

不同栽培条件下辣椒果实辣椒素含量的分析与 QTL 定位

王宁 张正海 王立浩 张宝玺*

(中国农业科学院蔬菜花卉研究所, 北京 100081)

摘要: 利用辣味辣椒 Perennial (*Capsicum annuum*) 和无辣味辣椒 83–58 种内重组自交系群体构建的辣椒种内遗传图谱, 以温室和露地栽培条件下无辣味辣椒 77013A 与重组自交系群体各株系杂交 F₁ 果实的辣椒素和二氢辣椒素含量作为表型性状进行分析。结果表明, 温室和露地栽培条件下辣椒素和二氢辣椒素的含量和比值差异明显。对露地和温室栽培条件下辣椒果实辣椒素和二氢辣椒素含量、总和及其比值进行了 QTL 定位, 共获得 16 个关于辣椒素和二氢辣椒素含量的 QTL 位点, 分布在辣椒第 2、4、12 号染色体上, 2 号染色体上同时控制辣椒素、二氢辣椒素、二者比值和辣椒素总量的主效 QTL 位点 *cap2.1*、*dhp2.1*、*C/D2.1* 和 (C+D) 2.1, 均在露地和温室被检测到, 其 LOD 值大于 5.0, 贡献率为 20.2%~76.6%, 侧翼标记均为 BD76366 和 Pun1, 12 号染色体上调控辣椒素总量的微效 QTL 也在温室和露地同时被检测到, 其他 QTL 位点未在两种环境下同时定位到。

关键词: 辣味; 辣椒素类物质; 环境; QTL

辣椒 (*Capsicum annuum*) 是茄科辣椒属的一种重要蔬菜作物, 在世界范围内广泛种植。辣椒因其独特的辛辣刺激性而广为人们喜爱 (Govindarajan, 1985; Perkins et al., 2002)。人们感觉到“辣味”, 是辣椒中的辣椒素与人体神经系统中的辣椒素受体 (Transient receptor potential vanilloid 1, TRPV1) 结合, 而使人产生的一种轻微痛觉刺激 (Caterina et al., 1997)。辣椒中辣椒素类物质主要存在于辣椒的胎座组织和隔膜中, 其中以辣椒素 (capsaicin, CAP) 和二氢辣椒素 (dihydrocapsaicin, DHP) 为主, 两者含量达到了辣椒素总量的 80% 以上 (Kozukue et al., 2005)。研究表明, 控制辣椒辣味的单显性基因 *Pun1* 位于 2 号染色体上, 编码酰基转移酶 (acyltransferase) (Lee et al., 2005; Lang et al.,

2006), Kim 等 (2001) 找到了一个 *Pun1* 的候选基因 *SB2-66*, 在胎座中特异表达, 编码 AT3。目前也发现了 *Pun1* 基因的 3 个无辣味突变位点 *pun11*、*pun12* 和 *pun13* (Stewart et al., 2007; Stellari et al., 2010), 并以此开发了特异的分子标记 (Wyatt et al., 2012)。

辣椒素的含量决定了辣味的强弱, 表现为数量遗传 (Zewdie & Bosland, 2000a, 2000b; Ben-Chaim et al., 2006), 辣椒素类物质受环境条件的影响 (Harvell & Bosland, 1997; Gurung et al., 2011), Phimchan 等 (2012) 的研究表明, 干旱胁迫会影响不同辣度材料的辣椒素积累水平, 彭琼等 (2015) 认为轻度干旱能显著提高辣椒果实中辣椒素类物质含量。对于辣椒素类物质的 QTL 定位研究, 在 7 号染色体上找到两个 QTL 位点 *cap7.1* 和 *cap7.2* (Blum et al., 2003; Paran et al., 2010), 而后又在 3、4、5、6、10 和 11 号染色体上发现了辣椒素类物质含量的 QTL 位点 (Ben-Chaim et al., 2006; Yarnes et al., 2013), 目前 1、2、9、12 号染色体还未定位到和辣椒素类物质含量相关的位点, 而且关于不同环境下辣椒素和二氢辣椒素含量变化及相应的 QTL 定位比较分析的研究还较少。

王宁, 女, 硕士研究生, 专业方向: 蔬菜遗传育种, E-mail: andy2012win@163.com

* 通讯作者 (Corresponding author): 张宝玺, 研究员, 硕士生导师, 专业方向: 蔬菜遗传育种, E-mail: zhangbx@caas.cn

收稿日期: 2015-04-16; 接受日期: 2015-06-02

基金项目: 公益研究所基金项目 (1610032011011), 国家“863”计划项目 (2012AA100103002), 中国农业科学院科技创新工程项目 (CAAS-ASTIP-IVFCAAS), 国家科技支撑项目 (2011BAZ01732), 创新工程农业部大宗蔬菜技术产业体系项目 (CARS-25)

本试验利用以 SNP 标记 (KASPar 分型技术) 为主构建的一年生辣椒种内遗传图谱, 以无辣味辣椒 77013A 与此种内图谱群体各株系杂交 F_1 果实的辣椒素含量为表型性状, 对露地和温室栽培环境下的辣椒素、二氢辣椒素含量、辣椒素总量和辣椒素/二氢辣椒素比值进行了 QTL 定位, 为辣椒辣味即辣椒素含量高低的遗传控制研究提供参考。

1 材料与方法

1.1 试材及取样

有辣味辣椒 Perennial 和无辣味辣椒 83-58 杂交种内重组自交系 F_7 群体 (RILs), 以及无辣味辣椒 77013A 均由中国农业科学院蔬菜花卉研究所辣椒课题组提供。作图群体是 Perennial \times 83-58 以单粒传的方式构建的 F_7 RILs 群体, 共 113 个株系 (52 个有辣味、61 个无辣味); 性状调查的群体以 77013A 为母本, 分别以 Perennial、83-58 和 RILs 群体 113 个株系为父本, 进行人工杂交获得 115 个杂交 F_1 。

于 2013 年 9 月将 RILs 群体 113 个株系、83-58、Perennial 和 77013A 各 4 株定植于本所廊坊基地日光温室, 苗期提取基因组 DNA; 2014 年 3 月和 4 月分别将 77013A、83-58、Perennial 和 115 个杂交 F_1 定植于中国农业科学院南口基地的露地和温室, 3 次重复, 每个重复 8 株。定植后用温湿度记录仪实时记录环境温湿度变化, 每隔 2 h 记录一次。

1.2 辣椒素和二氢辣椒素的测定

果实青熟时 (约授粉后 60 d), 采集 77013A、83-58、Perennial 和 115 个杂交 F_1 正常青熟果实, 摘除果柄、基部胎座和种子, 65 $^{\circ}\text{C}$ 干燥 24 h, 用磨样机打成粉末, 取 0.500 g 粉末利用超高效液相色谱 (UPLC) 技术测定辣椒素和二氢辣椒素含量。每个样本 3 个生物学重复, 每个重复 6 个果实。UPLC 由中国农业科学院农业部蔬菜品质监督检验

测试中心完成, 采用优化的提取方法, 将称好的 0.500 g 辣椒粉末加入甲醇 + 四氢呋喃 (1 V: 1 V) 混合溶液 25 mL, 封口后摇床振荡 30 min, 然后置于 37 $^{\circ}\text{C}$ 水浴条件使用超声波提取 10 min, 静置 30 min 后吸取上清液加入到上样瓶中, 进行色谱分析。

1.3 遗传连锁图谱构建

辣椒种内遗传图谱中以 ES 命名的 400 个 SSR 标记由本所辣椒课题组开发, 其余 521 个 SSR、228 个 CAPS 和 2 个 SCAR 标记来自已报道的辣椒遗传图谱 (Wu et al., 2009; Wyatt et al., 2012)。4 个 InDel 标记和 27 个 CAPS 标记是本所辣椒课题组通过对试验双亲 SIEF 重测序对差异序列设计所得。SNP (KASPar) 标记的序列由法国农业科学院提供, 试验方法参照 LGC 公司的方法进行 (<http://www.kbioscience.co.uk>)。将亲本和 RILs 群体中筛选到的多态性标记数据导入 Joinmap 4.0 软件 (van Ooijen, 2006) 进行分析并构建遗传连锁图。图谱构建的 LOD \geq 3.0, 步长为 0.5, 算法为 regression mapping, 去除无效标记的阈值设为 5.0, 采用 Kosambi 函数 (Kosambi, 1943) 计算遗传距离。然后结合露地和温室测定的辣椒素和二氢辣椒素含量数据, 利用 MapQTL 3.0 软件区间作图法 (Interval Mapping) 进行 QTL 定位, 将 LOD 阈值定为 Permutation Test 检验结果 $>$ 95% 时的值来确定 QTL 存在。

2 结果与分析

2.1 温室与露地的栽培环境差异

通过温湿度记录仪每 2 h 记录一次温室和露地的温湿度数据 (表 1)。5~7 月, 露地的月平均温度比温室高 1.01 $^{\circ}\text{C}$, 月平均最低温度比温室低 1.04 $^{\circ}\text{C}$, 月平均最高温度比温室高 3.52 $^{\circ}\text{C}$, 从而使露地温差比温室大 4.56 $^{\circ}\text{C}$ 。在环境湿度上, 露地平均湿度为 55.14%, 温室平均湿度为 71.80%, 温室

表 1 温室与露地温度和湿度比较

月份	露地					温室				
	月均湿度/%	月均温度/ $^{\circ}\text{C}$	月均最低温度/ $^{\circ}\text{C}$	月均最高温度/ $^{\circ}\text{C}$	温差/ $^{\circ}\text{C}$	月均湿度/%	月均温度/ $^{\circ}\text{C}$	月均最低温度/ $^{\circ}\text{C}$	月均最高温度/ $^{\circ}\text{C}$	温差/ $^{\circ}\text{C}$
5	43.00	23.09	14.61	31.53	16.92	62.45	21.85	15.92	27.66	11.74
6	60.98	26.10	17.79	34.09	16.30	74.80	24.45	18.97	30.06	11.09
7	61.45	27.63	21.66	35.40	13.74	78.16	27.51	22.29	32.73	10.45
平均	55.14	25.61	18.02	33.67	15.65	71.80	24.60	19.06	30.15	11.09

湿度比露地高 16.66 个百分点。

2.2 不同栽培条件下辣椒素含量变化

77013A 与 Perennial、83-58、RILs 群体的 115 个杂交 F₁ 中, 露地 77013A × Perennial 辣椒素总量为 3 490.50 mg · kg⁻¹, 温室为 4 419.72 mg · kg⁻¹, 温室比露地高 26.6%; 而 77013A × RILs 的辣椒素

总量在露地平均为 272.42 mg · kg⁻¹, 温室中平均为 195.61 mg · kg⁻¹, 温室比露地低 28.2% (表 2)。

77013A 与 RILs 群体各株系 113 个 F₁ 中, 有 52 个单株同时合成辣椒素和二氢辣椒素 (图 1, 辣椒素和二氢辣椒素都为 0 的单株未列出), 其中 39 个单株的辣椒素总量露地高于温室, 剩余 13 个单株则

表 2 亲本和 RILs 群体中辣椒素类物质含量

栽培模式	辣椒素类物质	77013A × Perennial	77013A × 83-58	77013A × RILs	
				平均	变化范围
露地	辣椒素/mg · kg ⁻¹	2 513.61	0	196.34 ± 17.36	0 ~ 1 149.00
	二氢辣椒素/mg · kg ⁻¹	976.89	0	76.08 ± 6.52	0 ~ 419.64
	辣椒素/二氢辣椒素	2.60	—	2.60	
温室	辣椒素/mg · kg ⁻¹	3 766.94	0	158.04 ± 17.13	0 ~ 1 346.64
	二氢辣椒素/mg · kg ⁻¹	652.78	0	37.57 ± 4.34	0 ~ 357.40
	辣椒素/二氢辣椒素	5.80	—	4.20	

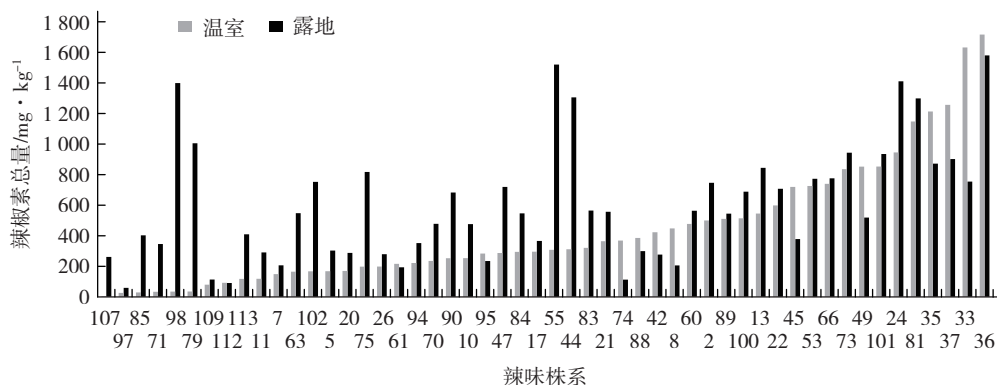


图 1 有辣味的 77013A × RILs F₁ 群体在温室和露地条件下辣椒素类物质含量变化

是温室高于露地, 露地整体的辣椒素总量高于温室。

除 77013A × Perennial 的 F₁ 辣椒素含量温室比露地高 33.3% 外; 其余不论是辣椒素还是二氢辣椒素含量, 露地条件下的测定值均高于温室的测定值 (表 2)。而温室中辣椒素与二氢辣椒素的比值则大于露地。综上所述可以看出: 露地在高温且温差较大、湿度较低的环境下, 辣椒素和二氢辣椒素的积累量大多高于温室。

2.3 辣椒素含量的 QTL 定位

Perennial 含辣椒素 6 091.62 mg · kg⁻¹, 二氢辣椒素 2 184.42 mg · kg⁻¹, 77013A 两物质含量均为 0。Perennial × 77013A (辣味辣椒 × 无辣味辣椒) 的 F₁ 辣椒素含量为 2 513.61 mg · kg⁻¹, 二氢辣椒素为 976.89 mg · kg⁻¹, 介于双亲 Perennial 与 77013A 之间, 而 83-58 × 77013 (无辣味辣椒 × 无辣味辣椒) F₁ 的辣椒素、二氢辣椒素含量均为 0 (表 2)。可见辣椒素和二氢辣椒素含量的遗传表现为数量性状遗传

的特点。且 77013A 与 RILs 群体测交一代中, 辣椒素和二氢辣椒素的含量呈连续分布, 可以利用构建的遗传图谱进行 QTL 定位。

在 RILs 群体中共检测到温室和露地环境下有关辣椒素、二氢辣椒素、辣椒素总量及辣椒素 / 二氢辣椒素的 16 个 QTL 位点, 位于第 2、4、12 号染色体上 (图 2)。在温室和露地共同检测到的辣椒素 QTL 位点 1 个、二氢辣椒素 QTL 位点 1 个, 辣椒素总量 QTL 位点 2 个, 辣椒素 / 二氢辣椒素 QTL 位点 1 个 (表 3)。其中, 除了辣椒素总量在 12 号染色体上露地和温室定位到了一个共同微效位点外, 其他各项的共同位点均为位于 P2b 连锁群上的主效 QTL, 而其他微效 QTL 位点未在两种环境下同时检测到。温室中, 辣椒素、二氢辣椒素和辣椒素总量均在 P2c 连锁群同一位置检测到微效位点; 在露地环境下, 辣椒素和二氢辣椒素均在 12 号染色体上定位到同一减效微效位点, 二氢辣椒素

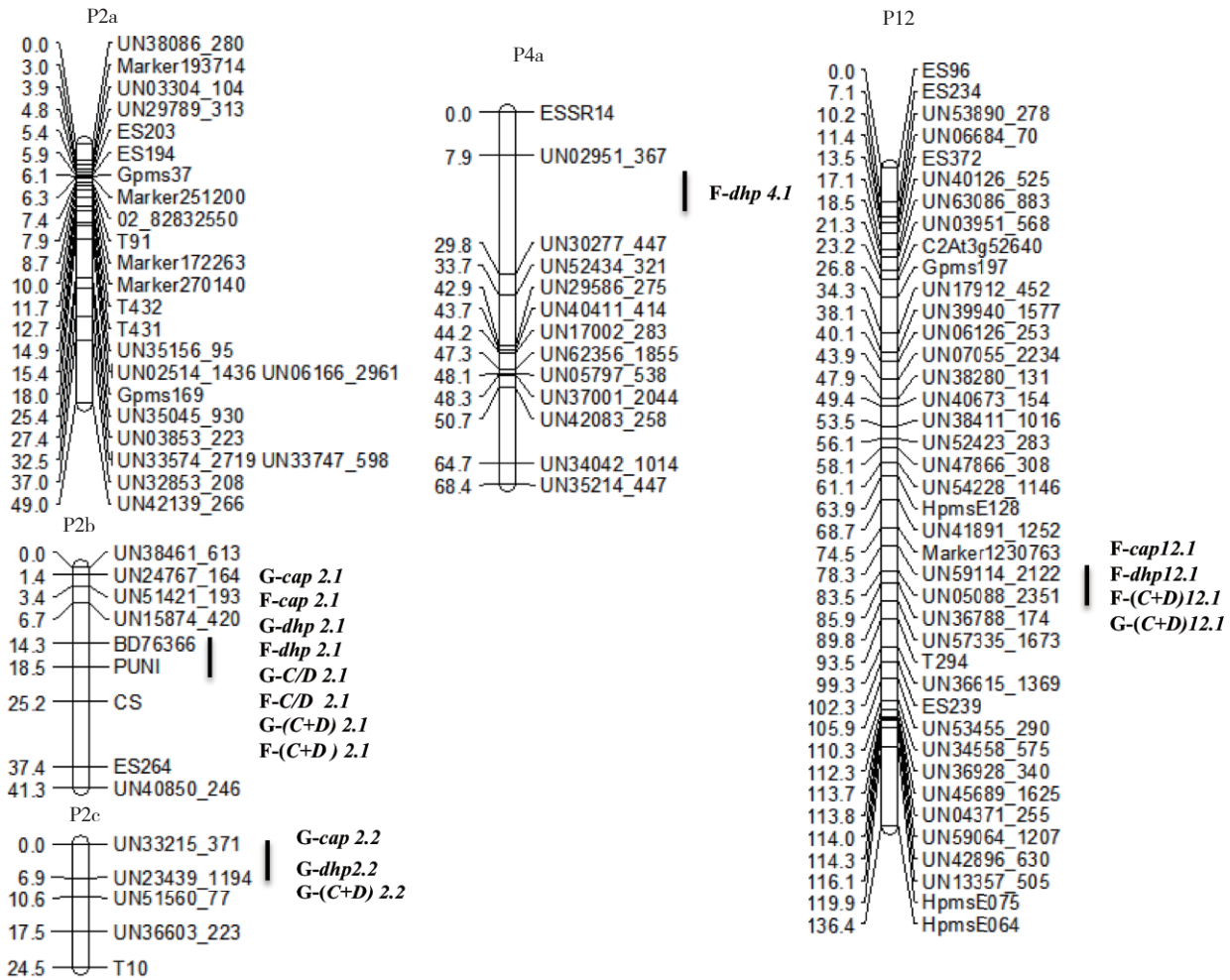


图2 辣椒素、二氢辣椒素、辣椒素总量及辣椒素/二氢辣椒素在 RILs (83-58 × Perennial) 群体中的 QTL 定位
G 指温室 QTL 位点; F 指露地 QTL 位点。

表3 辣椒素和二氢辣椒素在 RILs 群体的 QTL 定位

性状	栽培模式	QTL	染色体	位置/cM	侧翼标记	LOD 值	贡献率/%	加性效应
CAP	温室	<i>cap2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	8.37	29.0	151.87
		<i>cap2.2</i>	P2c	6.9	UN33215_371 UN23439_1194	2.87	8.0	83.05
	露地	<i>cap2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	13.14	41.5	190.74
		<i>cap12.1</i>	P12	83.3	UN59114_2122 UN05088_2351	2.84	11.0	-93.40
DHP	温室	<i>dhp2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	13.14	20.2	31.24
		<i>dhp2.2</i>	P2c	6.9	UN33215_371 UN23439_1194	2.84	9.7	22.62
	露地	<i>dhp2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	5.54	44.1	72.53
		<i>dhp 4.1</i>	P4a	17.9	UN02951_367 UN30277_447	3.14	9.9	37.31
CAP+DHP	温室	<i>(C+D) 2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	7.85	27.5	183.48
		<i>(C+D) 2.2</i>	P2c	6.9	UN33215_371 UN23439_1194	2.45	9.7	113.65
	露地	<i>(C+D) 12.1</i>	P12	83.3	UN59114_2122 UN05088_2351	2.69	10.4	-113.09
		<i>(C+D) 2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	13.63	42.7	263.26
CAP/DHP	温室	<i>C/D 2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	8.88	30.4	3.14
	露地	<i>C/D 2.1</i>	P2b	18.5	BD76366 Pun1	35.64	76.6	1.18

注: CAP 指辣椒素, DHP 指二氢辣椒素, CAP+DHP (C+D) 指辣椒素总量, CAP/DHP (C/D) 指辣椒素/二氢辣椒素。

在 P4a 连锁群上也检测到微效位点 (表 3)。

辣椒素 (CAP): 共检测到 4 个 QTL 位点, 其中 2 个为温室和露地共同主效 QTL 位点, 侧翼标记均为 BD76366 和 Pun1, 位于 2 号染色体上, 均为加性效应。同时在 2 号染色体另一区域, 温室检测到一微效 QTL 位点, 而露地未检测到, 侧翼标记为 UN33215_371 和 UN23439_1194, 贡献率为 8.0%, 表现为增效位点。而在 12 号染色体上仅在露地条件下检测到一微效 QTL 位点, 贡献率 11.0%, 为减效位点, 说明控制辣椒素含量的位点受环境调控。

二氢辣椒素 (DHP): 共检测到 5 个 QTL 位点, 除了仅在露地条件下检测到位于 P4a 连锁群一微效 QTL 位点, 其他位点位置均与辣椒素的 QTL 位点一致, 只是贡献率有所差异。该微效 QTL 位点侧翼标记为 UN02951_367 和 UN30277_447, 贡献率为 9.9%, 表现为增效位点。

辣椒素总量 (CAP+DHP): 露地和温室分别在 P2b 和 P12 的相同位置检测到主效和微效 QTL 位点, 温室还在 P2c 连锁群检测到微效 QTL。

辣椒素 / 二氢辣椒素 (CAP/ DHP): 温室和露地均在 2 号染色体的 BD76366 和 Pun1 之间检测到控制辣椒素 / 二氢辣椒素的主效 QTL 位点, 贡献率分别为 30.4% 和 76.6%, 加性效应, 未在其他染色体上检测到其他 QTL 位点。

3 结论与讨论

分子遗传图谱的构建和 QTL 定位有助于辣椒的分子标记辅助育种选择, 在以往的研究中, 依靠 RAPD、RFLP、SSR 等标记构建的辣椒图谱取得了很大进展, 但也存在图谱密度不够高、连锁群较多的问题 (刘峰等, 2012; 段蒙蒙, 2014)。本试验利用种内 F_7 重组自交系为作图群体, 以 KASPar 技术分型 SNP 标记为主, 结合 SSR 和 CAPs 标记构建的较高密度的遗传图谱, 有利于进行农艺性状的定位和辅助育种。

对于辣味有无的遗传, 通过辣味辣椒 \times 无辣味辣椒 (F_1) 辣椒素类物质的含量测定, 可以看出辣味遗传为非质量性状, 辣味强弱在分离群体中差异明显, 辣椒素类物质含量受环境影响。Otha (1962) 认为高温可以增加辣椒素类物质积累。本试验结果显示: 和温室相比, 露地表现为高温低湿、温差

大, 露地 RILs 测交群体的辣椒素类物质的含量大多高于温室, 表明高温且温差较大、低湿环境更有利于辣椒素类物质的积累; 辣椒素 / 二氢辣椒素则为温室高于露地, 呈现相反的结果, 说明环境条件对辣椒素和二氢辣椒素的影响是不同的。从露地和温室二氢辣椒素的含量看, 露地二氢辣椒素含量升高得快, 使得辣椒素与二氢辣椒素比值降低, 环境因素对二氢辣椒素的影响较大。本试验测交一代群体中, 大部分单株辣椒素总量露地高于温室, 而少数则是露地低于温室, 是试验误差还是环境敏感的遗传位点调控使然, 还有待进一步探究。

本试验利用测交群体对辣椒素和二氢辣椒素含量进行 QTL 定位, 得到的 16 个 QTL 位点, 分别位于第 2、4、12 号染色体上, 其中 *G-cap2.1*、*F-cap2.1*、*G-dhp2.1*、*F-dhp2.1*、*G-(C+D)2.1*、*F-(C+D)2.1*、*G-C/D2.1* 和 *F-C/D2.1* 同时被定位在了 2 号染色体上相同区域, 且均为主效 QTL 位点, 侧翼标记为 Pun1 与 BD76366, 不同环境下的贡献率有差别, 且露地环境的贡献率均超过了 40%, 高于温室。QTL 位点的重叠表明该位点同时调控辣椒素与二氢辣椒素的合成, 也调控辣椒素与二氢辣椒素的比值及总量的大小。其他微效 QTL 位点中, *G-cap2.2*、*G-dhp2.2* 和 *G-(C+D)2.2* 同时被定位在 P2c 连锁群的 UN33215_371 和 UN23439_1194 之间, 而露地环境下未被检测到, 表明该位点为温室所特有的; 而在 12 号染色体上同时获得了露地调控辣椒素、二氢辣椒素和辣椒素总量的 *F-cap12.1*、*F-dhp12.1* 和 *F-(C+D)12.1*, 温室仅在辣椒素总量上定位到 *G-(C+D)12.1* 位点, P2c 和 P12 两处的微效位点可能为环境敏感的微效 QTL。露地环境下还检测到位于 4 号染色体 UN02951_367 和 UN30277_447 之间的 *F-dhp4.1* 位点, 本试验没有定位到关于辣椒素与二氢辣椒素比值的微效 QTL 位点。上述微效 QTL 位点调控了辣椒素和二氢辣椒素含量及辣椒素总量的变化, 且在不同栽培环境下进行调控的 QTL 位点有所差异, 说明环境因子 (温度或湿度) 通过影响某些 QTL 位点来调控两物质含量的变化, 导致温室与露地辣椒素类物质含量及比值的差异。本试验利用种内 RILs 群体作图并进行 QTL 定位, RILs 群体遗传背景较为相近, 相比前人利用种间群体获得的位点相对要少一些 (Ben-Chaim et al., 2006;

Yarnes et al., 2013)。本试验发现了两种环境条件下存在差异的 QTL 位点, 为以后系统研究环境对辣椒素类物质的影响提供了参考。而对于找到环境调控辣椒素类物质含量变化的微效 QTL 位点以及某一环境因子对辣椒素类物质含量的影响还需进一步深入研究。

参考文献

- 段蒙蒙. 2014. 辣椒种内遗传图谱的构建及植物学性状和抗疫病的 QTL 定位 [硕士学位论文]. 北京: 中国农业科学院.
- 刘峰, 王运生, 田雪亮, 茆振川, 邹学校, 谢丙炎. 2012. 辣椒转录组 SSR 挖掘及其多态性分析. 园艺学报, 39 (1): 168-174.
- 彭琼, 童建华, 柏连阳, 萧浪涛. 2015. 干旱胁迫对辣椒果实中辣椒素、二氢辣椒素及 VC 含量的影响. 中国蔬菜, (12): 44-47.
- Ben-Chaim A, Borovsky Y, Falise M, Mazourek M, Kang B C, Paran I, Jahn M. 2006. QTL analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theor Appl Genet, 113: 1481-1490.
- Blum E, Mazourek M, O'Connell M A, Curry J, Thorup T, Liu K, Jahn M M, Paran I. 2003. Molecular mapping of capsaicinoid biosynthesis genes and quantitative trait loci analysis for capsaicinoid content in *Capsicum*. Theor Appl Genet, 108: 79-86.
- Caterina M J, Schumacher M A, Tominaga M, Rosen T A, Levine J D, Julius D. 1997. The capsaicin receptor: a heat-activated ion channel in the pain pathway. Nature, 389: 816-824.
- Govindarajan V S. 1985. *Capsicum* production, technology, chemistry and quality, history, botany, cultivation and primary processing. CRC Crit Rev Food Sci Nutr, 22: 109-176.
- Gurung T, Techawongstien S, Suriham B, Techawongstien S. 2011. Impact of environments on the accumulation of capsaicinoids in *Capsicum* spp. HortScience, 46: 1-6.
- Harvell K, Bosland P W. 1997. The environment produces a significant effect on pungency of chiles. HortScience, 32: 1292.
- Kim M, Kim S, Kim S, Kim B D. 2001. Isolation of cDNA clones differentially accumulated in the placenta of pungent pepper by suppression subtractive hybridization. Mol Cells, 11: 213-219.
- Kosambi D. 1943. The estimation of map distances from recombination values. Annals of Eugenics, 12 (1): 172-175.
- Kozukue N, Han J S, Kozukue E, Lee S J, Kim J A, Lee K R, Levin C E, Friedman M. 2005. Analysis of eight capsaicinoids in peppers and pepper-containing foods by high-performance liquid chromatography and liquid chromatography-mass spectrometry. J Agric Food Chem, 53: 9172-9181.
- Lang Y, Yanagawa S, Sasanuma T, Sasakuma T. 2006. A gene encoding a putative acyl-transferase involved in pungency of *Capsicum*. Breeding Sci, 56: 55-62.
- Lee C J, Yoo E Y, Shin J H, Lee J, Hwang H S, Kim B D. 2005. Nonpungent *Capsicum* contains a deletion in the capsaicinoid synthetase gene, which allows early detection of pungency with SCAR markers. Mol Cells, 19: 262-267.
- Otha Y. 1962. Physiological and genetical studies on the pungency of *Capsicum*. IV. Secretory organs, receptacles and distribution of capsaicin in the *Capsicum* fruit. Japanese Journal of Breeding, 12: 179-183.
- Paran I, Akler T, Jones G. 2010. QTLs for capsaicinoids content in *Capsicum* // Prohens J, Rodriguez-Burruezo A. Advances in Genetics and Breeding of *Capsicum* and Eggplant. Valencia: Universidad Politécnica de Valencia: 273-278.
- Perkins B, Bushway R, Guthire K, Fan T, Stewart B, Prince A, Williams M. 2002. Determination of capsaicinoids in salsa by liquid chromatography and enzyme immunoassay. JAOAC Int, 85: 82-85.
- Phimchan P, Techawongstien S, Chanthai S, Bosland P W. 2012. Impact of drought stress on the accumulation of capsaicinoids in *Capsicum* cultivars with different initial capsaicinoid levels. HortScience, 47 (9): 1204-1209.
- Stellari G M, Mazourek M, Jahn M M. 2010. Contrasting modes for loss of pungency between cultivated and wild species of *Capsicum*. Heredity, 104: 460-471.
- Stewart C J, Mazourek M, Stellari G M, O'Connell M, Jahn M. 2007. Genetic control of pungency in *C. chinense* via the Pun1 locus. J Exp Bot, 58: 979-991.
- van Ooijen J W. 2006. JoinMap 4: software for the calculation of genetic linkage maps in experimental populations. Wageningen, Netherlands: Kyazma BV.
- Wu F, Eannetta N T, Xu Y, Durrett R, Mazourek M, Jahn M M, Tanksley S D. 2009. A COSII genetic map of the pepper genome provides a detailed picture of synteny with tomato and new insights into recent chromosome evolution in the genus *Capsicum*. Theor Appl Genet, 118 (7): 1279-1293.
- Wyatt L E, Eannetta N T, Stellari G M, Mazourek M. 2012. Development and application of a suite of non-pungency markers for the *Pun1* gene in pepper (*Capsicum* spp.). Mol Breeding, 30: 1525-1529.
- Yarnes S C, Ashrafi H, Reyes-Chin-Wo S, Hill T A, Stoffel K M, van Deynze A, Gulick P. 2013. Identification of QTLs for capsaicinoids, fruit quality, and plant architecture-related traits in an interspecific *Capsicum* RIL population. Genome, 56 (1): 61-74.
- Zewdie Y, Bosland P W. 2000a. Evaluation of genotype, environment, and genotype-by-environment interaction for capsaicinoids in *Capsicum annum* L. Euphytica, 111: 185-190.
- Zewdie Y, Bosland P W. 2000b. Pungency of chile (*Capsicum annum* L.) is affected by node position. HortScience, 35: 1174.

Analysis and QTLs Identification of Pepper Fruit Capsaicin Content under Different Cultivation Conditions

WANG Ning, ZHANG Zheng-hai, WANG Li-hao, ZHANG Bao-xi*

(Institute of Vegetables and Flowers, Chinese Academy of Agricultural Sciences, Beijing 100081, China)

Abstract: In the present study, we constructed an intraspecific genetic map by using a recombinant inbred lines crossed by pungent pepper ‘Perennial’ (*Capsicum annuum*) and non-pungent pepper ‘83-58’, and analyzed capsaicin and dihydrocapsaicin contents investigated on a test cross progeny by non-pungent pepper ‘77013A’ and RILs (‘83-58’ × ‘Perennial’) both in greenhouse and open fields. And the differences in capsaicin content, dihydrocapsaicin content, total capsaicinoids and capsaicin/dihydrocapsaicin ratio between greenhouse and open fields were obvious. We did QTL mapping on them and found 16 QTLs located in chromosome 2, 4 and 12. The major QTL *cap2.1*, *dhp2.1*, *C/D2.1* and (*C+D*) *2.1* on chromosome 2 that controlling capsaicin content, dihydrocapsaicin content, total capsaicinoids content and capsaicin/dihydrocapsaicin ratio, was detected in both greenhouse and open fields. The LOD was above 5.0, accounting for 20.2%–76.6% of the phenotypic variation. The interval markers were BD76366 and Pun1. We also found minor QTLs in P12 that regulating total capsaicinoids content in 2 environments. Other minor QTLs were not detected at the same time in these 2 environments.

Key words: Pungency; Capsaicins; Environment; QTL

· 蔬菜史话 ·

球茎甘蓝

球茎甘蓝别名苳蓝、擘蓝等，十字花科芸薹属，二年生草本，甘蓝类蔬菜，以脆嫩的肉质球茎供食用。

球茎甘蓝是甘蓝的变种，原产于地中海沿岸地区，在德国栽培最为普遍。明清两代分别经由西北、西南、东北和东南等地区多次传入中国。由于球茎甘蓝的适应性较强，现在中国的北方及西南地区广泛栽培。

球茎甘蓝古称“擘蓝”，“擘”音“簸”，有把物品用手分开的意思。“擘蓝”称谓的著录初见于明朝末年王象晋（1561~1653年）编撰的《二如亭群芳谱》和徐光启（1562~1633年）编撰的《农政全书》。鉴于这两部古农书巨著分别完成于明天启元年（1621年）和清崇祯十二年（1639年），因此可以推断球茎甘蓝的引入时期不会迟于公元16世纪的明代晚期，这两部农书都较为详尽地记述了“擘蓝”的植物学特性。其中关于“叶色如蓝”，“魁在土上，……大略如蔓菁”，以及“擘食其叶，魁（膨）大”等记载，表明当时的“擘蓝”还是一种球茎与叶片兼用的蔬菜。

“苳蓝”的称谓在明代的《滇本草》中早已出现过。到了清代，无论是官方编纂的《大清会典》，内务府掌关防处登记的《菜蔬清册》，还是吴振棫撰写的《养吉斋丛录》，从这些相关的文献、档案和笔记及资料中都可以发现：球茎甘蓝是以“苳蓝”的称谓正式进入宫廷的，而且还有人在宫内种植“苳蓝”。

球茎甘蓝按球茎皮色分为绿、绿白、紫色3个类型，按生长期长短可分为早熟、中熟和晚熟3个类型。

张德纯（中国农业科学院蔬菜花卉研究所，北京100081）