

## 植物辣椒素(碱)的生物合成和代谢

陈俊琴, 何莉莉\*, 葛晓光, 赵瑞, 富宏丹

沈阳农业大学园艺学院辽宁省设施园艺重点实验室, 沈阳 110161

## Biosynthesis and Metabolism of Capsaicin in Plant

CHEN Jun-Qin, HE Li-Li\*, GE Xiao-Guang, ZHAO Rui, FU Hong-Dan

Liaoning Key Laboratory of Protected Cultivation, College of Horticulture, Shenyang Agricultural University, Shenyang 110161, China

摘要: 本文就辣椒素类物质的结构、性质、生物合成途径以及相关中间产物、竞争底物、关键酶和参与辣椒素降解代谢过程中的过氧化物酶研究进展作了介绍。

关键词: 辣椒素; 合成; 代谢

辣椒素(碱)(capsaicin)是辣椒的辣味成分, 最早由 Thresh 在 1876 年从辣椒果实中分离出来并命名(Iwai 等 1979b)。在食品工业中作为添加剂和医药工业中作为抗菌、抗肿瘤和镇痛药物而被广泛使用。同时它还可用作防污漆添加剂、生物农药以及制造催泪弹和警用防卫武器等(Palevitch 和 Craker 等 1995; 邹学校 2002)。其用途广泛, 备受重视。此外, 辣椒素含量也是评估辣椒一类果实品质的指标之一。

辣椒素用途广泛, 需求量大, 资源短缺。辣椒素的生产, 一方面是从天然辣椒中直接提取而得到, 但资源、栽培条件及环境等因素会直接影响辣椒素的生产; 另一方面, 通过化学方法合成辣椒素, 由于天然辣椒中辣椒素的类似物很多, 很难得到纯度较高辣椒素。另外, 采用植物细胞培养生产辣椒素也日益受到关注。尽管此方面已有较多的研究, 但由于细胞培养生产辣椒素的产量较低, 还没有形成规模化的工业生产辣椒素的技术(Yeoman 等 1989; 唐胜球等 2003)。而要做到这一点, 辣椒素生物合成途径的研究是值得重视的。为此, 本文就近年来辣椒素及其类似物的生理生化代谢的研究进展作简要介绍。

### 1 辣椒素的生物合成

**1.1 辣椒素类物质的结构和性质** 辣椒素是辣椒果实中的主要辣味成分, 属于香草基胺的酰胺衍生物, 其化学名称为 8-甲基-6-癸烯香草基胺, 化学结构分为两个部分: 香草基胺和 C<sub>9</sub>-C<sub>11</sub> 支链脂肪酸(图 1-a)。分子式为 C<sub>18</sub>H<sub>27</sub>NO<sub>3</sub>, 分子量为 319。辣椒素纯品呈单斜长方形片状无色结晶, 熔点 65 , 沸点

210~220 , 易溶于乙醇、乙醚、苯以及氯仿, 微溶于二硫化碳, 高温下产生刺激性蒸汽(Iwai 等 1979a)。

迄今为止, 除了辣椒素外, 已发现的辣椒素同系物在 19 种以上, 主要有二氢辣椒素(dihydrocapsaicin)(图 1-b), 其余为降二氢辣椒素、高辣椒素、高二氢辣椒素等少量的辣椒素同系物。其中辣椒素和二氢辣椒素的含量占总辣椒素含量的 90% 以上。其同系物结构与辣椒素类似(图 1-c), 相互之间只是 R 基团不同(Suzaki 等 1980, 1981)。

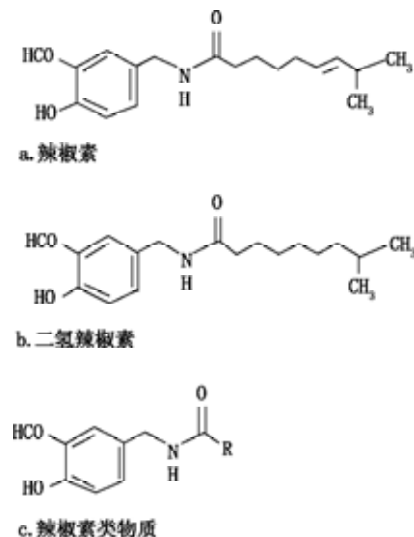


图 1 辣椒素类物质的结构

收稿 2008-09-05

\* 通讯作者(E-mail: hllsynd@yahoo.com; Tel: 024-88487166)。

**1.2 辣椒素的生物合成途径** 1968年, Bennett和Kirby指出, 辣椒素类物质是由香草基胺和C<sub>9</sub>-C<sub>11</sub>支链脂肪酸两部分组成。香草基胺部分是由芳香族氨基酸苯丙氨酸衍生而来, 支链脂肪酸部分则是由

缬氨酸衍生而来。根据文献资料(魏建华和宋艳茹2001; 高锦明2003; Diaz等2004)整理, 辣椒素的生物合成和降解途径如图2所示。其间步骤分述如下。

(1) 苯丙氨酸途径的合成。Iwai等(1979b)文中

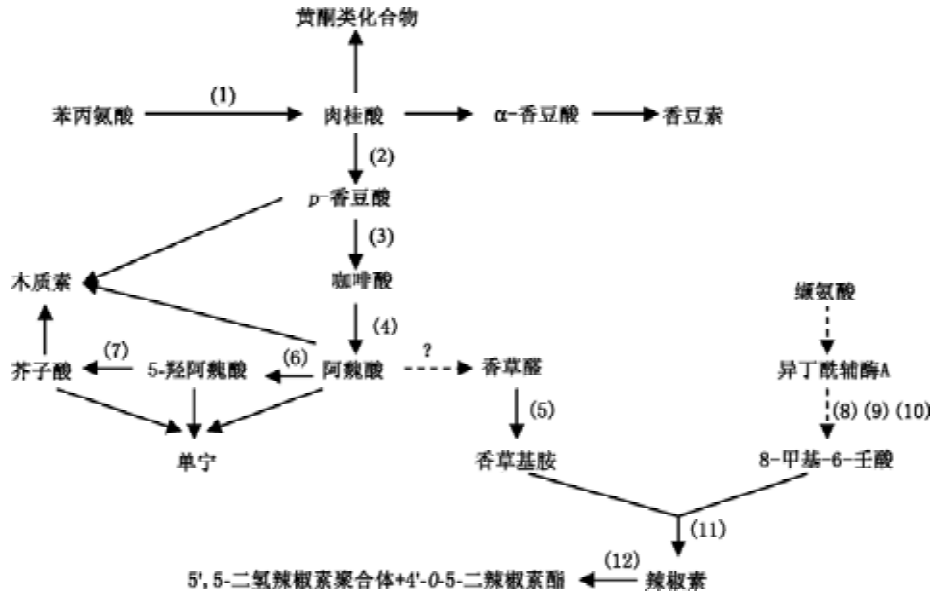


图2 辣椒素生物体内合成代谢途径(魏建华和宋艳茹2001; 高锦明2003; Diaz等2004)

(1) 苯丙氨酸解氨酶(PAL); (2) 肉桂酸 4- 羟基化酶(CA4H); (3) 对香豆酸 3- 羟基化酶(CA3H); (4), (7) 咖啡酰 / 5- 羟基阿魏酰 O- 甲基转移酶(COMT); (5) 转氨酶(AT); (6) 5- 羟基阿魏酰 O- 甲基转移酶(F5H); (8) β- 酮酰基合成酶(KAS); (9) 酰基载体蛋白(ACL); (10) 脂肪酸硫酯酶(FAT); (11) 辣椒素合成酶(CS); (12) 过氧化物酶(POD)。

引用Zenk (1965)的工作认为, 香草基胺是通过苯丙氨酸途径合成的, 苯丙氨酸进入苯丙烷途径后, 通过苯丙氨酸解氨酶(phenylalanine ammonia-lyase, PAL)催化生成肉桂酸, 在肉桂酸 4- 羟基化酶、对香豆酸 3- 羟基化酶、5- 羟基阿魏酰 O- 甲基转移酶促反应下转化为阿魏酰。接着, 阿魏酰-辅酶A (CoA) 经β-氧化形成香草酰-CoA, 最后生成香草醛。后来, Walton等(2003)又提出香草醛生物合成的其他途径, 但此途径在其他植物种中未得到证明(Diaz等2004)。Curry等(1999)的工作表明, 在辣椒胎座中, 苯丙氨酸途径中的 *Pal*、*Ca4h* 和 *Comt* 基因的表达与辣椒素类物质的积累呈正相关。这支持了香草酰胺源于苯丙氨酸和香草醛是香草酰胺的直接前体的说法。有人推测香草醛转化为香草酰胺是由转氨酶催化的(Diaz等2004)。最近推测的转氨酶基因已得到克隆, 它在辣椒胎座中表达与辣椒素类物质的积累呈正相关(Curry等1999; Kim等2001)。

(2) 支链脂肪酸部分的合成。支链脂肪酸由缬

氨酸衍生而来。Leete和Louden (1968)用同位素标记证实了这一生物合成途径。用标记的缬氨酸饲喂辣椒后, 在辣椒体内可检测到带有放射性标注的辣椒素和二氢辣椒素。这与他们提出的辣椒素中十碳酸胺由异丁酰CoA和3个单位的醋酸根形成的假设一致。

(3) 辣椒素类物质的合成。最后, 通过两条途径分别形成的香草酰胺和支链脂肪酸在辣椒素合成酶的催化下缩合成辣椒素(Fujiwake等1980b)。

**1.3 辣椒素类物质合成后的积累部位** Iwai等(1979b)采用同位素示踪技术证实, 辣椒素类化合物在辣椒胎座中积累。他们将 DL-[3-<sup>14</sup>C]- 苯丙氨酸与从同一辣椒植株上分离的果肉、胎座、叶片保温后发现, 不论在果实发育的任何阶段, 胎座中的辣椒素类物质的放射强度始终高于果皮。他们进一步用示踪技术和电子密度扫描显微镜技术研究辣椒素形成和积累部位的结果表明, 辣椒素主要在果实胎座表皮细胞的液泡中形成和积累, 再通过子房膜(壁)

运输到果肉表皮细胞的液泡中积累起来(Iwai 等 1978; Fujiwake 等 1980a)。Narasimha Prasad 等(2006)采用免疫定位技术也证实了这一点。

## 2 与辣椒素类物质生物合成相关的酶、中间产物及底物竞争物

### 2.1 辣椒素类物质生物合成途径中的关键酶

已知参与辣椒素合成途径中的酶有: PAL、肉桂酸水解酶、对香豆酸水解酶、咖啡酸转甲氧基酶和辣椒素合成酶。

PAL是辣椒素生物合成途径的第一个酶,其酶蛋白分子量为22~33万Da,全酶由4个相同亚基组成四聚体。它催化苯丙氨酸解氨基生成肉桂酸。PAL位于辣椒果实胎座表皮细胞的液泡膜上。Sung等(2005)工作表明:辣椒果实中辣椒素的含量和PAL的活性呈正相关关系,即高水平的PAL出现时辣椒素含量开始增加。PAL是这一合成途径也是合成其他多种化合物(蛋白质、类黄酮、木质素等)的起始点,因此很受关注。

肉桂酸4-羟化酶(cinnamic-acid-4-hydroxylase, CA4H)是苯丙烷途径的第二个酶。在此酶的作用下,肉桂酸对位被羟基取代生成对香豆酸。它定位于辣椒果实液泡部位。除辣椒素外,此酶在木质素合成中也起作用,是细胞色素P450的单加氧酶家族的成员(魏建华和宋艳茹 2001)。

对香豆酸3-羟化酶(*p*-coumaric acid-3-hydroxylase, CA3H)催化香豆酸3位上羟化而生成咖啡酸。咖啡酸甲基转移酶催化咖啡酸3位氢基转化为甲氧基生成阿魏酸(高锦明 2003)。

接着,阿魏酸与CoA结合生成阿魏酰-CoA,它经 $\beta$ -氧化形成香草酰-CoA,最后生成香草醛(Diaz 等 2004)。但参与将阿魏酸转化为香草醛及香草基胺的酶目前尚不清楚,尚待进一步研究。

辣椒素合成酶是辣椒素类物质合成途径的关键酶,定位于果实胎座表皮细胞的液泡膜上。在辣椒素合成途径中,它首先催化支链脂肪酸与CoA形成isoC<sub>10</sub>-CoA复合体,然后在ATP和Mg<sup>2+</sup>辅因子的作用下,isoC<sub>10</sub>-CoA复合体与源于苯丙氨酸途径的香草基胺缩合成辣椒素,反应的最适pH值约为9.0(Fujiwake 等 1980b)。但此酶至今仍未得到纯化,其性质也未查明。最近, Kim等(2001)的工作表明,所克隆的辣椒酰基转移酶基因(*SB2-66*)与辣椒素合成酶一样,*SB2-66*基因在辣椒素积累最高时

表达,甜椒或辣椒果实中检测不到辣椒素时也检测不到此基因的表达,因此,*SB2-66*基因可能是辣椒素合成酶的基因。Stewart等(2005)进一步研究证明,*SB2-66*和*Pun1*基因定位于决定辣椒辣味的染色体的同一区域,并且*Pun1*基因编码一种人们公认的酰基转移酶,*SB2-66*是*Pun1*基因的候选基因。

### 2.2 辣椒素类物质生物合成途径中的中间产物

辣椒素生物合成途径的中间物肉桂酸、香豆酸、阿魏酸、咖啡酸和香草醛属于简单酚类物质。关于这些中间酚类物质在辣椒发育过程中与辣椒素积累相关性的研究报道不一。Holden等(1987)在辣椒果实和辣椒组织培养提取物中未检测到合成辣椒素类物质的中间酚类物,认为可能是由于仅有极少量的酚类物质进入此代谢途径,或是在此代谢速率下其浓度较低之故。但Sakamoto等(1994)在两个辣椒栽培品种中检测到大量的简单酚,在果实发育的整个过程中一直呈现增长趋势,与辣椒素的产量没有相关关系。他们进一步测定不同组织中辣椒素类物质和酚类中间物含量的结果表明,胎座中的酚类中间物含量低于1%,而辣椒素主要在胎座中积累。2000年, Estrada等在辣椒品种'Padron' (*Capsicum annuum* L. var. *annuum*)果实发育的早期阶段也检测到大量游离态酚,积累方式与辣椒素不同。

Sukrasno和Yeoman(1993)两科学家根据果实发育的任何阶段均未检测到游离态酚的结果认为,肉桂酸配糖可能是辣椒素类物质生物合成的前体。Calva-Calva等(1995)也检测到辣椒中有大量的以葡萄糖酯形式存在的游离态酚库。

合成辣椒素类物质的中间酚类物质是以游离态还是结合态存在,尚待进一步研究。明确这一点对于合理调控辣椒素生物合成途径是有意义的。

### 2.3 与辣椒素类物质的合成竞争共同底物的其他途径

Hall和Yeoman(1991)认为,合成辣椒素类物质的酚类前体物苯丙氨酸、对香豆酸、咖啡酸和阿魏酸同时也是蛋白质、单宁、类黄酮以及木质素的合成前体,因此辣椒素类物质的生物合成前体与其他生物合成途径之间有竞争前体的问题。若能通过代谢调节或基因调控手段最大限度地促进辣椒素类物质的生物合成,则对辣椒素类物质的生产是有意义的。

关于辣椒素类物质竞争底物——木质素的报

道较多。Estrada等(2000)的研究结果表明,木质素的积累方式与游离态酚的一致。在辣椒品种'Padron'果实中,木质素含量下降与辣椒果实软化过程一致。植物体内辣椒素合成和果实软化之间的一致,可能是软化使细胞壁结合态酚类物质转化为游离态,从而为辣椒素的合成提供前体物质之故。Holden等(1987)报道,辣椒细胞壁中束缚型酚类化合物的降解转化,可为辣椒素类物质生物合成途径提供底物。因为辣椒素类物质和木质素合成之间有相同的苯丙氨酸代谢途径和中间产物。但辣椒素合成过程中的其他竞争底物的研究还鲜有报道。

### 3 辣椒素类物质的降解和代谢

一般认为辣椒素类物质是代谢途径的终产物,它们在果实中合成后不会逆转(Holden等1987)。但在果实发育期间,辣椒素类物质可能与同其他次生代谢物(如生物碱)一样也会逆转和降解。

有人认为,辣椒果实发育后期辣椒素降解的可能原因之一是辣椒素与糖等复合物结合,因而游离态辣椒素含量降低。Klick和Herrmann(1988)的研究表明,辣椒果实中含有大量的以结合态的糖苷形式存在的简单酚和类黄酮,但也有工作表明香草酰胺和辣椒素类物质是以游离态存在的。迄今,仅有Calva-Calva等(1995)报道称,辣椒果实中有辣椒素葡萄糖苷的合成。有关辣椒素类物质转化为葡萄糖苷形式的说法,还需进一步证实。

已有证据证明,过氧化物酶(EC1.11.1.7)能直接氧化辣椒素。第一个报道辣椒素被过氧化物酶氧化的是Boersch等(1991),他们的工作表明,辣椒素能被辣根过氧化物酶氧化,其产物是一种荧光二聚物。

Bernal等(1993a, b)的体外试验表明,辣椒果实中过氧化物酶可氧化辣椒素,并转化成其他次生物质,因而辣椒果实中辣椒素含量下降。与辣椒素类物质含量升高相对应的是过氧化物酶活性的下降,而辣椒素类物质含量的下降也总是伴随着过氧化物酶活性的升高,这说明两者之间存在负相关。狄云等(2000)也得到类似的结果。这种负相关关系说明,过氧化物酶可能参与辣椒素的代谢,降解辣椒素。Bernal等(1995)报道,过氧化物酶特别是碱性过氧化物酶同工酶B6与辣椒素共同定位于辣椒胎座表皮细胞的液泡中,可能会强烈氧化辣椒素及其酚类前体物。他们用凝胶渗透层析柱分离得到过

氧化物酶氧化辣椒素产物的结果表明,辣椒素的氧化产物主要有5'-5'-二氢辣椒素聚合物(5'-5'-dicapsaicin)、4'-O-5'-二辣椒素酯(4'-O-5'-dicapsaicin ether)以及一些高度聚合的脱氢产物。这些氧化产物都具有类似木质素的特性(Bernal和Ros Barcelo 1996)。Pomar等(1997)认为,酸性过氧化物酶也能氧化辣椒素,因为辣椒果实发育阶段的酸性过氧化物酶同工酶的表达一直是高的。

### 4 结语

辣椒素类物质生物合成途径的研究较多,但仍有许多问题值得探讨。首先,辣椒素类物质合成代谢途径中的中间产物和与之有关的关键酶的研究还较少,特别是辣椒素合成酶,由于其结构尚未确定,因而影响了其分离纯化、代谢调节基因表达和序列分析的研究。竞争前体物质的研究也仅局限于辣椒素与木质素之间关系的研究,而其与蛋白质、单宁、类黄酮和木质素的合成途径中的底物竞争之间的关系还不清楚,而这些对辣椒素类物质的生产和苯丙氨酸的其他代谢途径研究都是必需的。植物体中次生代谢途径的复杂性是影响调控辣椒素生物合成的主因。为了能给人工调控辣椒素生物合成的过程提供理论基础,从而提高辣椒素的产量,今后需结合分子与生物技术,深入研究辣椒果实的发育过程,生物合成酶表达与游离态酚、结合态酚以及辣椒素类物质含量之间关系,以及降解酶表达水平与辣椒素氧化产物的关系。

### 参考文献

- 狄云, 蒋健箴, 石正强, 王志源(2000). 辣椒果实成熟过程中辣椒素的降减. 食品科学, 21 (6): 19~22
- 高锦明(2003). 植物化学. 北京: 科学出版社, 194~203
- 唐胜球, 董小英, 邹晓庭(2003). 辣椒素研究及其应用. 江西饲料, (1): 13~16
- 魏建华, 宋艳茹(2001). 木质素生物合成途径及调控的研究进展. 植物学报, 43 (8): 771~779
- 邹学校(2002). 中国辣椒. 北京: 中国农业出版社, 2~5
- Bennett DJ, Kirby GW (1968). Constitution and biosynthesis of capsaicin. J Chem Soc, C: 442~446
- Bernal MA, Calderon AA, Ferrer MA, Merino de Caceres F, Ros Barcelo A (1995). Oxidation of capsaicin and capsaicin phenolic precursors by the basic peroxidase isoenzyme B<sub>6</sub> from hot pepper. J Agr Food Chem, 43 (2): 352~355
- Bernal MA, Calderon AA, Pedreno MA, Munoz R, Ros Barcelo A, Merino de Caceres F (1993a). Capsaicin oxidation by peroxidase from *Capsicum annuum* (var. *annuum*) fruits. J Agr Food Chem, 41 (7): 1041~1044
- Bernal MA, Calderon AA, Pedreno MA, Munoz R, Ros Barcelo A,

- Merino de Caceres F (1993b). Dihydrocapsaicin oxidation by *Capsicum annuum* (var. *annuum*) peroxidase. *J Food Sci*, 58 (3): 611~613, 679
- Bernal MA, Ros Barcelo A (1996). 5,5'-dicapsaicin, 4'-O-5-dicapsaicin ether, and dehydrogenation polymers with high molecular weights are the main products of the oxidation of capsaicin by peroxidase from hot pepper. *J Agr Food Chem*, 44 (10): 3085~3089
- Boersch A, Callingham BA, Lembeck F, Sharman DF (1991). Enzymic oxidation of capsaicin. *Biochem Pharmacol*, 41: 1863~1869
- Calva-Calva G, Narbad A, Eagles J, Parr AJ, Rhodes MJC, Walton NJ, Amiot MJ, Robins RJ (1995). Phenolic transformations by *Capsicum* spp. In: Garcia-Viguera C, Castaner M, Gil MI, Fererers F, Tomas-Barberan FA (eds). *Current Trends in Fruit and Vegetables Phytochemistry*. Madrid: CSIC, 205~209
- Curry J, Aluru M, Mendoza M, Nevarez J, Melendrez M, O'Connell MA (1999). Transcripts for possible capsaicinoid biosynthetic genes are differentially accumulated in pungent and non-pungent *Capsicum* spp. *Plant Sci*, 148: 47~57
- Diaz J, Pomar F, Bernal A, Merino F (2004). Peroxidases and the metabolism of capsaicin in *Capsicum annuum* L. *Phytochem Rev*, 3: 141~157
- Estrada B, Bernal MA, Diaz J, Pomar F, Merino F (2000). Fruit development in *Capsicum annuum*: changes in capsaicin, lignin, free phenolics, and peroxidase patterns. *J Agr Food Chem*, 48 (12): 6234~6239
- Fujiwake H, Suzuki T, Iwai K (1980a). Intracellular localization of capsaicin and its analogues in *Capsicum* fruit. The vacuole as the intracellular accumulation site of capsaicinoid in the protoplast of *Capsicum* fruit. *Plant Cell Physiol*, 21 (6): 1023~1030
- Fujiwake H, Suzuki T, Oka S, Iwai K (1980b). Enzymatic formation of capsaicinoid from vanillylamine and iso-type fatty acids by cell-free extracts of *Capsicum annuum* var. *annuum* cv. Karayatsubusa. *Agr Biol Chem*, 44 (12): 2907~2912
- Hall RD, Yeoman MM (1991). The influence of intracellular pools of phenylalanine derivatives upon the synthesis of capsaicin by immobilized cell cultures of the chilli pepper, *Capsicum frutescens*. *Planta*, 185 (1): 72~80
- Holden MA, Hall RD, Lindsey K, Yeoman MM (1987). Capsaicin biosynthesis in cell cultures of *Capsicum frutescens*. In: Webb C, Mavituna F, Faria JJ (eds). *Process Possibilities for Plant and Animal Cell Cultures*. Ekkis Horwoord, 1987. Chichester: Institute of Chemical Engineers Publications, 46~63
- Iwai K, Lee KR, Kobashi M, Suzuki T, Oka S (1978). Intracellular localization of the capsaicinoid synthesizing enzyme in sweet pepper fruits. *Agr Biol Chem*, 42 (1): 201~202
- Iwai K, Suzuki T, Fujiwake H (1979a). Simultaneous microdetermination of capsaicin and its four analogues by using high-performance liquid chromatography and gas chromatography-mass spectrometry. *J Chromatogr*, 172 (21): 303~311
- Iwai K, Suzuki T, Fujiwake H (1979b). Formation and accumulation of pungent principle of hot pepper fruits, capsaicin and its analogues, in *Capsicum annuum* var. *annuum* cv. Karayatsubusa at different growth stages after flowering. *Agr Biol Chem*, 43 (12): 2493~2498
- Kim M, Kim S, Kim S, Kim BD (2001). Isolation of cDNA clones differentially accumulated in the placenta of pungent pepper by suppression subtractive hybridization. *Mol Cells*, 11: 213~219
- Klick S, Herrmann K (1988). Glucosides and glucose esters of hydroxybenzoic acids in plants. *Phytochemistry*, 27 (7): 2177~2180
- Leete E, Loudon MCL (1968). Biosynthesis of capsaicin and dihydrocapsaicin in *Capsicum frutescens*. *J Am Chem Soc*, 90: 6837~6841
- Narasimha Prasad BC, Kumar V, Gururaj HB, Parimalan R, Giridhar P, Ravishankar GA (2006). Characterization of capsaicin synthase and identification of its gene (*csy1*) for pungency factor capsaicin in pepper (*Capsicum* sp.). *Proc Natl Acad Sci USA*, 103 (36): 13315~13320
- Palevitch D, Craker LE (1995). Nutritional and medical importance of red pepper (*Capsicum* spp.). *J Herbs Spices Med Plants*, 3 (2): 55~83
- Pomar F, Bernal MA, Diaz J, Merino F (1997). Purification, characterization and kinetic properties of pepper fruit acidic peroxidase. *Phytochemistry*, 46 (8): 1313~1317
- Sakamoto S, Goda Y, Maitani T, Yamada T, Nunomura O, Ishikawa K (1994). High-performance liquid chromatographic analyses of capsaicinoids and their phenolic intermediates in *Capsicum annuum* to characterize their biosynthetic status. *Biosci Biotech Biochem*, 58: 1141~1142
- Stewart C Jr, Kang BC, Liu K, Mazourek M, Moore SL, Yoo EY, Kim BD, Paran I, Jahn MM (2005). The *Pun1* gene for pungency in pepper encodes a putative acyltransferase. *Plant J*, 42: 675~688
- Sudha G, Ravishankar GA (2003). Putrescine facilitated enhancement of capsaicin production in cell suspension cultures of *Capsicum frutescens*. *J Plant Physiol*, 160: 339~346
- Sukrasno N, Yeoman MM (1993). Phenylpropanoid metabolism during growth and development of *Capsicum frutescens* fruits. *Phytochemistry*, 32: 839~844
- Sung Y, Chang YY, Ting NL (2005). Capsaicin biosynthesis in water-stressed hot pepper fruits. *Bot Bull Acad Sin*, 46: 35~42
- Suzuki T, Fujiwake H, Iwai K (1980). Intracellular localization of capsaicin and its analogues, capsaicinoid, in *Capsicum* fruit. 1. Microscopic investigation of the structure of the placenta of *Capsicum annuum* var. *annuum* cv. Karayatsubusa. *Plant Cell Physiol*, 21 (5): 839~853
- Suzuki T, Kawada T, Fujiwake H (1981). The precursors affecting the composition of capsaicin and its analogues in the fruits of *Capsicum annuum* var. *annuum* cv. Karayatsubusa. *Agr Biol Chem*, 45 (2): 535~539
- Yeoman MM, Holden MA, Hall RD, Holden PR, Holland SS (1989). Regulation of capsaicin synthesis in cultured cells of *Capsicum frutescens*. In: Kurz GWG (ed). *Primary and Secondary Metabolism of Plant Cell Cultures II*. New York: Springer-Verlag, 162~174