

800

2003-2005

תקופת המחקר:

261-0433-05

קוד מחקר:

Subject: IDENTIFICATION OF GENES THAT INCREASE SUGAR CONTENT AND IMPROVE TASTE IN PEPPER

Principal investigator: ILAN FARAN

Cooperative investigator: ARTHUR SCHAFER

Institute: Agricultural Research Organization (A.R.O)

שם המחקר: זיהוי גנים להעלאת תכולת סוכרים ושפור הטעם של פרי הפלפל

חוקר ראשי: אילן פארן

חוקרים שותפים: ארתור שפר

מוסד: מנהל המחקר החקלאי, ת.ד. 6 בית דגן 50250

תקציר

בשנים האחרונות חל שפור באיכות זני פלפל מטיפוס בלוקי אך לא הושם דגש מספיק לשיפור טעם הפרי. מרכיב עיקרי של טעם הפרי הוא רמת המתקיות אך הבסיס הגנטי לשונות ברמת המתקיות (הצטברות סוכרים) בפלפל אינו ידוע.

מטרות המחקר:

1. אפיון שונות בתכולת והרכב סוכרים במגוון רחב של קווי פלפל כדי לזהות קוים בעלי תכולת סוכר ייחודית.
 2. זיהוי ומיפוי גנים עיקריים המעלים תכולת סוכר בפלפל.
 3. אפיון ביוכימי של קוים בעלי רמת סוכר ייחודית.
- מהלך העבודה והתוצאות:** פרות בשלים נקטפו מ 142 קווי פלפל ממינים שונים ונעשה להם מיצוי והפרדת סוכרים באנליזת HPLC. בדיקה זו אפשרה זיהוי של מספר קוים עשירים בסוכרוז (למעלה מ 50% מכלל הסוכרים) ובעלי יחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז. פרות פלפל רגילים הם בעלי תכולת סוכרוז נמוכה ויחס שוה של פרוקטוז לגלוקוז. לתכולת סוכרוז גבוהה ויחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז פוטנציאל להגברת המתקיות ולכן נעשתה סלקציה לתכונות אלו. בוצעו הכלאות בין קווי הורים אלו ליצירת אוכלוסיות מתפצלות לברור הבסיס הגנטי של תכונות אלו. התפלגות התכונות בדור F2 העידה על בקרה רב גנית. כדי למפות את הגנים המבקרים צבירת סוכרוז ויחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז מיפנו גנים מועמדים כגון אינוורטז חומצי וסוכרוז סינטאז וכן סמנים מולקולרים מסוג RFLP ו RAPD המפוזרים בגנום באופן אקראי, אולם לא זיהינו תאחיזה של סמנים אלו לגנים עיקריים המבקרים את התכונות. זוהה קו אינטרוגרסיה IL 562 המכיל מחדר מכרומוזום 9 ממין הבר *Capsicum chinense* שבו יש עליה בכ 20% ברמת כלל סוכרים מסיסים. בוצעה הכלאה בין קו זה לקו בעל פרי בלוקי טיפוסי ליצירת אוכלוסיה מתפצלת למיפוי הגן המעלה את תכולת הסוכרים. הגן(ים) להעלאת תכולת סוכרים מופה לרזולוציה גבוהה וניתן יהיה להעבירו לרקעים של קווי השבחה מתקדמים על מנת לשפר את רמת המתקיות וטעם הפרי.

דוח לתוכנית מחקר 261-0433-05

זיהוי גנים להעלאת תכולת סוכרים ושפור הטעם של פרי הפלפל

Identification of genes that increase sugar content and improve taste in pepper

מוגש לקרן המדען הראשי במשרד החקלאות

ע"י

אילן פארן, ילנה בורובסקי וארי שפר, המכון לגדולי שדה, מנהל המחקר החקלאי

בני גמליאל, מו"פ לכיש

Ilan Paran, Yelena Borovsky and Ari Schaffer. Department of Vegetable
Research, The Volcani Institute, P. O. Box 6, Bet Dagan 50250. Email:
iparan@volcani.agri.gov.il

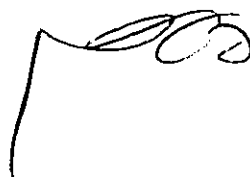
Beni Gamliel, Lachish R & D Station

מאי 2006

הממצאים בדוח זה הינם תוצאות ניסויים.

הניסויים מהווים המלצות לחקלאים: לא

חתימת החוקר:



תקציר

בשנים האחרונות חל שפור באיכות זני פלפל מטפוס בלוקי אך לא הושם דגש מספיק לשפור טעם הפרי. מרכיב עיקרי של טעם הפרי הוא רמת המתיקות אך הבסיס הגנטי לשונות ברמת המתיקות (הצטברות סוכרים) בפלפל אינו ידוע. מטרת המחקר הן: 1. איפיון שונות בתכולת והרכב סוכרים במגוון רחב של קוי פלפל כדי לזהות קוים בעלי תכולת סוכר יחודית. 2. זיהוי ומיפוי גנים עקריים המעלים תכולת סוכר בפלפל. 3. איפיון ביוכימי של קוים בעלי רמת סוכר יחודית. פרות בשלים נקטפו מ 142 קוי פלפל ממינים שונים ונעשה להם מיצוי והפרדת סוכרים באנליזת HPLC. בדיקה זו אפשרה זיהוי של מספר קוים עשירים בסוכרוז (למעלה מ 50% מכלל הסוכרים) ובעלי יחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז. פרות פלפל רגילים הם בעלי תכולת סוכרוז נמוכה ויחס שווה של פרוקטוז לגלוקוז. לתכולת סוכרוז גבוהה ויחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז פוטנציאל להגברת המתיקות ולכן נעשתה סלקציה לתכונות אלו. בוצעו הכלאות בין קוי הורים אלו ליצירת אוכלוסיות מתפצלות לברור הבסיס הגנטי של תכונות אלו. התפלגות התכונות בדור F2 העידה על בקרה רב גנית. כדי למפות את הגנים המבקרים צבירת סוכרוז ויחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז מיפנו גנים מועמדים כגון אינוורטז חומצי וסוכרוז סינטאז וכן סמנים מולקולריים מסוג RFLP ו RAPD המפוזרים בגנום באופן אקראי, אולם לא זיהינו תאחיזה של סמנים אלו לגנים עקריים המבקרים את התכונות. זוהה קו אינטרוגרסיה IL 562 המכיל מחדר מכרומוזום 9 ממין הבר *Capsicum chinense* שבו יש עליה בכ 20% ברמת כלל סוכרים מסיסים. בוצעה הכלאה בין קו זה לקו בעל פרי בלוקי טפוזי ליצירת אוכלוסיה מתפצלת למיפוי הגן המעלה את תכולת הסוכרים. הגן(ים) להעלאת תכולת סוכרים מופה לרזולוציה גבוהה וניתן יהיה להעבירו לרקעים של קוי השבחה מתקדמים על מנת לשפר את רמת המתיקות וטעם הפרי.

מבוא

בשנים האחרונות חל שפור בדרישות האיכות של זני פלפל מטפוס בלוקי כגון רגולריות, עוצמת צבע גבוהה ומוצקות, אך לא הושם דגש מספיק לשפור טעם הפרי. מרכיב עיקרי של טעם הפרי הוא רמת המתיקות הנובעת מהצטברות סוכרים במהלך הבשלת הפרי. בפרי פלפל בשל הסוכרים העיקריים הם גלוקוז ופרוקטוז המצויים ביחס שווה ואילו סוכרוז מצוי ברכוזים נמוכים. בעגבניה נמצאה שונות גנטית בפרופיל הסוכרים בפרי ונמצאו קוים בעלי יחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז וקוים בעלי רכוז גבוה של סוכרוז. לפירות אוגרים סוכרוז וכן לאלו בעלי יחס גבוה של פרוקטוז לגלוקוז יש פוטנציאל להגברת המתיקות ושיפור הטעם ולכן הושם דגש על שתי תכונות אלו במחקר זה. בפלפל לא אותרה שונות דומה עד כה ולכן אחת ממטרות המחקר היא לערוך סקר של שונות בסוג *Capsicum* על מנת לזהות קוים בעלי פרופיל סוכרים יחודי שהוא בעל פוטנציאל להגביר את רמת המתיקות.

גישה נוספת להעלאת תכולת הסוכרים היא זיהוי גנים עקריים (quantitative trait locus, QTL) המבקרים את הצטברות הסוכרים ומקורם ממיני בר בעלי רמת סוכרים גבוהה. בשנים האחרונות פיתחנו אוכלוסיות מיפוי מהכלאות של פלפל בלוקי עם מיני בר וזיהינו מספר אתרים בגנום ע"י אנליזה

של סמנים מולקולריים בהם האללים של מין הבר תורמים להעלאת רמת הסוכרים. אחד מהקוים בהם היתה העלאה של רמת הסוכרים הוא קו האינטרוגרסיה IL 562. קו זה מכיל מחדר ממין הבר *C. chinense* בכרומוזום 9 והוא בעל פרי עם ערך בריקס הגבוה בכ 20% מקו הבקורת 100/63 שהוא איזוגני לו פרט למקטע בכרומוזום 9. מטרה שניה של המחקר היתה לאושש את האפקט של העלאת תכולת הסוכרים בקו זה ולמפות את ה QTL לבריקס גבוה בקו האינטרוגרסיה IL 562.

תוצאות

סקר שונות של קוי פלפל: באביב/קיץ 2003 נשתלו בחוות לכיש בשדה הפתוח 94 קוי פלפל השייכים ל 4 מיני פלפל שונים. 48 קוים נוספים נשתלו בשנת 2005 במכון וולקני, סה"כ 142 קוים המייצגים חמישה מיני פלפל. שלש פרות בשלים נקטפו מכל צמח ועברו תהליך של מיצוי הסוכרים והרצה ב HPLC. עבור כל קו נמדדו ערכי בריקס (TSS), גלוקוז, פרוקטוז, סה"כ סוכרים היחס בין פרוקטוז לגלוקוז ו % סוכרוז (טבלה 1). ממוצע היחס פרוקטוז/גלוקוז בכל הקוים היה 1.2. הקו 126 היה בעל היחס הגבוה ביותר (2.55). לקו CA4 היה יחס פרוקטוז/גלוקוז גבוה - 1.7 והוא שמש ליצירת אוכלוסיה מתפצלת. הקו 126 נבדק רק בשנה השניה של המחקר ולכן לא ניתן היה להספיק ליצור אוכלוסיה מתפצלת איתו במסגרת לוח הזמנים של תוכנית המחקר. ממוצע אחוז סוכרוז בכלל הקוים היה 10.7. שני קוי בר מהמין *C. annuum* הראו % סוכרוז גבוה באופן בולט: הקו 1937 היה בעל ערך של 60% סוכרוז ואילו הקו DZ11 היה בעל ערך של 53% סוכרוז בפרי. נמצאה שונות רבה בכלל תכולת הסוכרים בפירות השונים. הקו בעל תכולת סוכרים הגבוהה ביותר הוא 130 המכיל 94 מיליגרם סוכר לגרם פרי טרי ובעל בריקס של 16.4.

על מנת ללמוד את דגם ההורשה ולאתר את הגנים העקריים המבקרים את התכונות של צבירת סוכרוז גבוהה ויחס גבוה של פרוקטוז/גלוקוז בצענו הכלאות בין הקוים CA4 ו DZ11 ליצירת אוכלוסית F2. צמחי F2 (126 צמחים) וכן 10 צמחי הורים ו F1 גודלו בחוות לכיש בחורף 2005/2006. מכל צמח נקטפו 3-4 פירות שנבדקו לתכולת סוכרים באנליזת HPLC. ממוצעי ההורים היו דומים לממוצעים בסריקה הראשונית של הקוים (טבלה 2). הקו CA4 היה בעל אחוז סוכרוז נמוך (14%) ובעל יחס פרוקטוז/גלוקוז גבוה (1.7). הקו DZ11 היה בעל אחוז סוכרוז גבוה (53%) ובעל יחס פרוקטוז/גלוקוז נמוך (0.6). ראוי לציין כי תכולת הסוכרים הכללית של CA4 היתה גבוהה פי יותר מ 3 מ DZ11.

התפלגות התכונות השונות בדור F2 מוצגת באיור 1. התפלגות תכולת הסוכרים דומה להתפלגות רציפה של תכונות כמותיות ומעידה על כך שהבקרה הגנטית של התכונות היא מורכבת ומבוקרת ככל הנראה על מספר גנים.

הקורלציות בין התכונות בדור F2 מוצגות בטבלה 3. תכולת גלוקוז נמצאת בקורלציה חיובית גבוהה ($r=0.83$) עם תכולת פרוקטוז וממצא זה תואם את היחס של 1:1 המקובל בפרי פלפל בין שני סוכרים אלו. לעומת זאת הקורלציה של תכולת גלוקוז ופרוקטוז עם סוכרוז אינה מובהקת. תכולת כלל סוכרים

נמצאת בהתאמה בקורלציה חיובית גבוהה עם תכולת גלוקוז ופרוקטוז וללא קורלציה מובהקת עם תכולת סוכרוז. לעומת זאת תכולת כלל סוכרים נמצאת בקורלציה שלילית מובהקת עם אחוז סוכרוז ($r=-0.6$) כלומר פירות בעלי אחוז סוכרוז גבוה הם בעלי תכולת סוכרים כללית נמוכה.

במטרה לנסות למפות את הגנים המבקרים את התכונות של יחס פרוקטוז/גלוקוז גבוה ואחוז סוכרוז גבוה נקטנו בשלש שיטות. בשיטה ראשונה בדקנו אסוציאציה של צבירת סוכרוז עם שני אנזימים מרכזיים במטבוליזם של סוכרוז- Acid invertase ו Sucrose synthase. בעגבניה נצפתה אסוציאציה בין פעילות האנזים Acid invertase וצבירת סוכרוז כאשר בקוים עשירים בסוכרוז המכילים אינטרוגרסיות ממספר מיני בר, היתה פעילות נמוכה מאד של האנזים (האנזים מפרק את הסוכרוז לגלוקוז ופרוקטוז). התכונה של צבירת סוכרוז בפרי העגבניה נמצאה כמבוקרת ע"י גן יחיד רצסיבי ומאוחר יותר נמצא שיש תאחיזה גנטית מלאה בין תכונת צבירת סוכרוז לגן Acid invertase. מכיון שהביולוגיה של התפתחות הפרי ובכלל זה מטבוליזם של צבירת סוכרים דומה בין עגבניה ופלפל, הנחת העבודה שלנו היתה שהגן המרכזי המבקר צבירת סוכרוז בפלפל הוא Acid invertase. בדקנו פעילות של שני האנזימים בפירות משני ההורים של האוכלוסיה המתפצלת בשלשה שלבי התפתחות שונים (20, 40, ו 60 ימים לאחר תחילת חנטה, איור 2). כצפוי בקו DZ11 שאוגר סוכרוז, היתה פעילות Acid invertase נמוכה יותר בשלב פרי בשל מאשר בקו CA4 שאינו אוגר סוכרוז. לעומת זאת לא ניצפו הבדלים בפעילות האנזים Sucrose synthase בין שני ההורים. במטרה לבדוק אפשרות קיום תאחיזה גנטית בין שני הגנים המועמדים לבין תכולת הסוכרים, הגברנו ב PCR את שני הגנים מ DNA גנומי של שני ההורים ומצאנו שונות ברצף הגנים בין שני ההורים שאיפשרה בדיקת ההתפצלות באוכלוסיה המתפצלת. בנוסף להיפוטזת העבודה ולנתוני פעילות Acid invertase לא נמצאה תאחיזה מובהקת בין הגנים לתכונות (טבלה 4).

תכונת יחס גבוה של פרוקטוז/גלוקוז מבוקרת בעגבניה ע"י גן יחיד שמופה לכרומוזום 4 בתאחיזה לסמן ADH. בדיקת ההתפצלות של סמן זה באוכלוסית הפלפל הראתה אי קיום תאחיזה בין הגן לתכונה (טבלה 4). השיטה השנייה בה נקטנו למיפוי הגנים המבקרים את התכונות היא בדיקת ההתפצלות של סמני RFLP המכסים את מירב הגנום של הפלפל ומייצגים את 12 הכרומוזומים. בשלב ראשון נסרקו כ 100 סמני RFLP על DNA של שני ההורים. 61 סמנים נמצאו פולימורפים בין ההורים, ההתפצלות שלהם נבדקה באוכלוסית F2 ובדקה השפעת הסמנים על התכונות ע"י אנליזת שונות (single marker analysis). אולם בדיקת מובהקות האסוציאציה בין הסמנים לתכונות לא זיהתה סמנים בעלי מובהקות גבוהה לתכונות (טבלה 4).

השיטה השלישית בה נקטנו למיפוי הגנים המבקרים את התכונות היא סריקת סמני RAPD על DNA מבאלקים של צמחי F2 בעלי ערך גבוה ונמוך לתכונות בשיטת Bulk segregant analysis (BSA). בשיטה זו סמנים פולימורפים בין שני ההורים וגם בין שני הבאלקים הם מועמדים לקיום תאחיזה עם הגנים המבקרים את התכונות. סה"כ נסרקו כ 300 פריימרים שונים (כאשר כל פריימר מגביר כ 5 בנדים שונים המייצגים אתרים שונים ואקראיים בגנום) על ההורים ועל הבאלקים אולם לא נמצאו סמנים פולימורפים בין הבאלקים (איור 3).

יצרנו אוכלוסיית F2 מהכלאה בין קו האינטרוגרסיה IL 562 המכיל מחדר של כרומוזום 9 שמקורו בקו (*C. chinense*) PI 152225 וההורה (*C. annuum*) 100/63 שהוא איזוגני לקו האינטרוגרסיה (איור 4A). אוכלוסיה זו מופתה עם סמנים מולקולריים מכרומוזום 9 (על פי המפות הגנטיות הקיימות של פלפל ועגבניה) מה שאפשר יצירת מפה גנטית של קו האינטרוגרסיה (איור 4B). בנוסף, צמחי F2 רקומביננטים שימשו לאסוף זרעי F3. צמחי F3 גודלו בקיץ 2003 וסומנו עם הסמנים המולקולריים המתפצלים, דבר שאפשר קבוע תת-קוים הומוזיגוטים בדור F4 המאפשרים למקם את ה QTL להעלאת תכולת סוכרים בדיוק גבוה בתוך הקו IL 562. קו האינטרוגרסיה IL 562 שגודלו כ 13 cM פוצל לשני תת קוים, IL 73-6 ו IL 13-2. קוים אלו וכן קו ההורים גודלו בניסוי שדה בעונת אביב/קיץ 2004 ונמדדו לתכולת הסוכרים. נתוח שונות חד כווני להבדלים בתכולת הסוכרים אפשר מיקום ה QTL בקו האינטרוגרסיה (איור 4C). ממוצע כלל סוכרים מסיסים (בריקס) ב IL 562 היה 8.8 לעומת הקו האיזוגני 100/63 שהיה בעל בריקס של 6.7 (עליה ב 23% לעומת הבקורת). גם בטעימת הפרי ניתן היה לחוש הבדל משמעותי בטעם בין שני הפירות. ממוצעי שני תתי הקוים היו דומים (7.5 ו 7.8), הם נבדלו באופן מובהק מקו הבקורת (ברמת מובהקות 0.05) אך היו נמוכים יותר מהקו IL 562. הקו IL 73-6 הכיל אינטרוגרסיה בין הסמנים CT255-TG18 ואילו הקו IL 13-2 הכיל אינטרוגרסיה בין הסמנים TG225 ו SP9. האזור בין TG18 ו TG225 הוא רקומביננטי, כלומר בו חלה רקומבינציה בין שני הגנומים. נראה כי ה QTL נמצא בתוך האזור הרקומביננטי שכן שני תת הקוים בעלי אפקט מובהק על התכונה. הסבר אחר לתוצאות הוא שקיימים ב IL 562 שני QTL שונים, אחד ב IL 73-6 והשני ב IL 13-2.

דיון

סריקת שונות טבעית של תכולת סוכרים בסוג *Capsicum* לא דווחה עד כה בספרות. הנחת העבודה במחקר זה היתה ששונות כזו קיימת (כפי שקיימת בפרי העגבניה השייכת אף היא כמו הפלפל למשפחת הסולניים) אך לא דווחה שכן התכונה לא נמדדה באוסף גנטי מספיק גדול. מצאנו שונות בכלל תחולת הסוכרים, באחוז סוכרוז וביחס פרוקטוז/גלוקוז. מקורות שונות אלו שימשו ללמוד הבסיס הגנטי של התכונות ויהיו מקור להחדרת התכונות לקוי השבחה של פלפל. לגבי צבירת סוכרוז, זיהינו קוים האוגרים 50-60% סוכרוז מכלל הסוכרים, אולם לא זיהינו קוים האוגרים קרוב ל 100% סוכרוז כפי שקיימים בעגבניה. נראה שלמרות שהמטבוליזם הכללי של סוכרים דומה בין פלפל ועגבניה, הבקרה הגנטית של התכונות שנלמדו במחקר זה שונה בין המינים. בעוד צבירת סוכרוז ויחס גבוה של פרוקטוז/גלוקוז הן תכונות מונוגניות בעגבניה, תכונות אלו הן פוליגניות בפלפל. אולם יתכן שסריקה של קוי פלפל נוספים יאפשרו זיהוי מקורות מונוגנים לתכונות אלו. למרות שזיהינו הבדלים בפעילות האנזים Acid invertase בין שני ההורים (ואף זיהינו הבדלים בהתבטאות הגן ברמת ה RNA- תוצאות לא מובהקות), לא היתה תאחיזה גנטית בין הגן לצבירת סוכרוז. הסבר אפשרי לתוצאות אלו הוא שהגן המבקר צבירת סוכרוז בפלפל אינו Acid invertase עצמו אלא גן

או מספר גנים המבקרים את פעולת האנזים. לאור זאת שלא הצלחנו לאתר ע"י סריקת סמנים מולקולריים בכל הגנים תאחיזות מובהקות לשתי התכונות, נראה שתכונות אלו מבוקרות ע"י מספר גדול יחסית של גנים בעלי אפקט קטן ולא ע"י גן יחיד מרכזי.

קו האינטרוגרסיה IL 562 נמצא כמקור טוב להעלאת תכולת סוכרים. למרות שתחולת סוכרים מבוקרת ע"י מספר רב של גנים בעלי אפקט קטן יחסי, הצלחנו לבודד את ההשפעה של אזור גנומי קטן על התכונה. העלאת תחולת הסוכרים התבטאה בפרי מתוק וטעים יותר. קו ישמש מקור להעברת התכונה לקוי טיפוח.

סכום

מטרות המחקר לתקופת הדוח תוך התייחסות לתוכנית העבודה. 1. בצוע סקר שונות של קוי פלפל לתכולת סוכרים. 2. אנליזה גנטית של פרמטרים שונים של תכולת סוכרים באוכלוסיית F2 וסריקת האוכלוסייה ע"י סמנים מולקולריים מסוגים שונים למציאת תאחיזה בין הסמנים לגנים המבקרים את התכונות. 3. יצירת מפה גנטית ואוכלוסית מיפוי לזיהוי QTL המבקר תכולת סוכרים ממין הבר C. *chinense*.

עקרי הניסויים והתוצאות שהושגו בחקופה אליה מתייחס הדוח. בוצע סקר שונות ל 142 קוי פלפל וזהו שני קוי הורים בעלי פרופיל סוכרים יחודי להמשך העבודה. יצרנו אוכלוסית מיפוי F2 מהכלאה בין הורה בעל אחוז סוכרוז גבוה ויחס פרוקטוז/גלוקוז נמוך והורה בעל אחוז סוכרוז נמוך ויחס פרוקטוז/גלוקוז גבוה. נבדקו סמנים סוגים כגון RAPD, RFLP וגנים מועמדים אך לא נמצאה תאחיזה מובהקת בין הסמנים לתכונות. פותחו תת- קוי אינטרוגרסיה שמקורם מהקו IL 562 המכילים גנים המעלים את תכולת הסוכרים.

המסקנות המדעיות וההשלכות לגבי יישום המחקר והמשכן. השונות שאותרה בפלפל היא בעלת פוטנציאל להתדרת פרופיל סוכרים שונה מהמקובל כיום ולשפור רמת המתיקות בפרי.

הבעיות שנותרו לפתרון ואו השינויים שחלו במהלך העבודה. למרות המשאבים הרבים שהושקעו והסמנים הרבים שנבדקו באוכלוסית F2, לא נמצאו עדין סמנים בתאחיזה הדוקה ברמת מספקת לגנים המבקרים תכולת סוכרים.

האם הוחל כבר בהפצת הידע שנוצר בתקופת הדוח. לא

פרסום הדוח. ללא הגבלה.

טבלה 1. תכולת סוכרים של מיני פלפל

מספר	שם	מין	gr משקל פרי	TSS	Mg/Gr סוכרוז	Mg/Gr גלוקוז	Mg/Gr פרוקטוז	פרוק/גלוק	Mg/Gr סה"כ סוכר	% סוכרוז
1	Perennial	C. annuum	1.2	8.5	6.51	12.89	15.35	1.19	34.75	18.73
2	1937	C. annuum	40	8.8	44.15	15.27	13.36	0.87	72.79	60.66
3	dz11	C. annuum	2	9.2	18.16	8.20	7.37	0.90	33.73	53.83
4	dz10	C. annuum	6	10.3	6.64	22.72	26.11	1.15	55.47	11.98
5	maor	C. annuum	130	6.2	1.07	13.09	15.83	1.21	29.99	3.56
6	3929	C. annuum	25		4.51	15.12	20.72	1.37	40.35	11.18
7	dz4	C. annuum	0.28		17.20	12.86	12.58	0.98	42.64	40.34
8	dz12	C. annuum	2.4	8.8	4.90	18.45	17.72	0.96	41.07	11.93
9	dz3	C. annuum	0.22		21.82	19.26	18.74	0.97	59.82	36.47
10	dz8	C. annuum	2.8	9.6	6.72	21.08	23.77	1.13	51.57	13.03
11	dz9	C. annuum	1.8	7.3	2.54	12.58	16.58	1.32	31.70	8.02
12	dz5	C. annuum	1.6	8.4	5.92	15.16	18.79	1.24	39.86	14.85
13	dz7	C. annuum	1	12.9	8.56	22.23	21.90	0.99	52.70	16.25
14	pl152225	C. chinense	2.8	11.4	6.81	14.61	20.05	1.37	41.48	16.42
15	CA4	C. chinense	19	9.3	3.90	12.83	22.50	1.75	39.23	9.94
16	PI260429	C. chacoense	0.31	15.7	16.00	9.41	12.97	1.38	38.38	41.69
17	3701	C. annuum	21	8.1	3.28	24.80	29.84	1.20	57.92	5.66
18	100/67	C. annuum	156	6.2	1.52	16.83	20.06	1.19	38.41	3.96
19	100/63	C. annuum	263	6	9.14	18.69	20.71	1.11	48.55	18.84
20	Chabanero	C. chinense	14	7.5	3.35	17.87	23.59	1.32	44.81	7.48
21	6153	C. chinense	3.2	11.8	6.80	19.33	22.68	1.17	48.81	13.93
22	6125	C. chinense	11	9.8	6.60	22.67	24.25	1.07	53.52	12.33
23	6129	C. chinense	1.3	9	7.65	15.12	16.22	1.07	38.99	19.61
24	Pen3-4	C. baccatum	3.9	8.8	4.11	15.49	15.56	1.00	35.16	11.69
25	PM815	C. baccatum	8	9.1	6.59	21.01	21.44	1.02	49.05	13.44
26	Pen26	C. baccatum	13	8.3	11.57	27.29	22.64	0.83	61.50	18.80
27	4751	C. annuum	7.4	7.3	1.39	17.16	21.70	1.26	40.26	3.45
28	807	C. annuum	103	6	1.99	19.75	20.74	1.05	42.49	4.69
29	PM372-6	C. baccatum	83	6.8	1.23	16.82	18.44	1.10	36.49	3.36
30	"Bell"	C. annuum	39	10.5	6.12	34.44	31.84	0.92	72.40	8.45
31	Golden marconi	C. annuum	87	10.2	5.21	24.58	32.03	1.30	61.82	8.43
32	Red marconi	C. annuum	113	8.1	2.39	24.76	27.44	1.11	54.60	4.38
33	Giant aconcayagua	C. annuum	153	6.2	6.68	15.48	16.18	1.04	38.34	17.43
34	PA-426	C. baccatum	14	9.8	5.50	22.54	24.64	1.09	52.68	10.45
35	7500	C. chinense	16	12.2	7.41	30.71	35.82	1.17	73.94	10.02
36	7466	C. chinense	4.8	13.3	7.19	30.92	32.39	1.05	70.49	10.20
37	7490	C. chinense	16	8.6	7.84	16.80	22.08	1.31	46.72	16.77
38	5219	C. chinense	2.2	11	4.34	25.97	27.48	1.06	57.79	7.50
39	PI1721	C. chinense	13	6.4	0.00	0.15	0.30	2.05	0.45	0.00
40	5226	C. annuum	2.7	10.4	3.25	11.63	15.30	1.32	30.19	10.78
41	Ramiro	C. annuum	145	8.2	2.33	23.92	29.22	1.22	55.47	4.21
42	Tinker bell	C. annuum	16	7.1	3.68	12.19	18.95	1.55	34.82	10.58
43	Sweet bite	C. annuum	41	8.8	1.92	24.40	30.23	1.24	56.55	3.39
44	IL562	C. annuum	131	7.4	1.35	19.19	21.79	1.14	42.33	3.20
45	PM217	C. annuum	8.9	10.8	8.10	19.45	27.92	1.44	55.47	14.60

46	7566	C. chinense	1.5	14.8	9.45	24.51	27.07	1.10	61.04	15.48
47	7503	C. chinense	11	9.5	5.19	18.99	22.19	1.17	46.37	11.20
48	7497	C. chinense	20	11.1	4.77	19.23	23.23	1.21	47.23	10.10
49	7456	C. chinense	22	8	3.64	22.55	22.85	1.01	49.04	7.43
50	7551	C. chinense	70	10	5.76	29.44	31.94	1.09	67.14	8.57
51	7461	C. chinense	26	9.6	2.84	26.26	31.89	1.21	60.98	4.65
52	7187	C. chinense	16	10.1	5.69	25.44	31.94	1.26	63.07	9.02
53	7192	C. chinense	14	12.2	12.19	27.73	30.76	1.11	70.68	17.25
54	7477	C. chinense	15	7.9	3.70	16.44	20.02	1.22	40.17	9.22
55	7480	C. chinense	5.2	8.3	4.06	15.87	25.08	1.58	45.02	9.02
56	7478	C. chinense	6.4	12.9	9.77	27.56	31.01	1.13	68.34	14.29
57	7485	C. chinense	10	8.9	3.14	17.21	23.83	1.38	44.19	7.11
58	7488	C. chinense	15	9.3	3.38	15.46	17.43	1.13	36.26	9.31
59	7567	C. chinense	2.8	10.8	8.59	15.92	20.70	1.30	45.22	19.00
60	7462	C. chinense	28	8.2	6.10	22.59	29.08	1.29	57.76	10.55
61	7481	C. chinense	14	7	2.79	13.18	20.43	1.55	36.40	7.66
62	7483	C. chinense	3.8	8.7	4.18	16.10	28.72	1.78	48.99	8.52
63	7474	C. chinense	1.7	10.9	6.87	16.93	18.74	1.11	42.53	16.14
64	7414	C. chinense	61	10.4	8.03	26.61	33.36	1.25	68.01	11.81
65	7555	C. chinense	27	13.5	7.50	24.96	30.47	1.22	62.94	11.92
66	7468	C. chinense	4.5	9	5.63	27.42	19.72	0.72	52.78	10.68
67	7461	C. chinense	16	7.2	3.78	16.05	18.96	1.18	38.79	9.75
68	7475	C. chinense	1.5	12.9	5.48	16.90	19.73	1.17	42.11	13.02
69	7494	C. chinense	2.2	16.9	20.43	30.00	30.28	1.01	80.70	25.31
70	1091	C. chinense	35	8.7	4.43	22.85	30.03	1.31	57.31	7.73
71	1084	C. chinense	45	7.7	1.92	17.06	25.60	1.50	44.58	4.31
72	1082	C. chinense	84	7.2	3.24	24.82	28.66	1.15	56.71	5.71
73	1081	C. chinense	58	5.7	0.73	16.80	23.24	1.38	40.77	1.80
74	1077	C. chinense	85	7.6	1.82	26.08	28.16	1.08	56.05	3.24
75	1076	C. chinense	57	5.6	1.00	15.60	18.70	1.20	35.30	2.85
76	1075	C. chinense	79	8.2	3.58	22.31	29.89	1.34	55.77	6.41
77	1073	C. chinense	87	7.7	1.36	27.11	30.52	1.13	58.99	2.31
78	1070	C. chinense	45	7	5.33	17.96	22.57	1.26	45.86	11.63
79	1068	C. chinense	143	4.2	0.51	8.23	10.98	1.33	19.72	2.59
80	1065	C. chinense	75	9	3.78	28.84	34.54	1.20	67.17	5.63
81	1064	C. chinense	5	10.2	3.43	23.81	28.08	1.18	55.32	6.20
82	1063	C. chinense	51	7.1	1.25	17.66	24.87	1.41	43.78	2.86
83	1061	C. chinense	94	7.5	1.87	26.27	27.68	1.05	55.82	3.35
84	1001	C. chinense	19	13.7	6.68	40.23	46.81	1.16	93.71	7.13
85	188-2	C. frutescens	1.13		9.65	45.18	37.96	0.84	92.79	10.40
86	188-2	C. frutescens	2.48	10.6	5.74	32.36	30.56	0.94	68.66	8.37
87	188-2	C. frutescens	1.75	14.5	6.33	33.62	34.44	1.02	74.39	8.51
88	188-1	C. frutescens	2.76	6.3	11.98	9.07	7.54	0.83	28.59	41.90
89	188-1	C. frutescens	4.2	4.7	7.25	7.42	4.99	0.67	19.66	36.86
90	188-1	C. frutescens	2.57	3.4	2.38	7.04	4.22	0.60	13.64	17.44
91	125-1	C. chinense	4.5	7	3.58	6.16	11.92	1.94	21.67	16.54
92	125-1	C. chinense	5.78	8.1	4.40	9.94	15.70	1.58	30.04	14.64
93	125-1	C. chinense	4.21	7.5	2.83	21.89	24.54	1.12	49.26	5.74
94	125-2	C. chinense	3.18	8	2.95	22.64	25.41	1.12	51.01	5.78
95	125-2	C. chinense	2.43	12.3	5.67	22.98	29.21	1.27	57.85	9.80
96	125-2	C. chinense	2.94	8.3	3.25	23.19	28.06	1.21	54.51	5.96
97	126	C. chinense	4.15	9	2.48	8.24	20.99	2.55	31.71	7.83

98	126	C. chinense	3.58	9.8	3.47	12.34	21.72	1.76	37.54	9.26
99	126	C. chinense	2.4	10.3	3.09	9.00	18.65	2.07	30.73	10.05
100	128	C. chinense	1.31	9.3	3.15	13.01	15.92	1.22	32.07	9.81
101	128	C. chinense	3.32	7.1	2.23	10.71	13.51	1.26	26.45	8.42
102	128	C. chinense	2.2	7.3	2.73	11.99	14.41	1.20	29.13	9.37
103	130	C. chinense	1.16	10.1	3.46	22.55	20.98	0.93	46.98	7.36
104	130	C. chinense	1.67	16.4	9.79	42.27	42.03	0.99	94.09	10.41
105	130	C. chinense	1.43	14.6	11.42	39.12	35.55	0.91	86.09	13.27
106	160	C. chinense	10.61	6.4	1.77	15.16	17.38	1.15	34.31	5.17
107	160	C. chinense	9.61	5.5	0.95	13.45	16.41	1.22	30.81	3.07
108	160	C. chinense	7.52	7	1.72	17.49	19.50	1.12	38.72	4.45
109	159-2	C. chinense	2.9	8.9	1.14	12.77	20.37	1.59	34.28	3.34
110	159-2	C. chinense	2.26	8.8	0.73	10.95	18.86	1.72	30.54	2.38
111	159-2	C. chinense	4.3	6.6	0.99	13.71	19.96	1.46	34.67	2.87
112	157-1	C. chinense	1.93	8.3	1.70	15.69	23.95	1.53	41.35	4.12
113	157-1	C. chinense	2.59	7.9	1.47	18.20	22.98	1.26	42.65	3.45
114	157-1	C. chinense	2.02	9.2	1.96	22.38	25.77	1.15	50.11	3.90
115	149	C. chinense	2.72	11.1	3.04	36.60	31.54	0.86	71.18	4.27
116	149	C. chinense	1.96	11.6	3.29	36.50	32.51	0.89	72.30	4.55
117	149	C. chinense	1.56	13.2	3.55	41.00	36.67	0.89	81.22	4.37
118	152	C. chinense	0.91		4.20	24.15	24.72	1.02	53.07	7.92
119	152	C. chinense	0.81		3.88	17.27	19.45	1.13	40.60	9.56
120	131-2	C. chinense	1.02	9.8	1.85	19.63	19.44	0.99	40.92	4.52
121	131-2	C. chinense	2.84	7.8	1.49	20.17	20.36	1.01	42.02	3.55
122	131-2	C. chinense	1.63	9.7	0.90	20.22	20.06	0.99	41.18	2.18
123	159-1	C. chinense	2.98	7.8	0.92	17.25	22.47	1.30	40.64	2.26
124	159-1	C. chinense	4.78	6.6	0.78	11.57	16.68	1.44	29.03	2.69
125	159-1	C. chinense	4.39	8.2	1.76	18.53	23.96	1.29	44.24	3.97
126	154	C. chinense	2.36	8.5	2.30	23.32	32.62	1.40	58.24	3.96
127	154	C. chinense	2.67	9	2.39	22.56	33.01	1.46	57.97	4.13
128	154	C. chinense	2.68	8.7	2.66	24.42	35.14	1.44	62.22	4.27
129	147-2	C. chinense	2.71	7.1	2.08	17.27	18.64	1.08	37.99	5.48
130	147-2	C. chinense	1.87	7.6	3.01	18.28	19.59	1.07	40.88	7.35
131	147-2	C. chinense	2.19	7.6	2.28	18.68	18.53	0.99	39.50	5.77
132	143	C. chinense	3.6	9.1	1.49	22.31	23.73	1.06	47.53	3.14
133	143	C. chinense	4.01	8.3	2.06	18.12	23.22	1.28	43.40	4.74
134	143	C. chinense	2.89	9.4	2.83	26.18	29.30	1.12	58.31	4.86
135	142-2	C. chinense	2.35	11.3	2.85	21.37	23.59	1.10	47.81	5.96
136	142-2	C. chinense	3.31	9.9	2.25	22.05	25.49	1.16	49.79	4.52
137	142-2	C. chinense	3.64	9.8	2.70	22.15	25.02	1.13	49.87	5.41
138	142-1	C. chinense	2.95	11.4	2.14	33.78	30.32	0.90	66.25	3.24
139	142-1	C. chinense	4.93	9.3	1.36	25.32	23.00	0.91	49.68	2.74
140	184-2	C. frutescens	3.7	12.9	3.11	33.72	30.08	0.89	66.91	4.65
141	184-2	C. frutescens	3.08	8.9	2.98	27.45	23.52	0.86	53.95	5.52
142	184-2	C. frutescens	4.32	10.1	2.95	21.05	19.84	0.94	43.84	6.72
ממוצע			22.99	9.08	4.90	20.40	23.39	1.20	48.68	10.07

טבלה 2. ממוצעים ושגיאות תקן של תכולת סוכרים של הורים ו F1 של אוכלוסית המיפוי.

קו	בריקס	סוכרוז מג/גרם טרי	גלוקוז מג/גרם טרי	פרוקטוז מג/גרם טרי	סה"כ סוכרים מג/גרם משקל טרי	% סוכרוז	פרוקטוז/ גלוקוז
CA4	9.6±1.2	4.5±0.9	10.4±2.8	16.7±3.1	31.6±5.5	14.4±3.1	1.7±0.5
DZ11	7.2±1.5	4.1±0.8	2.2±0.6	1.4±0.7	7.8±1.2	53.4±8.1	0.6±0.3
F1	9.2±1.2	6.6±0.8	15.6±2.1	18.7±3.3	41.0±4.7	16.3±2.3	1.2±0.2

טבלה 3. קורלציות בין תכונות תכולת סוכרים באוכלוסית F2.

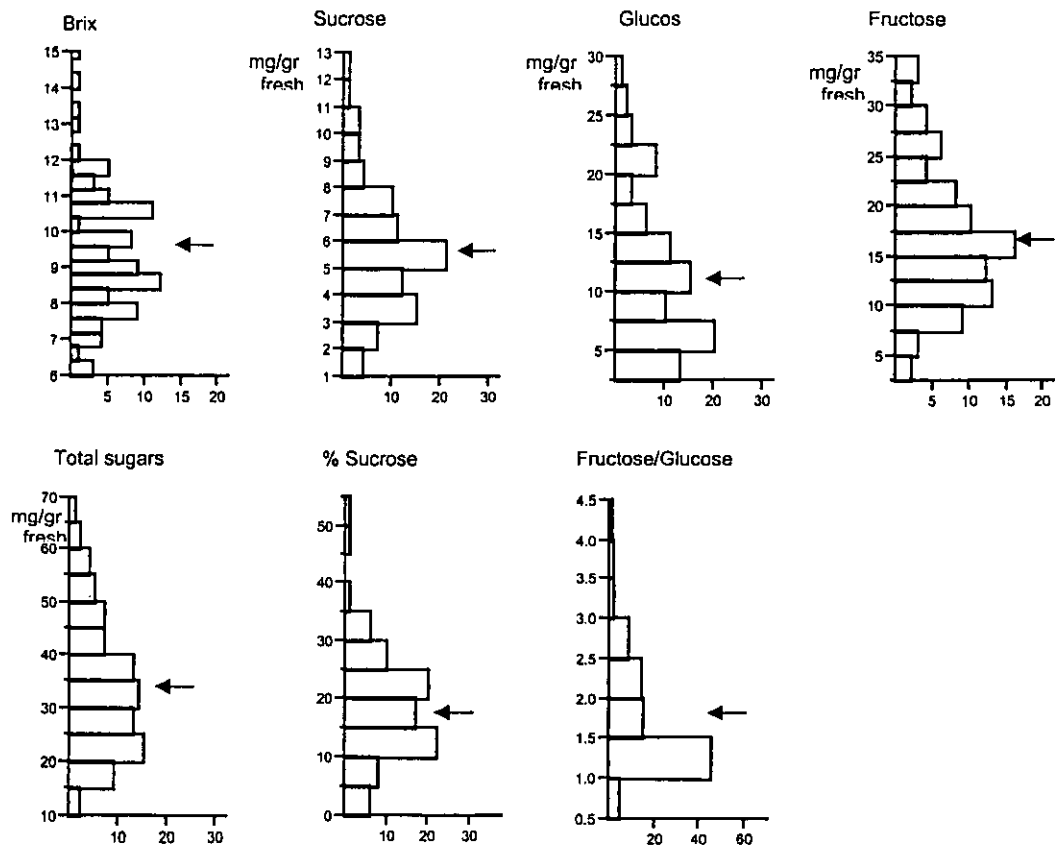
	בריקס	סוכרוז	גלוקוז	פרוקטוז	סה"כ סוכרים	% סוכרוז	פרוקטוז/גלוקוז
בריקס	1.0	0.29	0.36	0.33	0.4	-0.1	-0.33
סוכרוז	0.29	1.0	-0.09	-0.06	0.09	0.63	-0.02
גלוקוז	0.36	-0.1	1.0	0.83	0.93	-0.67	-0.55
פרוקטוז	0.33	-0.06	0.83	1.0	0.95	-0.69	-0.11
סה"כ סוכרים	0.41	0.09	0.93	0.95	1.0	-0.6	-0.34
% סוכרוז	-0.1	0.63	-0.67	-0.69	-0.6	1.0	0.18
פרוקטוז/גלוקוז	-0.3	-0.02	-0.55	-0.11	-0.34	0.1	1.0

טבלה 4. מובהקות הסמנים לתאחיזה עם גנים המבקרים תכולת סוכרים באוכלוסית F2.

מספר	סמן	כרומוזום	P %Suc	רמת מובהקות P Fru/Glu
1	TG510	1	0.1112	0.5832
2	TG53	1	0.9214	0.2173
3	PRIM2	1	0.4143	0.3482
4	CT165	1	0.1934	0.5918
5	TG77	1	0.7881	0.3351
6	TG197	1	0.4195	0.6874
7	TG255	1	0.8946	0.844
8	TG434	1	0.5027	0.322
9	CT131	1	0.7169	0.5946
10	TG158	1	0.1954	0.3044
11	TG650	1	0.5746	0.5684
12	CD66	2	0.2743	0.1383
13	TG48	2	0.7768	0.0533
14	TG141	2	0.4668	0.0346
15	TG195	2	0.5804	0.837
16	TG31	2	0.5475	0.2024
17	TG507	2	0.8582	0.4976
18	CD4L	3	0.3669	0.9814
19	TG404	3	0.37	0.9075
20	Acidinv	3	0.0586	0.6596
21	PRIM10	3	0.1143	0.3642
22	TG102	3	0.5207	0.5923
23	CT179D	3	0.9253	0.8664
24	CT179		0.251	0.0872
25	TG421	3	0.1931	0.815
26	TG417	3	0.5958	0.7428
27	TG417a		0.5092	0.3426
28	TG74	3	0.6105	0.8146
29	TG135	4	0.7469	0.867
30	TG120	4	0.0503	0.4661
31	TG498	4	0.8978	0.429
32	TG208	4	0.0428	0.8078
33	ADH1	4	0.0291	0.9276
34	TG516	4	0.5134	0.254
35	TG62	4	0.2301	0.9443
36	CD74	5	0.131	0.2403
37	TG483	5	0.7179	0.1668
38	CD25	6	0.4247	0.6971
39	TG422	6	0.4959	0.9138
40	PRIMFK	6	0.9019	0.4726
41	PG242	7	0.6295	0.8041
42	cd54	7	0.8254	0.8867
43	ct114	7	0.2973	0.8442
44	TG128	7	0.8366	0.4036
45	TG128a		0.3238	0.1704
46	TG176	8	0.64	0.163
47	tg558	9	0.3578	0.7785

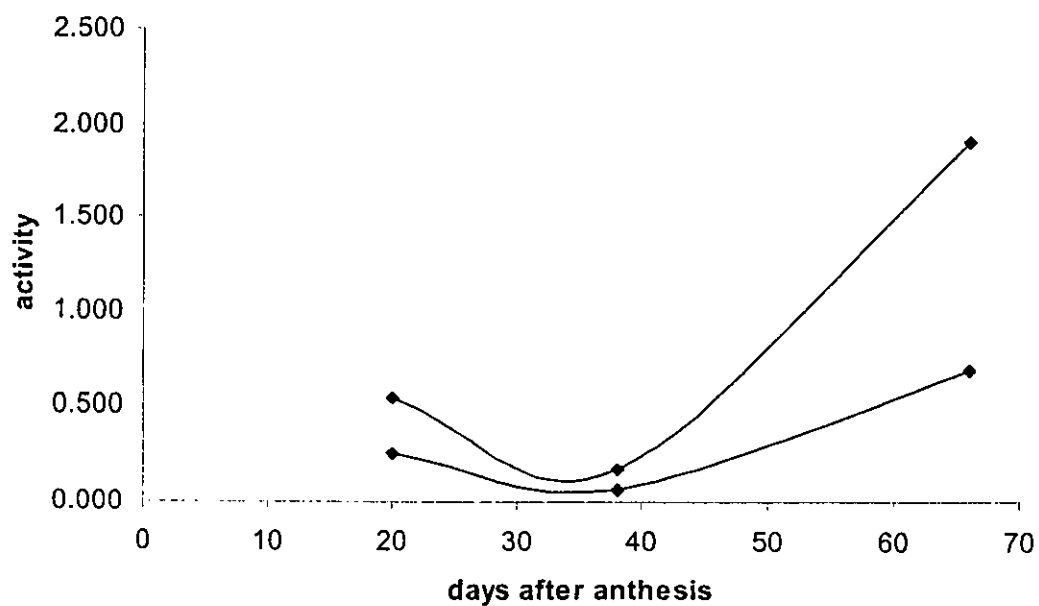
48	TG254	9	0.4087	0.8251
49	TG263	9	0.6734	0.8746
50	CT211	9	0.1765	0.2791
51	TG408	10	0.408	0.6222
52	TG395	10	0.1473	0.7902
53	CD72	10	0.6557	0.7386
54	TG619	10	0.7615	0.6041
55	TG105	11	0.1754	0.479
56	CD25	11	0.583	0.6899
57	T142	11	0.2746	0.4742
58	PRIM39	11	0.9034	0.6997
59	TG350	12	0.7623	0.6753
60	CT168	12	0.2079	0.9459
61	SucSyn	12	0.7033	0.8333

איור 1. התפלגות התכונות בF2.

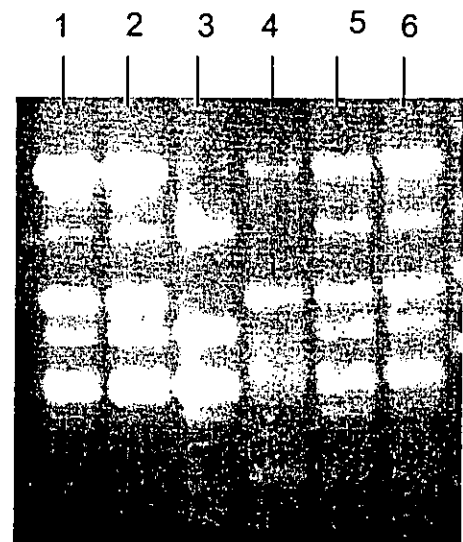


איור 2. פעילות האנזים אינוורטז חומצי (Acid invertase) בהורים.

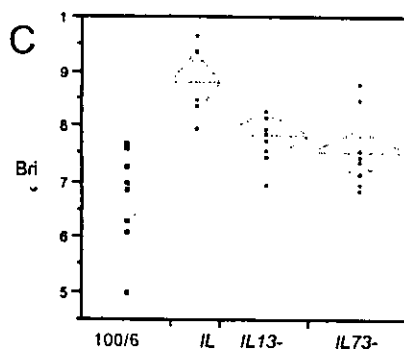
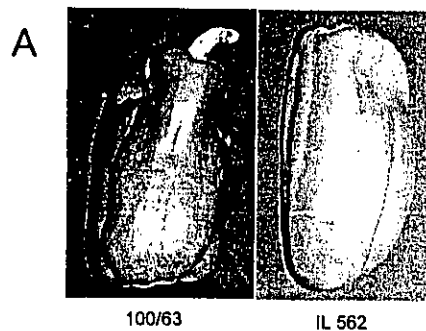
Acid invertase activity



איור 3. סריקת סמני RAPD על הורים ובאלקים מאוכלוסיות F2. 1- באלק של צמחים עם סוכרוז גבוה, 2- באלק של צמחים עם סוכרוז נמוך, 3- CA4, 4- DZ11, 5- באלק של צמחים עם יחס גבוה של פרוקטוז/גלוקוז, 6- באלק של צמחים עם יחס נמוך של פרוקטוז/גלוקוז.



איור 4. A. פרי של IL 562 ו 100/63. B. מפה של IL 562 ותת קוים. הצבע השחור מסמן גנום שמקורו במין הבר. הצבע הלבן מסמן אזור רקומביננטי בין הסמנים. C. ממוצעי הקוים וההורים.



Line	Mean Brix
100/6	6.7
IL	8.8
IL13-	7.8
IL73-	7.5

