

辣椒在世界的传播

李国琛, 徐昊, 刘周斌, 朱凡, 邹学校*

湖南农业大学园艺作物种质创新与新品种选育教育部工程研究中心, 湖南长沙 410128

摘要: 辣椒是重要的蔬菜作物, 其驯化和传播历史受到广泛关注。野生辣椒起源于南美洲安第斯山脉西北部, 在南美洲和中美洲扩张、传播和演化。最早的辣椒栽培种从墨西哥开始, 向多个地区传播, 并发生了平行驯化。哥伦布大航海将辣椒从南美洲带回西班牙后, 辣椒开始传入欧洲其他国家, 并在 16 世纪中叶传遍整个中欧。与此同时, 借助葡萄牙人开辟的“欧亚贸易航线”和西班牙人开通的“大帆船贸易”, 大量的辣椒品种开始在亚洲、非洲、东欧传播, 17 世纪盛行的奴隶贸易带动了辣椒在非洲和北美洲的全面传播。随着全球贸易的发展, 不同地区驯化的栽培辣椒品种得到更为广泛的交流, 其中, 一年生辣椒 (*Capsicum annuum* L.) 传播到亚洲、非洲、北美洲、大洋洲和东欧, 成为全世界种植范围最广、品种类型最丰富的栽培辣椒种。灌木辣椒 (*C. frutescens* L.) 和中国辣椒 (*C. chinense* Jacquin) 被引入东欧、非洲和亚洲热带地区, 下垂辣椒 (*C. baccatum* L.) 和柔毛辣椒 (*C. pubescens* Keep) 主要在中南美洲、印度尼西亚和南非等地种植。基因组学研究为辣椒的全球传播历史提供了重要的遗传证据, 同时为辣椒演化研究提供了全新视角。

关键词: 辣椒; 起源; 栽培历史; 传播途径; 基因流动

中图分类号: S641.3 文献标识码: A

The Global Dissemination of *Capsicum*

LI Guochen, XU Hao, LIU Zhoubin, ZHU Fan, ZOU Xuexiao*

Engineering Research Center for Germplasm Innovation and New Varieties Breeding of Horticultural Crops, Hunan Agricultural University, Changsha, Hunan 410128, China

Abstract: The pepper is a widely cultivated vegetable and its domestication and dissemination history have received significant attention from the academic community. This article summarizes the pathways of pepper's dissemination worldwide. The wild pepper species originated in the northwestern part of the Andes Mountains in South America and expanded, spread, and evolved in South and Central America. The *Capsicum* cultivars migrated outward from Mexico and underwent parallel domestication in multiple regions. After Christopher Columbus brought peppers back to Spain from South America, they began to spread to other European countries and eventually spread throughout Central Europe by the mid-16th century. Simultaneously, a large number of pepper varieties introduced into Asia, Africa, and Eastern Europe via the “Eurasian Trade Route” and the “Galleon Trade Route”. The prevalent slave trade in the 17th century further facilitated the comprehensive dissemination of peppers in Africa and North America. With the development of global trade, the *Capsicum* cultivars from different regions were exchanged more extensively. Among them, *C. annuum* spread to Asia, Africa, North America, Oceania, and Eastern Europe, becoming the most widely cultivated peppers worldwide. *C. frutescens* and *C. chinense* were introduced to Eastern Europe, tropical regions of Africa, and Asia, while *C. baccatum* and *C. pubescens* are mainly grown in Central and South America, Indonesia, and South Africa. Genomic research results have provided important genetic evidence for the global dissemination history of pepper, while also offering a new perspective for the study of pepper evolution.

收稿日期 2023-06-03; 修回日期 2023-06-10

基金项目 国家自然科学基金重点项目 (No. 32130097); 国家自然科学基金区域联合基金项目 (No. U19A2028); 国家现代农业产业技术体系建设专项 (No. CARS-24-A-05)。

作者简介 李国琛 (1994—), 男, 硕士, 农艺师, 研究方向: 辣椒起源与传播。*通信作者 (Corresponding author): 邹学校 (ZOU Xuexiao), E-mail: zouxuexiao428@163.com。

Keywords: pepper; origin; cultivation history; dissemination pathways; gene flow

DOI: 10.3969/j.issn.1000-2561.2023.07.001

辣椒原产中南美洲,距今已有 6000 多年的栽培历史。传统观点认为,哥伦布在 1493 年把辣椒从南美洲带到欧洲,再传到亚洲、非洲和大洋洲,但在世界各地如何传播并不清楚。一个饱受争议的问题是,在哥伦布发现新大陆前,辣椒是否已经从中南美洲传到亚洲等地?有关这方面的资料不多,相关问题有待进一步考证。

1 辣椒在新大陆的传播

GARCÍA 等^[1]认为辣椒起源于沿南美洲西部、西北部及西部的安第斯山脉等广阔区域,包括秘鲁、厄瓜多尔和哥伦比亚,其中秘鲁是最主要的起源地,该区域也是安第斯分支 (Andean clade) 的起源地。辣椒属的其他种很明显避开了亚马逊低地,围绕次大陆沿顺时针方向呈现扩张趋势和多样化,从哥伦比亚和巴西中东部的紫梗分支 (Caatinga clade) 开始,在巴西东南部、巴拉圭、阿根廷北部、玻利维亚和秘鲁区域出现了几个分支,即长齿分支 (Longidentatum clade)、皱冠分支 (Flexuosum clade)、大西洋森林分支 (Atlantic Forest clade) 和玻利维亚分支 (Bolivian clade)。在此次扩张之后,浆果分支朝巴拉圭、阿根廷中部、东部、北部和巴西东南部发展。一年生分支 (Annuum clade)、安第斯分支和下垂分支向北延伸到南美洲西北部与中美洲,包括墨西哥和加拉枝戈斯群岛 (Galapagos) 的进一步扩张。

玻利维亚被认为是辣椒特别重要的多样化中心,也是栽培种的原产地。独立于玻利维亚分枝的分化,所有栽培种及其近缘野生种的共同祖先可能在玻利维亚进化,并至少产生了 3 个谱系,即紫梗分支、下垂分支和柔毛分支 (Pubescens clade)。另一个重要的多样化中心在南美洲西北部的安第斯山地,这不仅与辣椒的起源有关,也与辣椒种后期形成和辣椒种向北扩散有关,这主要涉及最后进化的一年生分支。

关于辣椒的起源地,学术界的观点并不一致,多数人认为辣椒属 (*Capsicum* L.) 起源于玻利维亚中南部^[2-3]。MCLEOD 等^[4-5]根据同功酶试验结果,认为辣椒起源于或迁移到玻利维亚南部丘陵和山谷地带,一个与外界隔绝或半隔绝的类似于

辣椒祖先的野生辣椒 (*C. chacoense*) 部分迁移到安第斯高地,进化产生了绒毛辣椒 (*C. pubescens*) 的祖先,又在玻利维亚南部相对干燥的地区进化产生下垂辣椒 (*C. baccatum*) 原始野生祖先,在潮湿的亚马逊盆地进化产生了一年生辣椒 (*C. annuum*)、灌木辣椒 (*C. frutescens* L.) 和中国辣椒 (*C. chinense* Jacquin) 共同的祖先。ESHBAUGH^[6-7]认为一年生辣椒、灌木辣椒和中国辣椒形成了一个紧密联系的类群,在拉丁美洲和加勒比的热带地区进化,其中一年生辣椒起源于墨西哥^[8-9],经过南美洲和中美洲顺时针扩张^[1]。KRAFT 等^[10]提出了以墨西哥为中心多区域发展的辣椒驯化模型,灌木辣椒起源于加勒比,中国辣椒起源于亚马逊。

辣椒的传播与发展主要与鸟类和人类迁移有关。在野生辣椒的传播中,鸟类起了决定性的作用。不同于哺乳动物,鸟类进食辣椒时不会产生明显的灼热感,也不会嚼碎辣椒籽,因此可以通过粪便完好无损地传播辣椒种子。通过这种传播方式,辣椒的生长区域从发源地逐步扩散到中美洲^[11]。LEVEY 等^[12]记载了鸟类传播辣椒种子的行为,研究发现大部分 (69%) 美国西南部奇特品 (chiltepin) 辣椒 (*C. annuum* var. *glabriusculum*) 的种子是由弯嘴嘲鸫 (*Toxostoma curvirostre*) 传播,其他 4 种鸟类承担了约 30% 的辣椒种子传播活动。在玻利维亚野生辣椒种子传播中,小嘴拟霸鸫 (*Elaenia parvirostris*) 传播的种子占比约 49%,而乳腹画眉鸟 (*Turdus amaurochalinis*) 占比 36%。人类活动也对辣椒种子传播具有重要影响。研究表明墨西哥和中美洲北部是栽培辣椒最早的起源地,从野生辣椒原产区迁出去的移民,将原居地的野生辣椒移植到新迁移地进行人工栽培,由此开始了辣椒的驯化,这明确了野生辣椒传播地区栽培辣椒驯化的时间早于起源地^[13]。ANDREWS 从 HEISER、ESHBAUGH 和 MCLEOD 等的研究中进一步推断哥伦布发现辣椒时栽培辣椒种的地理分布图^[3, 14-16]。

2 辣椒在旧大陆的传播

2.1 辣椒在欧洲的传播

辣椒在离开中南美洲后,首先传入欧洲中部,

辣椒在中欧并没有像在中南美洲那样受到特别重视，在中、西欧只是作为普通花卉传播，并不食用，直到现在西欧除甜椒外不常食用其他辣椒。东欧虽然种植辣椒，但不是从中欧传入，而是通过亚洲传过去。据世界各地对辣椒的最早记载，辣椒在中南美洲以外首次被记载是在 1494 年哥伦布第二次航行时^[17]。辣椒最早于 1493 年从南美被带到西班牙，欧洲人从未见过这样艳丽鲜红之果，不知道如何食用，也不敢食用，只把它作为观赏植物种在伊丽莎白皇后的花园中^[18]，随后辣椒从西班牙传入比利时安特卫普，并于 1526 年传入意大利^[19]，1542 年随葡萄牙传教士传到土耳其，1543 年传入德国^[20]，1548 年进入英国，到 16 世纪中叶已传遍整个中欧。

人们普遍认为，辣椒在东欧的传播是通过葡萄牙传教士或商人传到亚洲，再从亚洲传到东欧^[21]。具体路径有 3 条：一是通过穆斯林商人将辣椒从印度经由波斯带到今叙利亚西北部的阿勒颇或埃及的亚历山大城，然后再往北进入东欧。二是土耳其人把辣椒从亚洲带入东欧，经由波斯湾、小亚细亚和黑海进入土耳其，由土耳其带入匈牙利，因此匈牙利最初将辣椒称为土耳其辣椒。三是葡萄牙人从霍尔木兹把辣椒出口到东欧，与来自印度的黑胡椒竞争。

2.2 辣椒在亚洲的传播

辣椒在亚洲的传播有 4 条途径，分别是：直接从美洲传到亚洲，经欧洲传到亚洲，经大洋洲过印度洋传到亚洲，以及经非洲传到亚洲^[21]。

一是通过陆上丝绸之路进行欧亚传播，但可能性较小。陆上丝绸之路到明代以后中断^[22]，阻碍辣椒通过陆上丝绸之路进行欧亚传播，导致辣椒在印度传播速度缓慢。1542 年葡萄牙人通过海路把辣椒带到印度果阿岛，直至 18 世纪中期，辣椒在印度北方还鲜为人知，后由爱吃辣椒的马拉撒斯人将辣椒引到印度北方，到 18 世纪 60 年代，印度斯坦人的食物中才有食用辣椒的记载^[23]。陆路交通中断时期，印度周边地区无辣椒记载。在中国文献对辣椒的记载中，甘、陕地区的记载时间比浙江等沿海地区要晚 100 多年，可见丝绸之路对辣椒在亚洲的传播过程中所起的作用不大^[22]。

二是经欧洲传至亚洲，葡萄牙人做出的贡献大。虽然西班牙人最早把辣椒带回旧大陆，但并未推广开，让辣椒在旧世界广泛种植的推手是葡萄牙人^[21]。1494 年 6 月 7 日，西班牙与葡萄牙签

订条约，同意教皇子午分界线西移到佛得角群岛以西 370 里加的经线上，分界线以东属葡萄牙，以西属西班牙，为葡萄牙人在亚洲、非洲传播辣椒创造了条件。

贸易是辣椒远距离传播的重要途径之一。西班牙开通了辣椒从中南美洲向欧洲传播的路线后，葡萄牙开通辣椒从欧洲到非洲和亚洲的传播路线。1499 年 9 月葡萄牙正式开辟欧亚贸易航线^[24]。哥伦布发现新大陆不久，葡萄牙便控制了从欧洲到非洲再到亚洲的贸易路线，当时西班牙、葡萄牙船队均停靠在里士本，西班牙人和葡萄牙人几乎同时获得了辣椒种质资源^[25]。1542 年，一名葡萄牙植物学家将辣椒引进印度果阿，命名为伯南布哥辣椒（Pernambuco peppers），辣椒由此开始在南亚传播，果阿人迅速接受了辣椒，辣椒成为果阿菜的特色食材。

1511 年 8 月 10 日，葡萄牙占领马六甲后，把辣椒带到马六甲，从此辣椒开始在东南亚传播，传播方式有 2 种：一是通过辣椒贸易传播，二是通过传教士传播^[21]。东南亚有关辣椒记载的文献很少，印度尼西亚首次记载辣椒是在 1540 年，葡萄牙人与印度尼西亚人进行贸易并将辣椒传入印度尼西亚^[26]。日本文献中首次记载辣椒传入是 1542 年。韩国是在韩国国史编纂委员会编辑的《韩国史》中首次记载辣椒传入，辣椒从日本传入朝鲜是在“壬辰倭乱”（1592—1601）期间。由此可见，葡萄牙在亚洲辣椒传播中发挥了重要作用。

1845 年，辣椒在亚洲的传播达到高潮时期，但尚无文献记载辣椒是通过澳门传入中国，可能是葡萄牙人为从香料市场中得到更多利益，在里士本从西班牙人手中源源不断得到辣椒种后，并未直接向欧洲传播，而是在亚洲的印度、东亚、南亚、东南亚种植，然后向欧洲销售，与印度胡椒在欧洲争夺市场，因此东欧的辣椒是从亚洲传入。中国东南沿海地区（包括澳门在内）受西伯利亚强烈季风影响，夏季高温潮湿、冬季低温严寒，且夏冬时间很长，春秋时间较短，不利于辣椒生长发育，品质差，不适合辣椒生产，故未向澳门传播辣椒。

三是西班牙人开通了“大帆船贸易”辣椒传播路线。1492 年 8 月 2 日，哥伦布从帕洛斯出发，1492 年 10 月 12 日，到达巴哈尔群岛。1518 年，西班牙向墨西哥、秘鲁、智利和佛罗里达等地扩张，到中叶，已经取得了中、南美洲的大片土地^[24]。

从此,辣椒作为胡椒的替代品不断传入欧洲,并通过葡萄牙人传至亚洲和非洲^[21]。

在17世纪初期,西班牙控制菲律宾的吕宋岛沿海地区(除吕宋岛东海岸和内地山区外)、比萨扬群岛的大部分地区(包括物产丰富的班乃岛等),马尼拉成为西班牙人在菲律宾的活动中心。1570年,使吕宋岛的马尼拉港成为墨—菲航线的起讫点,拉开了亚洲—美洲交往的历史帷幕。1579年,西班牙国王允许其在墨西哥、秘鲁、危地马拉等地的西班牙商人从事横渡太平洋的贸易,这些远洋商队从墨西哥的阿卡普尔科西航,自然以吕宋为落地地,西班牙—墨西哥—吕宋便形成一条连接欧洲、美洲、亚洲的贸易新航线,这就是盛极一时的“大帆船贸易”^[24]。大帆船贸易是16世纪末和17世纪重要国际贸易航线,大量的中、南美洲辣椒品种通过这条贸易航线传到亚洲^[24, 27]。

四是东北亚辣椒的传播。佐藤信渊在《草木六部耕种法》中记载,天正11年(公元1542年),辣椒种子通过葡萄牙传教士带入日本,这是辣椒传入日本的最早记载^[24, 28]。也有人认为辣椒是丰臣秀吉出兵朝鲜(1592—1598)时,秀吉军队从朝鲜带回日本的。这个说法分别出现在江户前期贝原益轩的《花谱》(1694)和《大和本草》(1708)、菊岡沾良的《本朝世事谈琦》(1733)、越谷吾山的《物类称呼》(1775)等文献中。据《花谱》描述,“文禄年间秀吉公征讨朝鲜时,自该地携来种子,始于日本种植之故,又称高丽胡椒,另于西国称南蛮胡椒”^[29]。在日本还有人认为辣椒是庆长年间(1596—1615),或者说是1605年(即庆长10年)和烟草一起由葡萄牙人带入日本,称之为蕃椒、唐辣子,因此认为日本是东亚地区最早种植辣椒的国家^[28-29]。该学说出现在元禄时期的食物本草学专著《本朝食鉴》(1697)和江户中期《和汉三才图会》(1712)中。

综合以上关于辣椒传入日本的说法,郑大声认为,16世纪中期,葡萄牙人先把辣椒传入九州,16世纪末期,辣椒被传入朝鲜半岛,而后秀吉军队又从朝鲜半岛将辣椒带回日本本州地区^[28]。休斯美代认为,贝原益轩的《花谱》(1694)中表示辣椒意思的词有‘高丽胡椒’和‘南蛮胡椒’两种表达,已经暗示了辣椒有经由高丽(朝鲜半岛)和经由葡萄牙人2种传播路径^[28]。松岛宪一在《辣椒的世界》中表示,当时海路比陆路快,葡萄牙人把从中南美洲带回的辣椒,直接由海

路带到日本。因此松岛宪一认为,辣椒是由葡萄牙传入日本,再由日本传入东亚各地^[28]。

奈良兴福寺多闻院僧侣的《多闻院日记》中记录到,文禄2年(1593年)2月得到并种植了辣椒种子。该日记中同时记录到,将辣椒和茄子同时播种即可,可见当时日本已经知晓了一定的辣椒栽培知识。如果这个日记的日期正确的话,至少在秀吉出兵朝鲜时,奈良已经种植辣椒了。从天和年间(1681—1684)三河地区农业书《百姓传记》以及1679年出版的日本最古农书《农业全书》中关于辣椒的记载可以看出,安土桃山时代(1573年或1568年,至1603年之间)传入日本的辣椒,经过100年左右的试种和观察利用,江户前期就已经开始辣椒的栽培和生产并培育了多个辣椒品种,直至18世纪开始在日本全国种植。

根据文献记载,第一批辣椒是从日本传入朝鲜半岛的,该文献编于1613年,并在随后出版的《芝峰类说》(李晔光著)文献上写道:“南蛮椒有剧毒,始自倭国来。故俗谓倭芥子,今往往种之酒家。酒家利其猛烈,或和烧酒以市之,饮者多死”。文中还提到“近日多见栽植”,所以传入的时期应该早于1600年,是丰臣秀吉出兵朝鲜(1592—1598),通过日本士兵将辣椒带进朝鲜半岛。

中国最早的关于辣椒的记载见于明高濂(1591)《遵生八笺》中的《燕闲清赏笺—四时花纪》:“番椒从生,白花,果俨似秃笔头,味辣色红,甚可观”^[30]。高濂系浙江钱塘(今杭州)人,生活于万历(1573—1620)年间,说明浙江人早在1591年以前就知道辣椒,只是当时辣椒被称作番椒,据此笔者认为浙江可能是辣椒最早传入中国的地方,最早记载是一种果小、丛生、甚辣、很好看的辣椒类型从而被当做观赏植物。汤显祖的《牡丹亭》(1598)、王世懋的《学圃杂疏》(1587)、李时珍的《本草纲目》等均未见辣椒记载^[13]。由此可以推断,辣椒传入中国的时间是16世纪80年代,从日本九州岛传过来的可能性非常大,一是有传播的时间空间,两地记载的时间差接近50年;二是日本九州岛与中国杭州的地理位置相近,两地的经济交流和人员流动非常频繁^[13]。

2.3 辣椒在非洲、北美洲的传播

中南美洲的墨西哥、秘鲁、玻利维亚等辣椒

原产地完全是西班牙人的控制区，只有巴西才是葡萄牙人的控制区，起源于巴西的辣椒不多^[31-32]。欧洲的辣椒最早也是通过西班牙人传入。西班牙人开辟的大帆船贸易使亚洲、欧洲和美洲直接交流辣椒种质资源。因此，西班牙人对辣椒在世界的传播发挥了重要作用。

辣椒在运往印度的途中，葡萄牙人往往在非洲各港口稍作休整，由于非洲人喜爱辣味食品，很快就将辣椒向东传播到莫桑比克。同时葡萄牙人在入侵非洲时也带去了辣椒，随着葡萄牙奴隶贩子的足迹遍布非洲大陆，辣椒也在非洲全面传播^[27]。

虽然辣椒起源于中南美洲，且墨西哥种植辣椒已有 6000 多年，但直到奴隶贸易盛行后辣椒才在北美洲出现^[33]。1600 年，英国和荷兰打破西班牙和葡萄牙的海上霸权，解放了香料贸易，但香料贸易对辣椒在北美的推广作用小，真正促成辣椒在北美新大陆的广泛传播的是北美的奴隶贸易^[33]。17 世纪初，非洲人已经普遍食用辣椒，以至于奴隶贩子在跨越大西洋的航行中不得不携带大量辣椒。同时，为了使非洲奴隶在北美保持他们的饮食习惯，种植园主也不得不种植辣椒。17 世纪后，辣椒在北美开始发展和传播，至 1806 年，美国已有 3 个辣椒品种记载^[34]。LEONARD^[35]绘制了辣椒的世界传播图。

3 五个栽培种的种植情况

一年生辣椒被哥伦布和随后的中美洲探险家引入欧洲后，又被葡萄牙人传播到亚洲、非洲、北美洲、大洋洲和欧洲东部，成为全世界种植范围最广、品种类型最丰富的栽培辣椒种，接着葡萄牙探险家又将中国辣椒引入东欧、非洲和亚洲^[6, 16]。一年生辣椒除在起源地墨西哥培育了大量品种外，在世界各地包括欧洲、亚洲、非洲、南美洲、北美洲均有大规模培育和种植^[36]。灌木辣椒和中国辣椒只在非洲、印度南部、东南亚等热带地区种植，也发展出了许多受当地人喜欢的品种。特别是中国辣椒，由于其在印度热带地区种植面积大，并且培育出了许多高辣度的品种，因此在世界范围内产生了较大影响。下垂辣椒培育出的品种不多，主要是起源地南美洲培育的品种，种植区域主要在起源地及其周边地区^[33]。

绒毛辣椒 (*C. pubescens* Keep) 主要在南美洲安第斯地区种植，原因可能是其在 20 世纪才引入中美洲高地种植^[3]，在世界其他地区的栽培没有

系统的报道^[37]，且种植面积有限^[38]。除了在日本长野地区将绒毛辣椒作为一种新的经济作物进行引种性试验外，关于绒毛辣椒栽培的报道很少，特别是在美洲以外更少^[39]。

在东南亚和东亚地区，当地人主要种植一年生辣椒和灌木辣椒，少量种植中国辣椒作为调味品、蔬菜和药品。在印度尼西亚以外的地方未见报道绒毛辣椒的种植情况^[26]。印度尼西亚记载有关一年生辣椒、灌木辣椒和中国辣椒的种植情况与东南亚其他国家的情况基本相似，基本反映了一年生辣椒、灌木辣椒和中国辣椒在东南亚的种植情况^[40]。

YAMAMOTO 等^[26]认为绒毛辣椒在 1916 年前被引进印度尼西亚，西瓜哇（万隆和加鲁特）和东爪哇（帕苏鲁）在十九世纪五六十年代就已种植，爪哇岛西部的万隆及其周边高地和爪哇岛中部的 Dieng 高原是绒毛辣椒在爪哇岛的种植中心，绒毛辣椒可能是从万隆引种到 Dieng 高原。绒毛辣椒从新世界到亚洲，带到印度尼西亚有 2 条路线：一是经欧洲、非洲，二是经印度或大洋洲，也可能 2 条路线同时存在^[41-43]。

印度尼西亚对辣椒栽培种的记载情况见表 1。

表 1 印度尼西亚有关辣椒属栽培种的记载情况
Tab. 1 Classification of *Capsicum* species in Indonesia

栽培种名 Species name	文献 Reference
<i>C. indicum</i>	RUMPF ^[44]
<i>C. fastigiatum</i> , <i>C. frutescens</i> , <i>C. bicolor</i>	BLUME ^[45]
<i>C. fastigiatum</i> , <i>C. longum</i>	MIQUEL ^[46]
<i>C. annuum</i>	KOORDERS ^[47]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i>	KOORDERS ^[50]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i> , <i>C. chinense</i>	OCHSE 等 ^[48]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i>	HEYNE ^[49]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i> , <i>C. violaceum</i>	BACKER 等 ^[51]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i> , <i>C. violaceum</i>	DJARWANINGSIH ^[53-55]
<i>C. chinense</i> , <i>C. pubescens</i>	HEYNE ^[49]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i>	HEYNE ^[49]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i>	WIEN 等 ^[56]
<i>C. annuum</i> , <i>C. frutescens</i> , <i>C. pubescens</i>	NESBITT 等 ^[57]

RUMPF^[44]描述了在 Linnaeus 植物系统建立之前，安汶岛的辣椒 (*C. indicum* auct.) 栽培情况。BLUME^[45]报道了 3 个种，为 *C. fastigiatum* Blume、*C. frutescens* 和 *C. bicolor* Jacq.。MIQUEL^[46]报道了苏门答腊地区的 *C. fastigiatum* 和 *C. longum* DC. KOORDERS 等^[47-50]只报道了一年生辣椒和

灌木辣椒。BACKER 等^[51]将辣椒属分为 3 个种：一年生辣椒、灌木辣椒和 *C. violaceum* H.B.K.，提供了一个更详细的辣椒植物学分类，但是 *C. violaceum* 的性状被描述为花冠呈暗紫色、花萼外毛、灌木株高 2 m，在 Sindanglaja 地区附近栽种，这表明 *C. violaceum* 实际上是绒毛辣椒。BACKER 等的大部分数据是在第二次世界大战前收集，而绒毛辣椒在 1953 年才被 HEISER^[15]和 SMITH^[52]利用植物学分类重新确定为新种，因此当时无法参考绒毛辣椒的分类标准。DJARWANINGSIH^[53-55]认为印度尼西亚辣椒属有 5 个种，分别为一年生辣椒、灌木辣椒、*C. violaceum*、中国辣椒和绒毛辣椒，但是 DJARWANINGSIH 所提到的 *C. violaceum* 被 YAMAMOTO 等^[26]重新鉴定为一年生辣椒。虽然 DJARWANINGSIH 报道了印度尼西亚有绒毛辣椒，但 HEYNE^[49]和 WIEN^[56]只提到辣椒属的 2 个栽培种：一年生辣椒和灌木辣椒。随后，NESBITT 等^[57]描述了印度尼西亚绒毛辣椒的分布。以上研究表明，在印度尼西亚，除一年生辣椒和灌木辣椒外，中国辣椒和绒毛辣椒也有种植，绒毛辣椒的种植面积甚至具有一定规模。

据中国乾隆七年（1742）《台湾府志》、乾隆十二年（1747）《台湾府志》果部转引《台海采风图》记载：“番姜，木本，种自荷兰，开花白瓣，绿实尖长，熟时朱红夺目，中有子辛辣，番人带壳嚼之，内地名番椒，更有一种结实圆而微尖似柰，种出咬留吧，内地所无也”。这详细记述了有一种适合热带种植的辣椒从荷兰引到台湾。根据文字记述的表征来看，这种从荷兰传入台湾的辣椒并非一年生辣椒，从荷兰人在世界各地推广中国辣椒的背景来看，是中国辣椒的可能性比较大。YAMAMOTO 等^[26]认为绒毛辣椒是 1916 年左右才被引入印度尼西亚，这与 1742 年《台海采风图》记载的时间晚 174 年，推测 18 世纪 50 年代绒毛辣椒就传到了雅加达，当时未掌握好绒毛辣椒需要高海拔和冷凉气候才能生长良好的特点，引种到很多地方包括台湾地区均失败。

高辣度的灌木辣椒和中国辣椒在东南亚也很受欢迎，不仅大面积种植，当地人也培育了许多有偏好的品种，如泰国的朝天椒、中国海南的小米椒和黄灯笼，云南的小米辣及中国号称最辣的涮涮椒。道光《定远县志》和《威远厅志》记载：“蔬属：秦椒，俗名辣子，初种可长至六七年者”。推测这里提及的辣椒为灌木辣椒。灌木辣椒适合

热带气候，虽然定远和威远均不是热带地区，但有特殊河谷小气候，灌木辣椒也能正常生长。但云南中、北部地区灌木辣椒记载很少。

中国种植的辣椒大部分都是一年生辣椒，灌木辣椒和中国辣椒在海南和云南南部地区有少量种植，下垂辣椒（*C. baccatum* L.）和柔毛辣椒基本上未种植。

4 基因组学揭示辣椒全球传播史

TRIPODI 等^[58]报道了贮存在主要国际基因库和研究机构中的辣椒种质资源的基因分型，它们来自 14 个辣椒物种和亚种的 10 038 份种质，该集合样本表现了跨越全球热带和温带地区的辣椒的全球遗传多样性。以一年生辣椒种的多样性代表人类传播辣椒范围力量大小，通过检查在全球范围各地区发现的一年生辣椒种质资源之间形态和遗传上的相似与差异，并将数据可视化，以反映辣椒的区域间共享。此外，该团队还开发了 ReMIXTURE（“区域混合”）方法，在选择的区域之间建立相对基因型重叠（RGOS）值，根据种质库中种质资源登记的性状数据，将一年生辣椒种质资源分配到这些区域。

ReMIXTURE 的相对基因型重叠值提供了直观的概率信息，即从焦点区域“A”补充的辣椒种质资源中随机选择的辣椒种质资源与从其它区域补充的辣椒种质资源中随机选择的辣椒种质资源，在遗传上更接近于从目标区域“B”随机选择的辣椒种质资源。换一种说法，一个焦点区域的相对基因型重叠（RGOS）值反映的情况能够近似代表该区域辣椒种质资源中从其它区域来的辣椒种质资源取样样本群体的情况。自重叠（即相对基因型重叠）被认为是唯一性辣椒种质资源，不能被替代，区域 A 的辣椒与其它区域的辣椒没有近似度。相对基因型重叠与某些地区辣椒种质资源某些表型的流行并列，反映目前世界辣椒种质资源的分布呈现几种主要模式。总而言之，同一大陆内区域之间的相对基因型重叠往往更高，这证明了陆路、河流和沿海对辣椒种质资源的影响是巨大的。

欧洲的辣椒种质资源重叠表明，辣椒的传播路线与丝绸之路类似，普通日照长度和季节性等原因可能使得横向欧亚轴线成为辣椒传播的友好路线^[59]。中东与中欧、东欧间存在较高的 RGOS 值，表明其可能也受到从现代土耳其向北延伸的

奥斯曼贸易路线（即纵向贸易路线）的影响^[60]。美洲和欧洲、亚洲辣椒种质资源群体之间的跨大陆重叠更难以解释。数据证实，南美洲和中美洲的辣椒种质资源几乎跨越整个一年生辣椒多样性群落，在高自交相对基因型重叠值中包含大量独有的多样性特征^[36]。因此，来自欧亚大陆东半部地区补充的辣椒种质资源与南/中美洲补充的辣椒种质资源有显著重叠，这很可能是 16 世纪跨大西洋贸易的结果。在这些东欧亚地区种植的辣椒种质资源直接或间接来自南/中美洲多样性种质资源库，这个库的种质资源传到旧世界的路线有多条。由于北美对各种辣椒历史文化十分热衷，并拥有极其多样化的辣椒种质资源，该地区成为了跨大西洋辣椒贸易的重要载体。连接美洲和伊比利亚的西班牙的贸易路线无疑在建立这些 RGOS 值方面发挥了关键作用。

南美洲可能是驯化的野生辣椒起源地，但几乎具有其它地区驯化一年生辣椒的所有多样性特征，这与发生在中美洲的最初驯化瓶颈一致，随后是新多样性的逐渐积累和南美洲传播后人类主导的杂交，这与高自交相对基因型重叠（RGOS）所反映的信息一致^[58]。

非洲形成了美洲和欧亚之间辣椒种质资源互补的天然联系，可以部分归因于三角跨大西洋奴隶贸易和葡萄牙在开普敦周围与欧亚大陆南部阿拉伯沿海贸易相连的海上贸易路线。这一系列的连接解释了非洲辣椒与南美的重叠以及与东亚/中亚的重叠。非洲辣椒部分种质资源材料是独一无二的，这可能是由于过去贸易（如传教士定居点、殖民入侵和奴隶贸易）进行种质交换导致的基因流动^[6]，以及有限的育种活动中保存下来古老的品种。

除了中美洲和非洲，自交 RGOS 值也证实东欧和东亚都是独特的一年生辣椒多样性聚集区域中心，前者形成的结果可能是欧洲美食中比较流行甜椒和块状辣椒，因此形成了附加的多样化中心。南美多样性可以表示为东亚/南亚/东南亚和非洲辣椒多样性的组合，更加证实了这 3 个区域之间的联系。可以引用两条后哥伦布时期的主要贸易路线来支持这种联系：一是葡萄牙帝国贸易路线，自 16 世纪初以来连接巴西、非洲、印度和中国的沿海殖民地贸易路线^[61]；二是“银色路线”，17 世纪从西班牙殖民地秘鲁和墨西哥到中国的白银贸易路线^[62]。此外，前哥伦布时期跨太平洋

路线也可以支持该联系，这条路线可能与甘薯（*Ipomoea batatas*）从美洲引入大洋洲，然后引入东亚是同一条传播路线^[63]，而葫芦（*Lagenaria siceraria*）遵循相反的路线传播，早在 10 000 年前从非洲通过亚洲传入美洲^[64]。

“高北美洲→南美洲”和“中美洲→南美洲”相对基因型重叠（RGOS）值揭示了通过美洲传播的一条原始路线，“高南美洲→东/南/东南亚”相对基因型重叠（RGOS）值印证了后哥伦布航线（尤其是葡萄牙贸易路线）的作用，表明南美洲可能是辣椒种质资源传出中南美洲的大门，这可以解释缺乏类似的“中美洲→欧洲”相对基因型重叠（RGOS）值的原因，因为葡萄牙人对辛辣辣椒引入欧洲无任何兴趣，他们更希望利用便宜的辣椒替代从远东进口的高价黑胡椒（*Piper nigrum*）^[65]。因此他们有动力在远东引入辛辣的辣椒，作为黑胡椒的廉价替代品，把辣椒进口到欧洲。东亚/南亚/东南亚辣椒种质资源互补是许多贸易伙伴影响的结果，再加上文化推动力，积累的辣椒多样性极其广泛，聚集了一些常见的南美洲和中美洲类型辣椒。这些重叠的辣椒种质资源多样性聚集情况类似于北美洲，显然是经过更广泛和复杂的贸易途径。“南美洲/中美洲→东亚/南/东南亚”相对基因型重叠（RGOS）值暗示，东亚人可能优先积累过去在拉丁美洲种植的各种类型辣椒资源，而这些重叠的辣椒种质资源在西方很少保存。导致“南美→东亚/南亚/东南亚”相对基因型重叠值单方面增加的原因，是东亚/南亚/东南亚人对小红辣椒具有共同偏好，以及受东亚隔离程度影响。这种解释比“中美直接联系”假设更可取的原因主要有三点：一是两个地区间辣椒种质资源同质化所需的贸易量是无可争议的历史证据；二是如果这种贸易占主导地位，它不会导致 RGOS 值单方面提高；三是不能解释“亚洲→非洲”相对基因型重叠值的升高和“欧洲→亚洲/亚洲→欧洲”相对基因型重叠值的升高。上述论点共同为辣椒通过大西洋路线从美洲定期转移到亚洲的途径提供了证据。虽然该研究结果没有排除中美贸易联系辣椒种子传播的可能，但中美贸易联系并不能解释东亚/南亚/东南亚辣椒多样性。

历史学家、考古学家和民族植物学家提出了许多辣椒迁徙途径的证据，可以将辣椒传播路线主要概况为以下几种情况：（1）通过北美洲纵向

迁徙；(2) 通过 3 种途径离开美洲，一是通过西班牙/葡萄牙贸易路线直接到达欧亚大陆；二是从非洲和印度洋进入欧亚大陆，通过葡萄牙和阿拉伯贸易路线，并直接到达南亚/东南亚；三是通过前哥伦布时期或后哥伦布时期的跨太平洋贸易路线；(3) 经由穿越欧亚大陆的陆路移民带动欧亚辣椒资源交流；(4) 经由跨大西洋奴隶贸易促进辣椒在美洲、欧洲和非洲的全面传播。TRIPODI 等^[58]使用 ReMIXTURE 方法研究了辣椒全球传播途径，主要研究结果与历史学家、考古学家和民族植物学家提出的全球辣椒传播途径基本一致，但在“亚洲-美洲”之间是否存在直接联系路径尚无明确结论。中美洲、东亚/南/东南亚和非洲都有大量独特的辣椒种质资源，表明它们都是辣椒多样化中心，其主要原因是这些地区经常把当地受欢迎的品种和新收集的品种进行品种改良，培育了大量符合当地消费需求的新品种。

参考文献

- [1] GARCÍA C C, BARFUSS M H J, SEHR E M, BARBOZA G E, SAMUEL R, MOSCONE E A, EHRENDORFER F. Phylogenetic relationships, diversification and expansion of chili peppers (*Capsicum*, Solanaceae)[J]. *Annals of Botany*, 2016, 118(1): 35-51.
- [2] UNZUETA Q. Mapa ecológico de Bolivia: memoria explicativa[J]. Bolivia: Ministerio de Asuntos Campesinos y Agropecuarios, 1975: 264-268.
- [3] MCLEOD M J, GUTTMAN S I, ESHBAUGH W H. Early evolution of chili peppers (*Capsicum*)[J]. *Economic Botany*, 1982, 36(4): 361-368.
- [4] MCLEOD M J, ESHBAUGH W H, GUTTMAN S I. A preliminary biochemical systematic study of the genus *Capsicum*-Solanaceae[J]. *Biology and Taxonomy of the Solanaceae*, 1979: 701-713.
- [5] MCLEOD M J, GUTTMAN S I, ESHBAUGH W H, RAYLE R E. An electrophoretic study of evolution in *Capsicum* (Solanaceae)[J]. *Evolution*, 1983, 37(3): 562-574.
- [6] ESHBAUGH W H. The genus *Capsicum* (Solanaceae) in Africa[J]. *Bothalia*, 1983, 14: 845-848.
- [7] ESHBAUGH W H. The taxonomy of the genus *Capsicum*, peppers: botany, production and uses, Wallingford[M]. UK: CAB International, 2012: 14-28.
- [8] PICKERSGILL B. Domestication of plants in the Americas: insights from mendelian and molecular genetics[J]. *Annals of Botany*, 2007, 100(5): 925-940.
- [9] VAN ZONNEVELD M, RAMIREZ M, WILLIAMS D E, PETZ M, MECKELMANN S, AVILA T, BEJARANO C, RÍOS L, PEÑA K, JÄGER M, LIBREROS D, AMAYA K, SCHELDEMAN X. Screening genetic resources of capsicum peppers in their primary center of diversity in Bolivia and Peru[J]. *PLoS One*, 2015, 10(9): e0134663.
- [10] KRAFT K H, BROWN C H, NABHAN G P, LUEDELING E, LUNA RUIZ J D J, COPPENS D'ECKENBRUGGE G, HIJMANS R J, GEPTS P. Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, *Capsicum annuum*, in Mexico[J]. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 2014, 111(17): 6165-6170.
- [11] 斯图尔特·沃尔顿. 魔鬼的晚餐: 改变世界的辣椒和辣椒文化[M]. 艾栗斯, 译. 北京: 社会科学文献出版社, 2020. WALTON S. The Devil's Dinner: a gastronomic and cultural history of chili peppers[M]. Ai S S, Trans. Beijing: Social Sciences Academic Press, 2020. (in Chinese)
- [12] LEVEY D J, TEWKSBURY J J, CIPOLLINI M L, CARLO T A. A field test of the directed deterrence hypothesis in two species of wild chili[J]. *Oecologia*, 2006, 150(1): 61-68.
- [13] 邹学校, 朱凡. 辣椒的起源、进化与栽培历史[J]. *园艺学报*, 2022, 49(6): 1371-1381. ZOU X X, ZHU F. Origin, evolution and cultivation history of the pepper[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2022, 49(6): 1371-1381. (in Chinese)
- [14] ESHBAUGH W H. Genetic and biochemical systematic studies of chili peppers (*Capsicum*-Solanaceae)[J]. *Bulletin of the Torrey Botanical Club*, 1975, 102: 396-403.
- [15] HEISER C B. *Capsicum* (Solanaceae), evolution of crop plants[M]. New York: Longman, 1976.
- [16] ANDREWS J. Peppers: the domesticated *Capsicums*[M]. Texas: University of Texas Press, 1995.
- [17] MAJOR R H. Select letters of christopher Columbus[M]. Cambridge: Cambridge University Press, 2012: 19-71.
- [18] Legal Nomads. A brief history of chili peppers[EB/OL]. [2022-06-01]. <https://www.legalnomads.com/about/>.
- [19] OVIEDO B J. Physiopathology of the ileocecal valve and adjacent regions[J]. *Schweiz Med Wochenschr*, 1950, 80(36): 976-979.
- [20] FUCHS L. New kreuterbuch[M]. Basel: Michael Isingrin, 1543.
- [21] 黄邦和, 萨那, 林被甸. 通向现代世界的 500 年[M]. 北京: 北京大学出版社, 1994. HUANG B H, SA N, LIN B D. The march towards the modern world: 1492—1992[M]. Beijing: Peking University Press, 1994. (in Chinese)
- [22] 郑南. 关于辣椒传入中国的一点思考[J]. *农业考古*, 2006(4): 177-184. ZHENG N. Thought and discussion on the introduction of

- Capsicum*[J]. *Agricultural Archaeology*, 2006(4): 177-184. (in Chinese)
- [23] HABIB I. The agrarian system of Mughal India: 1556-1707[M]. New York: Asia Publishing House, 1963.
- [24] 赵文红. 17 世纪上半叶欧洲殖民者与东南亚的海上贸易[M]. 昆明: 云南人民出版社, 2012.
- ZHAO W H. The maritime trade between Europeans and southeast Asia in the first half of the 17th century[M]. Kunming: Yunnan People's Publishing House, 2012. (in Chinese)
- [25] 邹学校, 马艳青, 戴雄泽, 李雪峰, 杨莎. 辣椒在中国的传播与产业发展[J]. *园艺学报*, 2020, 47(9): 1715-1726.
- ZOU X X, MA Y Q, DAI X Z, LI X F, YANG S. Spread and industry development of pepper in China[J]. *Acta Horticulturae Sinica*, 2020, 47(9): 1715-1726. (in Chinese)
- [26] YAMAMOTO S, DJARWANINGSIH T, WIRIADINATA H. *Capsicum pubescens* (Solanaceae) in Indonesia: its history, taxonomy, and distribution[J]. *Economic Botany*, 2013, 67(2): 161-170.
- [27] WALLIN N B. Chili: small fruit sets global palettes on fire [EB/OL]. (2004-06-01)[2022-06-01]. <http://yaleglobal.yale.edu/about/chili.jsp>.
- [28] 山本纪夫. 辣椒的世界史: 横跨欧亚非的寻味旅程, 一场热辣过瘾的餐桌革命[M]. 陈娴若, 译. 台湾: 马可孛罗出版社, 2018.
- YAMAMOTO Y. World history of pepper: a journey across Europe, Asia, and Africa, a hot table revolution[M]. CHEN X R, Trans. Taiwan: Marco Polo Press, 2018. (in Chinese)
- [29] 胡义尹. 明清民国时期辣椒在中国的引种传播研究[D]. 南京: 南京农业大学, 2014.
- HU Y Y. Research on the dispersal of chili pepper from Ming and Qing dynasty to Republic of China[D]. Nanjing: Nanjing Agricultural University, 2014. (in Chinese)
- [30] 邹学校, 朱凡. 辣椒传入中国的途径与传播路径[J]. *湖南农业大学学报(自然科学版)*, 2020, 46(6): 629-640.
- ZOU X X, ZHU F. The path of pepper introduction into China and its spreading route in China[J]. *Journal of Hunan Agricultural University (Natural Sciences)*, 2020, 46(6): 629-640. (in Chinese)
- [31] CHIOU K L, HASTORF C A, BONAVIA D, DILLEHAY T D. Documenting cultural selection pressure changes on chile pepper (*Capsicum baccatum* L.) seed size through time in coastal Peru (7 600 B.P.–present)[J]. *Economic Botany*, 2014, 68(2): 190-202.
- [32] PICKERSGILL B. The archaeological record of chili peppers (*Capsicum* spp.) and the sequence of plant domestication in Peru[J]. *American Antiquity*, 1969, 34(1): 54-61.
- [33] FOSTER N, CORDELL L S. Chilies to chocolate: food the Americas gave the world[M]. Arizona: University of Arizona Press, 1992.
- [34] ROZIN P, SCHILLER D. The nature and acquisition of a preference for chili pepper by humans[J]. *Motivation and Emotion*, 1980, 4(1): 77-101.
- [35] LEONARD A. Why revolutionaries love spicy food[J]. *Nautilus*, 2018.
- [36] PERRY L, DICKAU R, ZARRILLO S, HOLST I, PEARSALL D M, PIPERNO D R, BERMAN M J, COOKE R G, RADEMAKER K, RANERE A J. Starch fossils and the domestication and dispersal of chili peppers (*Capsicum* spp. L.) in the Americas[J]. *Science*, 2007, 315(5814): 986-988.
- [37] BASU S K, DE A K. *Capsicum*: historical and botanical perspectives[M]. Boca Raton: CRC Press, 2003.
- [38] BOSLAND P W, VOTAVA E J, VOTAVA E M. Peppers: vegetable and spice *Capsicums*[M]. UK: CABI, 2012: 14-39.
- [39] MATSUSHIMA K I, SARITNUM O, HAMAUZU Y, ADACHI R, HARADA K, MINAMI M, NEMOTO K. Evaluation of the functional properties of chili pepper varieties 'Rocot' (*Capsicum pubescens* Ruiz. & Pav.) and 'Botankoshou' (*C. annuum* L.), which are suitable for growing in cool areas[J]. *Horticultural Research*, 2010, 9(2): 243-248.
- [40] HEYNE K. Tumbuhan berguna Indonesia[C]. Koperasi Karyawan Departemen Kehutanan, 1987: 1707-1710.
- [41] YAMAMOTO S, NAWATA E. *Capsicum frutescens* L. in Southeast and East Asia, and its dispersal routes into Japan[J]. *Economic Botany*, 2005, 59(1): 18-28.
- [42] YAMAMOTO S, NAWATA E. Use of *Capsicum frutescens* L. by the Indigenous Peoples of Taiwan and the Batanes Islands[J]. *Economic Botany*, 2009, 63(1): 43-59.
- [43] YAMAMOTO S, MATSUMOTO T, NAWATA E. *Capsicum* use in Cambodia: the continental region of Southeast Asia is not related to the dispersal route of *C. frutescens* in the Ryukyu Islands[J]. *Economic Botany*, 2011, 65: 27-43.
- [44] RUMPF G E. *Het Amboinsche kruid-boek*[M]. Amsterdam: François Changuion, 1741.
- [45] BLUME C L. *Bijdragen tot de flora van Nederlandsch Indië*[M]. Batavia: Ter Lands drukkerij, 1826.
- [46] MIQUEL F A W. *Flora van Nederlandsch Indië*[M]. Amsterdam: C. G. Van Der Post, 1860.
- [47] KOORDERS S H. *Verslag eener botanische dienstreis door de Minahasa tevens eerste overzicht der flora van N.O. Celebes*[C]. Mededeelingen Uit's Lands Plantentuin, 1898, 19: 332-339.
- [48] OCHSE J J, BAKHUIZEN VAN DEN BRINK R C. *Vegetables of the Dutch East Indies*. (English edition of *Indische Groenten*)[J]. *Vegetables of the Dutch East Indies*, 1931:

- 668-673.
- [49] HEYNE K. De nuttige planten van Indonesië (The useful plants of Indonesia)[J]. Bandung: Van Hoeve, 1950, 2.
- [50] KOORDERS S H. Exkursionsflora von Java, umfassend die blütenpflanzen mit besonderer berücksichtigung der im hochgebirge wildwachsenden arten: bd. Dikotyledonen (Metachlamydeae)[M]. 3. G. Fischer, 1912.
- [51] BACKER C R, BAKHUIZEN V D B. Flora of Java (Spermatophytes Only), vol. II Noordhoff[J]. Groningen, the Netherlands, 1965, 2: 111-160.
- [52] SMITH C E. Plant remains[J]. The Prehistory of the Tehuacan Valley, 1967, 1: 220-255.
- [53] DJARWANINGSIH T. *Pemanfaatan jenis-jenis cabai (Capsicum spp.) sebagai tanaman hias*[J]. Buletin Kebun Raya, 1983, 6(2): 45-52.
- [54] DJARWANINGSIH T. Jenis-jenis *Capsicum L.* (Solanaceae) di Indonesia[C]. Berita Biologi, 1986, 3(5): 225-228.
- [55] DJARWANINGSIH T. Cabai merah dan kerabatnya di Indonesia[J]. Nekabija, 1990, 1: 18-21.
- [56] WIEN H C. Plant resources of South-East Asia No. 8 vegetables[J]. Scientia Horticulturae, 1995, 62(3): 202-203.
- [57] NESBITT M, DE GUZMAN C C, SIEMONSMA J S. Plant Resources of South-East Asia no 13: spices[J]. Kew Bulletin, 2000, 55(4): 1016.
- [58] TRIPODI P, RABANUS-WALLACE M T, BARCHI L, KALE S M, ESPOSITO S, ACQUADRO A, SCHAFLEITNER R, VAN ZONNEVELD M, PROHENS J, DIEZ M J, BÖRNER A, SALINIER J, CAROMEL B, BOVY A G, BOYACI F, PASEV G, BRANDT R, HIMMELBACH A, PORTIS E, FINKERS R, LANTERI S, PARAN I, LEFEBVRE V, GIULIANO G, STEIN N. Global range expansion history of pepper (*Capsicum* spp.) revealed by over 10,000 genebank accessions[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2021, 118(34): e2104315118.
- [59] DIAMOND J M. Evolution, consequences and future of plant and animal domestication[J]. Nature, 2002, 418: 700-707.
- [60] CASALE G. The ottoman age of exploration[M]. USA: Oxford University Press, 2010: 448-449.
- [61] RUSSELL-WOOD A J R. The portuguese empire, 1415-1808: a world on the move[M]. Baltimore: The Johns Hopkins University Press, 1998.
- [62] FLYNN D O, GIRALDEZ A. China and the *Manila galleons*[J]. Japanese Industrialization the Asian economy, 1994: 71-90.
- [63] BARBER I G. A fast yam to Polynesia: new thinking on the problem of the American sweet potato in Oceania[J]. Rapa Nui Journal, 2012, 26: 31-42.
- [64] ERICKSON D L, SMITH B D, CLARKE A C, SANDWEISS D H, TUROSS N. An Asian origin for a 10,000-year-old domesticated plant in the Americas[J]. Proceedings of the National Academy of Sciences, 2005, 102(51): 18315-18320.
- [65] DISNEY A R. Twilight of the pepper Empire: portuguese trade in Southwest India in the early seventeenth century[M]. Cambridge: Harvard University Press, 1978: 547-549.