烟草组) 调至 *N. sect. Noctiflorae* (夜花烟草组)、*N. glutinosa* (粘烟草) 由 *N. sect. Tomentosae* (绒毛烟草组) 调至 *N. sect. Undulatae* (波叶烟草组);

6) 新增 8 个种, 分别为 *N. mutabilis* (姆特毕理斯烟草)、*N. azambujae* (阿姆布吉烟草) 列入 *N. Sect. Alatae* (具翼烟草组), *N. paa* (皮阿烟草) 列入 *N. Sect. Noctiflorae* (夜花烟草组), *N. cutleri* (卡特勒烟草) 列入 *N. sect. Paniculatae* (圆锥烟草组), *N. burbidgeae* (巴比德烟草)、*N. heterantha* (赫特阮斯烟草)、*N. truncata* (楚喀特烟草)、*N. wuttkei* (伍开烟草) 列入 *N. Sect. Suaveolentes* (香甜烟草组);

7) 将 *N. Sect. Trigonophyllae* (三角叶烟草组) 由 1960 年合并而来的 1 个种 (*N. trigonophylla*, 三角叶烟草) 重新拆分, 并用种名 *N. obtusifolia* 替代了原名 *N. trigonophylla*^[3], 该组变为 2 个种 (*N. obtusifolia*, 欧布特斯烟草、*N. palmeri*, 帕欧姆烟草);

8) 普通烟草组的写法由原先的 *N. sect. Genuinae* 改为 *N. sect. Nicotiana*。用 *N. sect. Polydichiae* (多室烟草组) 替代了原组名 *N. sect. Bigelovianae* (毕基劳氏烟草组)。种名 *N. bigelovii* (Torrey) S. Watson (毕基劳氏烟草) 改为 *N. quadrivalvis* Pursh (夸德瑞伍氏烟草);

9) N. T. Burbidge 于 1960 年将 *N. Sect. Suaveolentes* (香甜烟草组) 中的 *N. stenocarpa* 改名为 *N. rosulata*, Knapp 分类系统则分为: *N. rosulata* (S. Moore) Domin (莲座叶烟草 I) 和 *N. stenocarpa* H.-M. Wheeler (莲座叶烟草 II);

10) 将原先的 14 个分组整合为 13 个, 种数由原 66 个增至 76 个。

Knapp 分类系统组的划分及其主要特性、典型种和原产地等详述如下, 各组包含的种列于表 1。

4.1 *Nicotiana* sect. *Alatae* Goodsp. (具翼烟草组)

有丛枝花结形成的草本植物,叶无柄,带有多种性状的柔毛,茎上部少叶、形成的抱茎明显小于基部花结;花冠两侧对称、高脚杯状、绿色、白色或粉红到红色,花粉管在喉部有明显的膨大,裂片尖锐或钝圆;傍晚开花、白天枯萎,偶尔白天开花。

染色体数: $n = 9, 10$ 。

典型种: *N. alata* Link & Otto.

原产地:墨西哥、乌拉圭。

4.2 *Nicotiana* sect. *Nicotiana*. (*Nicotiana* sect. *Tabacum* G. don) (普通烟草组)

茎粗大的草本或只有主茎的灌木;叶大、无柄或有宽大的翼状柄,被有粘性的绒毛;花冠近规则、高脚杯状、通常带有粉红色,从白色到红色都有;花粉管膨大,裂片尖锐;白天开花。

染色体数目: $n = 24$ 。

典型种: *N. tabacum* L.

原产地:安第斯山脉,全球都有分布。

4.3 *Nicotiana* sect. *Noctiflorae* Goodsp. (夜花烟草组)

一年生或多年生草本植物或小灌木;叶无柄或有柄,柔毛纤细到粘性的都有、通常带有1个白色的管状组织,边缘呈侵蚀状或卷曲;花冠规则,管状到高脚杯状,红色、黄色或白色,花粉管平直或顶端膨大,裂片通常呈圆形;白天或傍晚开花。

染色体数目: $n = 12$ 。

典型种: *N. noctiflora* Hook.

原产地:南美洲南部。

4.4 *Nicotiana* sect. *Paniculatae* Goodsp. (圆锤烟草组)

粗壮的草本植物或小树;叶有柄,通常带有短的柔毛;花冠管状、规则,绿色或黄色,花粉管平直,裂片小、圆形;白天开花。

染色体数目: $n = 12$ 。

典型种: *N. paniculata* L.

原产地:南美洲西部。

4.5 *Nicotiana* sect. *Petunioides* G. Don (矮牵牛状烟草组)

一年生草本植物,偶尔在基部有一点木质;叶有柄或在茎顶部带有翼叶柄,带有粘性的柔毛;花冠规则或两侧对称,高脚杯状,白色,花粉管外表皮呈绿色或紫色,裂片尖锐;傍晚开花,花在白天也不明显枯萎。

染色体数目: $n = 12$ 。

典型种: *N. acuminata* (Graham) Hook.

原产地:美国西南部和南美洲南部。

4.6 *Nicotiana* sect. *Polydichiae* G. Don (*N. sect. bigelovianae* Goodsp.) (多室烟草组)

典型种: *N. quadrivalvis* Pursh. 一年生草本植物;叶短-有柄,茎上生的叶无柄,柔毛稀疏,通常稍带粘性;花冠规则,高脚杯状,白色,花粉管平直,裂片尖锐;傍晚开花。

染色体数目: $n = 24$ 。

原产地:美国西南部和墨西哥。

4.7 *Nicotiana* sect. *Repandae* Goodsp. (*N. sect. Nudicaules* Goodsp.) (残波烟草组)

有花结形成的草本植物;叶片长、有柄或在花结上有翼状柄,带有纤细的柔毛,上部的茎生叶短小-有柄或提琴状、抱茎;花冠规则或稍有对称,管型-高脚杯状或高脚杯状,白色,花粉管有时非常细,裂片尖锐或圆形;花在白天或傍晚开放。

染色体数目: $n = 24$ 。

典型种: *N. repanda* Willd.

原产地:美国西南部和墨西哥北部。

4.8 *Nicotiana* sect. *Rusticae* G. Don. (黄花烟草组)

粗壮的草本植物;叶有柄,柔毛浓密,呈粘性;花冠管状、规则或稍有对称,绿色或黄色,花粉管平直、短小,裂片尖锐;白天开花。

染色体数目: $n = 24$ 。

典型种: *N. rustica* L.

原产地:安第斯山脉,世界各地都有分布。

4.9 *Nicotiana* sect. *Suaveolentes* Goodsp. (香甜烟草组)

有花结形成的草本植物,偶尔基部没有明显的花结;叶片无柄或带有翼状柄、有粘性柔毛;花冠稍有对称或规则,高脚杯状,白色,花粉管平直或顶部膨大,裂片圆形;傍晚开花或不开花、闭花受精。

染色体数目: $n = 16, 18, 19, 20, 21, 22$ 。

典型种: *N. suaveolens* Lehm.

原产地:澳洲、新加坡多尼亚、纳米比亚。

4.10 *Nicotiana* sect. *Sylvestres* S. Knapp (林烟草组)

巨大的草本植物或小的灌木;叶片宽大,植株未成熟时,在基部形成花结,叶片无柄,带有翼状柄或耳状柄,带有粘性的柔毛;花冠规则,高脚杯状,白色,花粉管非常长,上半部分呈一端膨大的纺锤形,裂片尖锐;傍晚开花。

染色体数目: $n = 12$ 。

典型种: *N. sylvestris* Speg. & Comes.

<i>N.</i> sect. <i>Polydicliae</i> (多室烟草组)	<i>N. clevelandii</i> A. Gray (克利夫兰氏烟草)	24
	<i>N. quadrivalvis</i> Pursh (夸德瑞伍氏烟草)	24
<i>N.</i> sect. <i>Repandae</i> (残波烟草组)	<i>N. nesophila</i> I. M. Johnston (岛生烟草)	24
	<i>N. nudicaulis</i> S. Watson (裸茎烟草)	24
	<i>N. repanda</i> Willd. (残波烟草)	24
	<i>N. stocktonii</i> Brandegee. (斯托克通氏烟草)	24
<i>N.</i> sect. <i>Rusticae</i> (黄花烟草组)	<i>N. rustica</i> L. (黄花烟草)	24
<i>N.</i> sect. <i>Suaveolentes</i> (香甜烟草组)	<i>N. africana</i> Merxm. (非洲烟草)	23
	<i>N. amplexicaulis</i> N. T. Burb. (抱茎烟草)	18
	<i>N. benthamiana</i> Domin (本塞姆氏烟草)	19
	<i>N. burbridgeae</i> Symon (巴比德烟草) ●	21
	<i>N. cavicola</i> N. T. Burb. (洞生烟草)	20, 23
	<i>N. debneyi</i> Domin (迪勃纳氏烟草)	24
	<i>N. excelsior</i> J. M. Black (高烟草)	19
	<i>N. exigua</i> H. -M. Wheeler (稀少烟草)	16
	<i>N. fragrans</i> Hooker (香烟草)	24
	<i>N. goodspeedii</i> H. -M. Wheeler (古特斯比氏烟草)	20
	<i>N. gossei</i> Domin (哥西氏烟草)	18
	<i>N. hesperis</i> N. T. Burb. (西烟草)	21 ?
	<i>N. heterantha</i> Kenneally & Symon (赫特阮斯烟草) ●	24
	<i>N. ingulba</i> J. M. Black (因古儿巴烟草)	20
	<i>N. maritima</i> H. -M. Wheeler (海滨烟草)	16
	<i>N. megalosiphon</i> Van Huerck & Miill. Arg. (特大管烟草)	20
	<i>N. occidentalis</i> H. -M. Wheeler (西方烟草)	21
	<i>N. rosulata</i> (S. Moore) Domin (莲座叶烟草 I)	20
	<i>N. rotundifolia</i> Lindl. (圆叶烟草)	22
	<i>N. simulans</i> N. T. Burb. (拟似烟草)	20
	<i>N. stenocarpa</i> H. -M. Wheeler (莲座叶烟草 II)	20
	<i>N. suaveolens</i> Lehm. (香甜烟草)	16
	<i>N. truncata</i> D. E. Symon (楚喀特烟草) ●	18
	<i>N. umbratica</i> N. T. Burb. (荫生烟草)	23
	<i>N. velutina</i> H. -M. Wheeler (颤毛烟草)	16
	<i>N. wuttkei</i> Clarkson & Symon. (伍开烟草) ●	14
<i>N.</i> sect. <i>Sylvestres</i> (林烟草组)	<i>N. sylvestris</i> Speg. & Comes (林烟草)	12
<i>N.</i> sect. <i>Tomentosae</i> (绒毛烟草组)	<i>N. kawakamii</i> Y. Ohashi (卡瓦卡米氏烟草)	12
	<i>N. otophora</i> Griseb. (耳状烟草)	12
	<i>N. setchellii</i> Goodsp. (赛特氏烟草)	12
	<i>N. tomentosa</i> Ruiz & Pay. (绒毛烟草)	12
	<i>N. tomentosiformis</i> Goodsp. (绒毛状烟草)	12
<i>N.</i> sect. <i>Trigonophyllae</i> (三角叶烟草组)	<i>N. obtusifolia</i> M. Martens & Galeotti (欧布特斯烟草)	12
	<i>N. palmeri</i> A. Gray (帕欧姆烟草)	12
<i>N.</i> sect. <i>Undulatae</i> (波叶烟草组)	<i>N. arentsii</i> Goodsp. (阿伦特氏烟草)	24
	<i>N. glutinosa</i> L. (粘烟草)	12
	<i>N. thrysiflora</i> Bitter ex Goodsp. (拟穗状烟草)	12
	<i>N. undulata</i> Ruiz & Pav. (波叶烟草)	12
	<i>N. wigandioides</i> Koch & Fintelm (芹叶烟草)	12

注：●表示新增加的种。

5 讨论

随着现代技术,特别是分子生物技术的广泛运用,人们对烟草的遗传性状和形态特征研究的不断深入,关于烟草起源与烟属分类的研究诸多学说活跃起来。在烟草起源方面,利用烟草核糖体 DNA (nrDNA) 的内含子(internal transcribed spacer, ITS)序列构建的系统发生树显示,烟属的起源与夜香树和碧冬茄相去甚远,而与澳大利亚的 1 种土著植物(粘性雷花, *Anthocercideae*)亲缘关系更为接近^[1]。烟属植物学分类研究上,以遗传研究为基础的众多不同意见,使得 Goodspeed 烟属的经典分类标准受到了更多的考验,烟属植物学分类研究又成为一个热点,很多意见在短时间或或许还难以统一。Sandra Knapp 提出对烟属分组的修改^[3],更为合理地解释了烟草属中种的来源和进化关系,但还需经过大量的研究与验证才能得到更为合理的命名与分类法则,特别是其对香甜烟草组中莲座叶烟草种的划分与 2004 年 Clarkson 报道的另一文献相左^[1],似乎烟草属分 13 个组含 75 个种的分类方法更为合理。

参考文献

- [1] Clarkson J J, Knapp S, Garcia V F, et al. Phylogenetic relationships in *Nicotiana* (Solanaceae) inferred from multiple plastid DNA regions [J]. *Molecular Phylogenetics and Evolution*, 2004, 33 :75-90.
- [2] Goodspeed T H. The genus *Nicotiana* [J]. *Chron Bot*, 1954, 16 :1-536.
- [3] Knapp S, Chase M W, Clarkson J J. Nomenclatural changes and a new sectional classification in *Nicotiana* (Solanaceae) [J]. *Taxon*, 2004, 53(1) :73-82.
- [4] Marks C. Evolution of *Nicotiana* L. (Solanaceae) in Australia [J]. *Australian Systematic Botany Society Newsletter*, 2007, 130(3) :4-6.
- [5] 任学良, 李继新, 李明海. 美国烟草育种进展简况 [J]. *中国烟草学报*, 2007, 6(13) :57-64.
- [6] Setchell W A. Studies in *Nicotiana* I [J]. *Univ Calif Publ Bot*, 1912, 5 :1-86.
- [7] 佟道儒. 烟草育种学 [M]. 北京:中国农业出版社, 1997 :12-24.
- [8] 苏德成, 王元英, 王树声, 等. 中国烟草栽培学 [M]. 上海:上海科学技术出版社, 2005 :1-2.
- [9] Symon D E. A new species of *Nicotiana* (Solanaceae) from Dalhousie Springs, South Australia [J]. *Adelaide Bot Gard*, 1984, 7(1) :117-121.
- [10] Clarkson J R, Symon D E. *Nicotiana wuttkei* (Solanaceae), a new species from north-eastern Queensland with an unusual chromosome number [J]. *Austrobaileya*, 1991, 3 :389-392.
- [11] Laskowska D, Berbec A. Preliminary study of the newly discovered tobacco species *Nicotiana wuttkei* Clarkson et symon [J]. *Genetic Resources and Crop Evolution*, 2003, 50 :835-839.
- [12] Symon D E, Kenneally K F. A new species of *Nicotiana* (Solanaceae) form near Broome, Western Australia [J]. *Nuytsia*, 1994, 9(3) :421-425.
- [13] Symon D E. A new *nicotiana* (Solanaceae) from near coober pedy, South Australia [J]. *J Adelaide Bot Gard*, 1998, 18 (1) :1-4.
- [14] Horton P. A taxonomic revision of *Nicotiana* (Solanaceae) in Australia [J]. *Adelaide Bot Gard*, 1981, 3 :1-56.
- [15] Stehmann J R, Semir J, Ippolito A. *Nicotiana mutabilis* (Solanaceae), a new species from southern Brazil [J]. *Kew Bulletin*, 2002, 57 :33, 639-646.
- [16] Tropicos. Missouri Botanical Garden. [2009-02-05]. <http://www.tropicos.org/name/29606668>.
- [17] Tropicos. Missouri Botanical Garden. [2009-02-05]. <http://www.tropicos.org/Name/29607441>.
- [18] Tropicos. Missouri Botanical Garden. [2009-02-05]. <http://www.tropicos.org/Name/29607441>.
- [19] Chase M W, Knapp S, Cox A V, et al. Molecular systematics, GISH and the origin of Hybrid Taxa in *Nicotiana* (Solanaceae) [J]. *Annals of Botany*, 2003, 92 :107-127.