УНИВЕРЗИТЕТ „СВ. КИРИЛ И МЕТОДИЈ“ во СКОПЈЕ
ФАКУЛТЕТ ЗА ЗЕМЈОДЕЛСКИ НАУКИ И ХРАНА

Надица Коле Сандева Атанасова

КАРАКТЕРИЗАЦИЈА И УТВРДУВАЊЕ НА ГЕНЕТСКА ВАРИЈАБИЛНОСТ ПОМЕЃУ МАКЕДОНСКИ ЛОКАЛНИ ПОПУЛАЦИИ ВЕЗЕНА ПИПЕРКА

Докторски труд

Скопје, 2026

Докторанд:
НАДИЦА КОЛЕ САНДЕВА АТАНАСОВА
Тема:
КАРАКТЕРИЗАЦИЈА И УТВРДУВАЊЕ ГЕНЕТСКА ВАРИЈАБИЛНОСТ ПОМЕЃУ МАКЕДОНСКИ ЛОКАЛНИ ПОПУЛАЦИИ ВЕЗЕНА ПИПЕРКА

Ментор:
Проф. д-р МИРЈАНА ЈАНКУЛОВСКА,
Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје, Факултет за земјоделски науки и храна − Скопје

Комисија за одбрана:
Проф. д-р СОЊА ИВАНОВСКА (претседател)
Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје, Факултет за земјоделски науки и храна − Скопје

Доц. д-р МИРЕЛА КАЈКУТ ЗЕЉКОВИЌ (член)
Универзитет во Бања Лука, Земјоделски факултет, Босна и Херцеговина

Проф. д-р Гордана Попсимонова (член)
Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје, Факултет за земјоделски науки и храна − Скопје

Проф. д-р ЕМИЛИЈА СИМЕОНОВСКА (член)
Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје, Земјоделски институт - Скопје

Научна област:
Генетика и селекција на растенија

Датум на одбрана:
24.3.2026 година

Надица Коле Сандева-Атанасова

КАРАКТЕРИЗАЦИЈА И УТВРДУВАЊЕ НА ГЕНЕТСКА ВАРИЈАБИЛНОСТ ПОМЕЃУ МАКЕДОНСКИ ЛОКАЛНИ ПОПУЛАЦИИ ВЕЗЕНА ПИПЕРКА

- А п с т р а к т -

Основните цели на ова истражување се преку фенотипска и генотипска карактеризација да се оцени диверзитетот на 189 генотипови македонска везена пиперка (*Capsicum spp.*), да се утврди влијанието на локацијата врз варијабилноста на морфолошките дескриптори, да се детектираат потенцијални дупликати и да се идентификуваат генотипови со приоритет за долгорочна конзервација и за интегрирање во идни селекциски програми, како и да се препорачаат генотипови соодветни за производство. Фенолошките, морфолошките и продуктивните својства беа оценувани во текот на вегетацијата на три локации и лабораториски по бербата, со примена на стандардизирани меѓународни дескриптори за *Capsicum*.

Фенотипската карактеризација потврди висока разновидност на квалитативните и квантитативните својства во колекцијата. Анализата на квантитативните параметри покажа статистички значајни ефекти на генотипот, локацијата и интеракцијата генотип × локација ($p < 0,05$). Деновите до никнување се издвоија како релативно стабилен дескриптор, додека деновите до цветање и плодоносење покажаа поголема варијабилност и потенцијал за селекција на раностасни генотипови. Својствата на плодот (должина, ширина, маса и дебелина на перикарп), како и должината на дршката, се потврдија како најинформативни за диференцијација на морфотипови, додека бројот на комори се потврди како претежно генотипски условен и релативно стабилен маркер. Бројот на плодови и приносот по растение се покажаа како директно зависни од условите на надворешната средина, што упатува дека препораките за производство и селекцијата треба да се темелат на стабилност во различни услови.

Корелациската анализа покажа дека приносот по растение е најсилно позитивно поврзан со масата на плодот, а потоа со ширината и должината на плодот и со бројот на плодови, при јасен компромис меѓу плодноста и големината/месната на плодот. PCA анализата покажа дека првите четири компоненти објаснуваат 68,94 % од вкупната варијанса, при што најголем удел имаат својствата поврзани со големината на плодот и приносно - фенолошките карактеристики. Првата компонента (PC1; 33,5 %) ја дефинира морфолошката „оска на големина на плод“, додека втората компонента (PC2; 14,72 %) претставува приносно-фенолошка оска. Врз основа на фенотипската дистанца и UPGMA-кластеризацијата беа идентификувани 10 фенотипски кластери со различна внатрешна хомогеност, што е основа за избор на генотипови за конзервација и за селекциско планирање.

Генотипската карактеризација со 10 SSR-маркери потврди значаен генетски диверзитет и овозможи идентификација на тесно сродни генотипови/потенцијални дупликати и грубо структурирање на колекцијата. Анализата на генетската дистанца и PCoA укажаа на умерена потструктура со коегзистенција на многу блиски и екстремно дивергентни генотипови. Тестот Мантел покажа отсуство на значајна корелација меѓу фенотипската и генотипската матрица, што потврдува дека двата пристапа се комплементарни и неопходни за прецизно дефинирање на приоритети за конзервација и за валоризација на оваа автохтона гермплазма.

Клучни зборови: *Capsicum spp.,* везена пиперка, генетски ресурси, фенотипска карактеризација, SSR-маркери, генетска дистанца.

Nadica Kole Sandeva Atanasova

CHARACTERIZATION AND ASSESSMENT OF GENETIC VARIABILITY AMONG MACEDONIAN EMBROIDERED PEPPER LOCAL LANDRACES

- A b s t r a c t -

The primary objective of this study was to assess the diversity of 189 genotypes Macedonian embroidered pepper (*Capsicum* spp.) through integrated phenotypic and genotypic characterization, to quantify the effect of the environment on the variability of morphological descriptors, to identify potential duplicates, and to define priority genotypes for long-term conservation and incorporation into future breeding programs, as well as to recommend genotypes suitable for cultivation. Phenological, morphological, and yield-related traits were evaluated during the growing season in three different environments and, after harvest, under laboratory conditions, using standardized international *Capsicum* descriptors.

Phenotypic characterization revealed high diversity in both qualitative and quantitative traits across the collection. Analysis of quantitative traits showed statistically significant effects of genotype, environment, and genotype × environment interaction ($p < 0.05$). Days to emergence were identified as a relatively stable descriptor, whereas days to flowering and fruiting showed greater variability and greater potential for selecting early-maturing genotypes. Fruit traits (length, width, weight, and pericarp thickness), together with pedicel length, were the most informative for morphotype discrimination, while the number of locules was largely genotype-dependent and comparatively stable. Fruit number and yield per plant were strongly affected by environmental conditions, indicating that selection and production recommendations should emphasize yield stability across environments.

Correlation analysis demonstrated that yield per plant was most strongly and positively associated with fruit weight, followed by fruit width, fruit length, and fruit number, highlighting a trade-off between fruit number and fruit size/fleshiness. Principal component analysis (PCA) showed that the first four components accounted for 68.94% of the total phenotypic variation, with major contributions from fruit size-related traits and yield-phenological characteristics. The first principal component (PC1; 33.5%) represented a morphological fruit size axis, whereas the second component (PC2; 14.72%) reflected a yield-phenological axis. UPGMA clustering based on phenotypic distances identified ten phenotypic clusters with differing levels of internal homogeneity, providing a framework for conservation-oriented selection and breeding strategy development.

Genotypic characterization using ten SSR markers confirmed substantial genetic diversity and enabled the identification of closely related genotypes and potential duplicates, as well as a broad structuring of the collection. Genetic distance analysis and principal coordinate analysis (PCoA) revealed a moderate population substructure, characterized by the coexistence of highly similar and highly divergent genotypes. The Mantel test indicated no significant correlation between the phenotypic and genotypic distance matrices, underscoring the complementary nature of phenotypic and molecular approaches for accurately defining conservation priorities and effectively valorizing this autochthonous germplasm.

Keywords: *Capsicum* spp., embroidered pepper, genetic resources, phenotypic characterization, SSR markers, genetic distance.

Овој труд го посветувам на моето семејство.
На моите ќерки Јоана и Матеа, кои ми беа најголема мотивација и инспирација!

ИЗЈАВА

„Изјавувам дека докторскиот труд го изработив самостојно, дека уредно ги цитирам сите користени извори и литература и дека трудот не е користен во рамките на други универзитетски студии или за стекнување на друго звање“.

Надица Сандева Атанасова, с.р

Изјавувам дека електронската верзија на докторскиот труд е идентична со испечатениот докторски труд.

Надица Сандева Атанасова, с.р

СОДРЖИНА

1. ВОВЕД 9
2. ПРЕДМЕТ И ЦЕЛИ НА ИСТРАЖУВАЊЕ 11
3. ПРЕГЛЕД НА ЛИТЕРАТУРА 12
3.1. Значење на родот *Capsicum* 12
3.2. Диверзитет на родот *Capsicum* 14
3.2.1. Диверзитет на пиперката во нашата земја 14
3.3. Традиционална употреба на везената пиперка 15
3.4. Значење на биолошката разновидност во борбата против генетската ерозија 16
3.5. Влијание на современите трендови врз генетската ерозија 17
3.6. Значење на автохтоните сорти и нивното воведување во програмите за селекција 18
3.7. Застапеност на везена пиперка во ген-банките низ светот 18
3.8. Фенотипска карактеризација на македонската везена пиперка 20
3.9. Квантитативни и квалитативни дескриптори на везена пиперка 21
3.9.1. Квантитативни дескриптори и нивна генетска контрола 22
3.9.2. Влијание на надворешната средина врз варијабилноста на квантитативните својства 27
3.9.3. Квалитативни дескриптори и нивна генетска контрола 28
3.10. Примена на современи методи за генотипизација во оценатa на диверзитетот кај пиперката 42
3.10.1. Примена на молекуларни маркери при оцена на генетскиот диверзитет кај пиперката 43
3.10.2. Примена на SSR-маркери за оцена на генетски диверзитет кај пиперката 44
3.10.3. Комбинирање на морфолошки и молекуларни маркери при оцена на генетскиот диверзитет и селекцијата на пиперката 45
4. МАТЕРИЈАЛИ И МЕТОДИ 47
4.1. Растителен материјал и дизајн на полски опит 47
4.2. Фенотипска карактеризација 47
4.3. Генотипска карактеризација 49
4.3.1. Екстракција на ДНК, детерминирање на квалитет и квантитет и оптимизација 49
4.3.2. Анализа со SSR-маркери (микросателитски маркери) 49
4.4. Статистички анализи 50
5. РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА 53

5.1. Варијабилност на квантитативни својства 53
5.1.1. Должина на плод 53
5.1.2. Ширина на плод 56
5.1.3. Маса на плод 58
5.1.4. Дебелина на перикарп 60
5.1.5. Должина на дршка 62
5.1.6. Број на комори 64
5.1.7. Број на плодови по растение 66
5.1.8. Принос по растение 68
5.1.9. Број на денови до никнување 71
5.1.10. Број на денови до цветање 73
5.1.11. Број на денови до плодоносење 75
5.2. Корелации помеѓу квантитативните својства 77
5.2.1. Корелации помеѓу приносот и компонентите на приносот 77
5.2.2. Корелации помеѓу морфолошките својства на плодот 89
5.2.3. Корелации помеѓу фенолошките и агроморфолошките својства 90
5.3. Анализа на главни компоненти кај квантитативните својства 90
5.4. Варијабилност на квалитативни својства 94
5.4.1. Варијабилност на квалитативните својства на растенијата 95
5.4.2. Варијабилност на квалитативните својства на стеблото 98
5.4.3. Варијабилност на квалитативните својства на листовите 102
5.4.4. Варијабилност на квалитативните својства на цветовите 105
5.4.5. Варијабилност на квалитативните својства на плодовите 106
5.5. Оцена на диверзитетот врз основа на фенотипската и генотипската карактеризација 120
5.5.1. Анализа на фенотипска дистанца 120
5.5.2. Кластер-анализа врз основа на фенотипски својства 121
5.5.3. Генетска дивергентност врз основа на SSR-маркери 124
5.5.4. Анализа на генетска дистанца врз основа на молекуларни маркери 127
5.5.5. Кластер-анализа врз основа на генетската дистанца 128
..... 129
5.5.6. Анализа на главни координати 130
5.5.7. Корелација помеѓу фенотипската и генетската дистанца (Мантел тест) 131
6. ЗАКЛУЧОЦИ 134
7. КОРИСТЕНА ЛИТЕРАТУРА 137

1. ВОВЕД

Почетоците на земјоделството се неразделно поврзани со селекцијата на растенијата, која најпрво се одвивала несвесно, а подоцна и свесно, преку избор и зачувување семе од примероци со посакувани својства како поголем и поатрактивен плод, подобар вкус, повисок принос и повисока отпорност кон болести и штетници. Во раните фази на доместикацијата, селекцијата главно се базирала на видливите, морфолошки карактеристики, како што се обликот, големината и бојата на плодот, при што биле зачувувани семиња од растенија кои преживеале под одредени стресови и давале посакувани резултати.

Денес современата селекција претставува синтеза на класичните методи и напредните молекуларни пристапи, каде автохтоните популации и генетските ресурси добиваат клучна улога за обезбедување нови алели, за подобрување на културите (Smýkal et al., 2018), особено во контекст на климатските промени и зголемената потреба за отпорни и продуктивни сорти.

Во тој контекст, пиперката (*Capsicum spp.*) се вбројува меѓу економски најзначајните градинарски култури во светот и во Република Северна Македонија, при што се карактеризира со висока адаптабилност и исклучително генетско и фенотипско изобилство. Разновидноста на видовите и морфотиповите на Capsicum е резултат на долготрајна еволуција и локална селекција, а сознанијата за морфолошкиот, биохемискиот и генетскиот диверзитет на оваа култура се од суштинско значење за зачувување на биолошката разновидност, идентификација на вредни генотипови и насочување на селекциските програми кон создавање сорти приспособени на современите агроеколошки и пазарни предизвици (Tripodi & Kumar, 2019).

Македонскиот диверзитет на пиперка е претставен преку изобилство од автохтони и традиционални форми, развиени под влијание на различните микроклиматски региони и умешноста на производителите при одбирањето на здрави и репрезентативни примероци според важни морфолошки својства. Овие локални сорти се неразделен дел од традиционалната исхрана и културното наследство бидејќи се користат при подготовка на специфични јадења, зимници и зачини. Меѓу нив, особено се издвојува македонската везена пиперка - уникатен морфотип со препознатливи плодови и специфична технолошка намена, која претставува водечка состојка и носител на вкусот во бројни традиционални специјалитети. Како таква, има изразено историско и национално значење и треба да се третира како национално богатство што мора да се зачува за идните генерации (Ivanovska & Andonov, 2018; Jankulovska et al., 2019).

Од друга страна, соочени со предизвиците на модерното време, миграцијата на населението и масовната употреба на хибридни сорти, автохтоните сорти преминуваат во загрозена категорија, исправени пред ризикот засекогаш да бидат изгубени. Оттаму произлегува потребата од итна конзервација на оваа значајна гермплазма. Конзервацијата на растителни генетски ресурси (РГР) е клучна за обезбедување одржлива иднина во услови на климатски промени и зголемена потреба за храна. Процесот конзервација на РГР подразбира зачувување и одржување на разновидноста на гермплазмата, што е од суштинско значење за градење на одржливо земјоделство и унапредување на екосистемите, што директно влијае врз човековата благосостојба. Исто

така, преку овој процес се обезбедуваат генетски ресурси за идни истражувања и подобрување на културите (Pereira-Dias et al., 2019; Karaca et al., 2019; Salgotra & Chauhan, 2023).

При колекционирањето на гермплазмата од везена пиперка е утврдена изразена разновидност на морфотипови со специфични карактеристики на плодот и растението, одгледувани во различни региони на Северна Македонија, што укажува на нејзиното непроценливо значење како растителен генетски ресурс и потенцијален извор на гени за селекција. Во такви услови, сеопфатната фенотипска и генотипска карактеризација на автохтоните популации претставува клучен чекор за нивно научно документирање, рационално управување и ефективно вклучување во современи селекциски програми. Интеграцијата на морфолошки дескриптори со молекуларни маркери овозможува детален опис на генотиповите, идентификација на уникатни и/или сродни линии, оценка на генетскиот диверзитет и популациската структура, како и детекција на потенцијални дупликати. Дополнително, мултилокациските полски испитувања овозможуваат процена на стабилноста и адаптабилноста на генотиповите во различни микроклиматски услови, што е суштинско при формулирање препораки за производителите и при дефинирање селекциски цели насочени кон висок принос, квалитет и отпорност на стрес предизвикан од биотски и абиотски фактори (Sandeva Atanasova et al., 2021).

Имајќи предвид дека македонските локални сорти пиперка, особено везена пиперка, до денес не се целосно фенотипски и генотипски карактеризирани, се наметнува потребата за нивното зачувување и валоризација, како и за нивно вклучување во селекциските програми, што претставува императив за одржливо земјоделство и биодиверзитет. Врз основа на досегашните сознанија, идните истражувања треба да се насочат кон подетална генетска и функционална анализа на својствата со агрономска и нутритивна важност, како и кон проширување на светските бази на податоци со податоци за македонските растителни генетски ресурси кои ќе придонесат за глобална афирмација, размена и заштита на растителното генетско наследство.

2. ПРЕДМЕТ И ЦЕЛИ НА ИСТРАЖУВАЊЕ

Имајќи го предвид националното значење на везената пиперка како исклучително вреден генетски ресурс, како и потребата од нејзина итна конзервација - главната цел на ова истражување е сеопфатна морфолошка, фенотипска и генотипска карактеризација на локалните популации на македонска везена пиперка (*Capsicum spp*.) за да се дефинира степенот на генетскиот диверзитет, да се утврди влијанието на надворешната средина врз варијабилноста на морфолошките дескриптори, да се детектираат потенцијалните дупликати и да се идентификуваат специфични генотипови за долгорочна конзервација кои ефикасно ќе може да се интегрираат во идните селекциски програми.

Главната цел во ова истражување се реализира преку остварување на следните потцели:

- Фенотипска карактеризација и оцена на варијабилноста помеѓу локалните популации македонска везена пиперка;
- Проценка на влијанието на надворешната средина (локација) врз варијабилноста на морфолошките својства на генотиповите;
- Генетска карактеризација на избрани генотипови со примена на молекуларни маркери, со цел оптимизирање на протоколот за молекуларна анализа кај везената пиперка и утврдување на диверзитетот врз основа на генетските карактеристики на генотиповите;
- Одредување на генетската дистанца помеѓу испитуваните генотипови и нивно групирање врз основа на фенотипските и генотипските карактеристики;
- Детектирање на потенцијални дупликати во колекцијата;
- Избор на генотипови со пожелни биолошки и морфолошки својства кои би можеле да им бидат препорачани на земјоделски производители кои одгледуваат автохтони сорти везена пиперка;
- Правилно и долгорочно зачувување на овие бесценети генетски ресурси и нивно понатамошно воведување во програмите за селекција, со цел создавање нови супериорни сорти и обезбедување нивна одржлива употреба.

Резултатите добиени од ова истражување ќе овозможат идентификација и достапност на генотипови со специфични агрономски карактеристики (како принос, толерантност на стресови, квалитет), кои се приспособени на локалните услови на одгледување. Тоа ќе влијае врз зголемување на продуктивноста, стабилноста и економската добивка за земјоделците. Од друга страна, зачувувањето и валоризацијата на автохтоните генетски ресурси во нашата земја, како што е везената пиперка, ќе придонесе кон заштита на агробиодиверзитетот, безбедноста на храната и руралниот развој, како и кон јакнење на културниот идентитет преку традиционалното одгледување на производи со посебна репутација. Во светски рамки, ова истражување ја збогатува глобалната база на сознанија за пиперката, што е од значење за меѓународната научна заедница, а особено за истражувачите и селекционерите.

3. ПРЕГЛЕД НА ЛИТЕРАТУРА

3.1. Значење на родот *Capsicum*

Голем дел од хуманата исхрана базира на продукти од растително потекло. Иако во светот постојат повеќе од 50 000 видови јастиви растенија (Gruber, 2017), повеќе од 6 000 растителни видови се култивираат за храна, а помалку од 200 значајно придонесуваат за глобалното производство на храна и прехраната на човештвото (FAO, 2019). Меѓу нив, пиперката (*Capsicum* spp.) има исклучително значење како една од најзастапените градинарски култури во исхраната, што ја консумира речиси една четвртина од светската популација (Barboza et al., 2022). На светско ниво, во 2023 година, оваа култура (за свежа консумација и за сушење) се одгледувала на површина поголема од 3,8 милиони хектари, со вкупно производство од 38,3 милиони тони на свежа и 5,8 милиони тони сува пиперка (FAO, 2023), со постојан тренд на раст поради сè поголемата побарувачка за свежи, сушени и индустриски преработени производи. Според барањата на пазарот и обемот на производството, пиперката е водечка градинарска култура во Република Северна Македонија, со перманентен раст на производството во последните пет години (ДЗС, 2024а). Според податоците објавени во Статистичкиот годишник на Државниот завод за статистика (2024), производството на пиперка во нашата земја во 2023 година се реализирало на површина од 9 635 хектари, а резултирало со производство од 247 417 тони. Најголем процент од вкупното производство на пиперка се остварува во Југоисточниот, Пелагонискиот и Скопскиот Регион. Сепак, загрижувачки е фактот дека во последните три години вкупниот откуп на свежа пиперка бележи пад од над 30 % (ДЗС, 2024б).

Во споредба со изминатите децении, светското производство на пиперка бележи континуиран тренд на пораст (FAO, 2024). Клучните фактори за ваквиот развој се зголемената глобална побарувачка, проширувањето на интензивните производствени системи — особено во развиените економии — како и имплементацијата на напредни технологии за прецизно земјоделство, првенствено во контролирани услови (заштитени простори).

Доминантен производител на пиперка во светот е Кина, со над 60 % од вкупното глобално производство, следена од Индија, Мексико, САД и Шпанија, во зависност од видот и пазарната ориентација (FAO, 2023; 2024). Во Кина, Индија и Мексико речиси исклучително се произведува чили пиперка, наменета за зачин. Во САД најголем дел од производството базира на пиперка од типот бабури, додека во Шпанија се произведуваат и двата типа пиперка.

Последните неколку години, особено за време и по пандемијата на Ковид-19, се забележуваат значајни промени во стилот на живеење, посебно кај помладата популација која се стреми кон воведување повеќе свежи продукти во секојдневното мени, неретко од органско потекло. Во сплетот од традиционални специјалитети и нови здрави навики пиперката наоѓа сигурно место. Оттаму, клучните фактори кои го поттикнуваат растот на пазарот на пиперката вклучуваат: повисока свест за придобивките од исхрана која содржи пиперка, зголемената популарност на природни и свежи прехранбени производи и поголеми барања од прехранбената индустрија. Во однос на пазарната вредност на пиперката на светско ниво, се очекува пораст со сложена годишна стапка на раст од 8,0 % од 2023 до 2030 година, со што би се достигнала вредност од 138,69 милијарди американски долари до крајот на овој период. Во однос

на обемот на производството, се очекува пораст со сложена годишна стапка на раст од 7,2 % од 2023 до 2030 година и истиот да достигне 101 094 976,1 тони до 2030 година (Grand View Research, 2023). Сето ова укажува на високата економска важност на пиперката како градинарска култура. Таа наоѓа широка примена во исхраната како свеж зеленчук, во разни преработки и како зачин за збогатување на вкусот.

Покрај економското значење, пиперката е суштински фактор во дефинирањето на културниот идентитет и фолклорот на многу народи. Вредносниот систем поврзан со оваа култура се градел со векови, следејќи го развојот на човештвото. Таа не е само храна, туку и социо-културен маркер кај домородното население во центрите на нејзиното потекло. Во овие заедници, пиперката поседува традиционален и ритуален статус, што го збогатува нејзиниот етноботанички контекст. Како составен дел од традиционалната гастрономија, таа е симбол на националната посебност на регионите каде што се одгледува. (Pickersgill, 2007).

Историски, пиперката претставува еден од најстарите култивирани видови. Бројни археоботанички наоди од пред 6 000 - 9 000 години потврдуваат дека таа е првиот лут зачин кој човекот го користел во исхраната и за медицински цели (Bosland, 1996; Kraft et al., 2014a). Родот *Capsicum* е централен во гастрономијата и во дефинирањето на вкусот на храната во Латинска Америка, Пиринејскиот Полуостров, Балканскиот Полуостров, Блискиот Исток и Југоисточна Азија (Olatunji & Afolayan, 2018; Barboza et al., 2019; Silvar et al., 2022).

Потоа, уште од дамнешни времиња па сè до денес, пиперката (*Capsicum* spp.) се одгледува и како декоративен вид пред сè поради живите бои на плодовите, како и поради различно обликуваните вегетативни делови (Bosland & Votava, 2000; Stommel & Bosland, 2007; Bosland & Votava, 2012; Zhang et al., 2016; Fortunado et al., 2019; do Nascimento et al. 2025). Овој потенцијал е особено важен во време кога декоративното градинарство бележи особен пораст во урбаните и станбените пејсажи (Rudnyk-Ivashchenko et al., 2021; Francini et al., 2022).

Плодовите на *Capsicum spp.* се извор на витамините C, E и провитамин A, а богати се и со бројни биоактивни соединенија, како пигменти (хлорофил, антоцијани, лутеин), минерали, флавоноиди, каротеноиди (β-каротен, β-криптоксантин, лутеин и зеаксантин), капсаициноиди (капсантин и капсорубин) и олеорезин (Palevitch & Craker, 1996; Antonio et al., 2018; Baenas et al., 2019; Mohd Hassan et al., 2019; Batiha et al., 2020; Echave et al., 2020; Villa-Rivera et al., 2020). Овие соединенија ѝ овозможуваат на пиперката да делува како моќен антиоксиданс, со докажани антивоспалителни и антимикробни својства (Duranova et al., 2022; Romero-Luna et al., 2023). Постојат голем број истражувања кои го докажуваат позитивниот ефект од примената на различни активни компоненти од пиперката во борбата против артритис, невролошки заболувања, лекување на кожни болести итн. (Hernández-Pérez et al., 2020). Лутината кај пиперката е директно поврзана со присуството на алкалоидот капсаицин во плацентата. Тој е познат аналгетик и средство за регулација на телесната тежина (Naves et al., 2019; Szallasi, 2022). Сè повеќе научни истражувања го потврдуваат неговиот цитотоксичен ефект врз канцерните клетки (Chapa-Oliver & Mejía-Teniente, 2016; Clark & Lee, 2016; Luján-Méndez et al., 2023). Истиот наоѓа примена и како биопестицид во органското земјоделство (Koleva Gudeva et al., 2013; Li et al., 2019; Tamilselvi et al., 2022).

3.2. Диверзитет на родот *Capsicum*

Родот *Capsicum* води потекло од Јужна и Централна Америка, додека регионот околу Андите се смета за колевка на дивите видови од овој род и примарен центар за диверзификација (Bosland & Votava, 2012; Da Veiga et al., 2022). Заедно со доматот и компирот, пиперката припаѓа на фамилијата Solanaceae, која вклучува повеќе од 2500 видови (Jarret et al., 2019). Интродукцијата на пиперката во Европа датира од XV век кога заедно со голем број други тропски култури била донесена од американскиот континент во Португалија и Шпанија преку експедициите предводени од Кристофер Колумбо.

Овој род опфаќа широк генетски и фенотипски диверзитет, што го прави примамлив за истражувачите, а според најновите сознанија содржи 43 диви и културни видови (Barboza et al., 2022). Од агрономски и генетски аспект, од нив најзначајни се следниве пет: *C. annuum, C. Baccatum, C. chinense, C. frutescens и C. pubescens*. Истите биле одомаќинети во најмалку пет примарни центри на диверзитет (Moscone et al., 2007; Aguilar-Meléndez et al., 2009; Kraft et al., 2014; Tripodi et al., 2021; Silvar et al., 2022).

Култивираните видови од родот *Capsicum,* исто така, се одликуваат со широка генотипска и фенотипска разновидност. Тие настанале како резултат на еволуцијата, одгледувањето, природната селекција во различни агроклиматски услови во примарните и секундарните центри на диверзитет (Nicolaï et al., 2013). Видот *Capsicum annuum* достигнал најголема дисперзија и се среќава во различни делови од светот. Поради неговата глобална дистрибуција, тој е економски најзначаен и најчесто применуван вид во селекциските програми за креирање нови комерцијални сорти (González-Pérez et al., 2014).

3.2.1. Диверзитет на пиперката во нашата земја

Поради централната географска положба во срцето на Балканскиот полуостров, територијата на Република Северна Македонија низ вековите претставувала важен коридор за бројни трговски рути, кои значајно придонеле за збогатување и обликување на биодиверзитетот на ова поднебје. На тој начин, бројни земјоделски култури кои потекнуваат од Америка, Азија и Африка нашле погодни услови за развој и адаптација токму во нашата земја. Како резултат на поволната географска положба, под влијание на континенталните и медитеранските климатски струи од една страна и разноликиот релјеф, комплексната педолошка карта и достапните водни ресурси од друга страна, се формирале специфични микроклиматски региони во кои се обликувал богатиот растителен диверзитет на нашата земја.

Пиперката претставува најдобар пример за извонредна внатревидова разновидност. Во зависност од намената, во нашата земја се одгледуваат разновидни сорти пиперка: „тенкокори“ за салата и за пржење, пиперки со подебел перикарп - за печење, „помеснати“ за сушење, туршијарки, ајварки, феферони, гамби и сл. Многу семејства во руралните средини и денес одржуваат бројни различни локални популации пиперки, меѓу кои посебно се издвојуваат варијанти на специфичната везена пиперка (Jankulovska et al., 2019). Овие варијанти може да имаат различна големина, форма, дебелина на перикарп, но една карактеристика која ги поврзува и ги прави уникатни е „везеноста“ - присуството на бело-сиви црти или линии на лушпата. Освен во нашата земја, во многу

помали размери, овој тип пиперка се одгледува и во пограничните региони од соседните држави Косово, Албанија и Србија, каде што со векови гравитирало македонско население. Сепак, поради тоа што побарувачката и производството во соседните земји се ограничени на помали региони, диверзитетот останал на далеку пониско ниво од оној во Македонија кој секојдневно се збогатува.

Везената пиперка, нејзиниот извонреден диверзитет и национална вредност прв пат се опишани од Jankulovska et al. (2019), при што е потенцирано дека постои сериозен недостаток на информации за генетската разновидност на оваа гермплазма затоа што никогаш претходно не била проучувана и карактеризирана. Поради ова, фокусот на овој труд е ставен врз карактеризацијата на локалните сорти везена пиперка колекционирани од страна на Катедрата за генетика и селекција при Факултетот за земјоделски науки и храна во Скопје. Ваквото проучување е клучно за развивање стратегија со која ќе се заштити и ќе се потврди вредноста на оваа специфична гермплазма.

Фактот дека везеноста кај пиперката е пожелно и негувано својство во нашата земја, низ бројни генерации, се докажува преку бројноста на примероците во колекцијата (повеќе од 250 различни генотипови). Најголем дел од локалните сорти кои се одгледуваат во руралните области се наследени од постарите генерации кои ги селектирале и одржувале повеќе од 60 години. Везената пиперка се одгледува во различни региони во нашата земја, без оглед на социолошките и климатските влијанија, освен во западниот дел каде ретко се сретнува. Типичната везена пиперка се одгледувала првенствено за производство на зачин. Везеноста кај различни морфотипови кои се употребуваат за свежа консумација или други нетипични крајни производи се уште една потврда за привлечноста на ова својство и потребата да се преслика кај морфотипови наменети за различни пазарни сегменти и начини на употреба. Уште една специфика, поврзана со ова својство, е интензитетот на везеноста, односно изразеноста на цртите, која варира во сите можни варијанти од слаба до силно изразена. Кај генотиповите со силна изразеност на везеноста, бојата на плодот е речиси невозможно да се утврди. Таквите плодови имаат специфична кафено-сива боја како рефлексија на изгледот на интензивната везеност.

3.3. Традиционална употреба на везената пиперка

Значењето и влијанието на везената пиперка во оформувањето на трајни национални вредности може да се анализираат од повеќе аспекти.

Македонската традиционална кујна претставува ризница на вкусови и мириси кои најчесто произлегуваат од внимателно одбраните зачини и зеленчуци кои се додаваат при подготвување на храната. Пиперката е еден од главните додатоци и значајно влијае врз вкусот на храната. При подготовка на многу македонски традиционални специјалитети, често пати императив е употребата на специфични сорти пиперка, кои влијаат врз дефинирањето на вкусот, аромата и текстурата на крајниот производ. Така, ајварот традиционално се приготвува од црвена пиперка од типот капија. Таа, поради месната на плодот (дебелината на перикарпот) и интензивната црвена боја, се користи за подготовка и на други традиционални продукти, како лутеница, „печи-гмечи“ и пинџур. Во некои региони, за добивање побогата арома или пикантен вкус, при подготовката на ајвар се додаваат и везени пиперки или цели плодови т.н. „бацанаци“ (ситни, лути везени плодови) и феферони. Во технолошка зрелост, зелените везени пиперки се совршен избор за киселење (туршија) поради нивната цврстина и крцкавиот перикарп (Ivanovska et al., 2020; Ivanovska et al., 2021).

Везената пиперка е водечка состојка и носител на вкусот во многу специјалитети, како што се: макало од варен компир и лук, празарник (праз со свинско месо, тавче-гравче, подварок (кисела зелка со ориз) и многу други јадења кои се белег на македонската кујна. Со традиционалните рецепти, кои низ вековите се пренесувале од генерација на генерација, пораснале многу семејства, а нивниот вкус често буди спомени поврзани со традицијата, религиозните обичаи и семејните вредности. Од сушена везена пиперка се подготвуваат најразлични зачини кои се употребуваат како додаток во речиси сите традиционални готвени јадења, како варива, печења, макала и сл. Најпознатиот зачин кој се користи во нашата земја е буковец. Иако името доаѓа од селото Буково, каде овој зачин се прави од старата автохтона сорта со исто име (Букова пиперка) која е долга, тенка, со интензивна црвена боја и не е везена, во многу региони буковец се прави од сува дробена везена пиперка. Низите од везена пиперка (плодови нанижани на коноп) отсекогаш биле карактеристичен украс на чардаците од куќите и заедно со низите од лук, кромид и тутун, го збогатувале традиционалниот македонски амбиент (Jankulovska et al., 2019; Ivanovska et al., 2021).

Имајќи предвид дека везената пиперка е суштински дел од македонската трпеза, може да се заклучи дека овие автохтони сорти носат непроценливо културно-историско и традиционално обележје. Токму затоа, неопходно е таа да се третира како скапоцено наследство кое мора да се зачува и да им се пренесе на идните генерации.

3.4. Значење на биолошката разновидност во борбата против генетската ерозија

Биодиверзитетот (биолошката разновидност) претставува природно наследство на планетата и ја опфаќа целокупната разновидност на живиот свет, од мноштвото видови кои егзистираат денес, преку генетската разновидност во рамките на овие видови, до различните екосистеми во кои се развиле, опстанале и еволуирале во текот на илјадници години (Renna et al., 2019). Еколошкото значење на биолошката разновидност произлегува од неговото влијание во процесот на одржување на стабилноста и адаптабилноста во екосистемите. Голем број студии докажале дека екосистемите со повисоко ниво на биолошка разновидност покажале поголема отпорност кон нарушувања на животната средина и значителна способност за приспособување при промена на условите, со што се потврдува силната врска помеѓу биодиверзитетот и функционалноста на екосистемите. Одовде произлегува и потребата да се нагласи дека загубата на видовите може да предизвика долгорочни негативни последици врз виталноста и стабилноста на екосистемите (Tilman et al., 2014; Isbell et al., 2015).

Агробиодиверзитетот ја опфаќа целокупната разновидност на растителни и животински видови што се користат директно или индиректно за исхрана на човекот, за добиточна храна или за земјоделски преработки. Растенијата се клучна алка во синџирот на исхрана, како за луѓето, така и за животните. Одржувањето на растителните генетски ресурси што се користат за храна и земјоделство (РГРХЗ) има директно влијание врз заштитата на животната средина преку спречување на генетската ерозија, одржување на рамнотежата на екосистемите и збогатување на генофондот. Достапноста и употребата на растителни генетски ресурси од дивите сродници, автохтоните сорти и локалните популации, како и од актуелни и стари сорти, овозможува поголема ефикасност на селекциските програми и создавање нови сорти со поголема отпорност и подобри агрономски карактеристики (Ивановска & Попсимонова, 2006; Khoury et al., 2022). Затоа, процесот на градење јасна стратегија за систематско колекционирање, одржување

и збогатување на постоечките колекции, како и практичната и одржливата употреба на овие ресурси е од исклучително значење за заштита на агробиодиверзитетот (Dulloo et al., 2013; Dulloo, M.E., 2021; Salgotra & Chauhan, 2023).

3.5. Влијание на современите трендови врз генетската ерозија

Во последните неколку децении, интензивната миграција село-град и масовниот одлив на млади луѓе кон западноевропските земји и САД предизвикаа структурни промени во стопанството. Земјоделскиот сектор е особено засегнат, соочувајќи се со критичен недостиг на квалификуван кадар, од инженери до мануелна работна сила. Овој демографски егзодус директно го загрозува опстанокот на генетскиот диверзитет во руралните средини. Традиционалното земјоделство, кое со векови ги одржувало локалните и автохтоните сорти, се заменува со комерцијално производство базирано на унифициран семенски материјал. Како резултат на тоа, автохтоните генетски ресурси се изложени на генетска ерозија, при што семето на старите сорти често се запоставува и ја губи својата вијабилност. Единствениот преостанат механизам за in situ зачувување на овие ресурси се повозрасните домаќинства кои во своите градини сè уште ги одгледуваат и репродуцираат овие уникатни наследени сорти (Ivanovska et al., 2021).

Професионалните земјоделски производители речиси целосно се потпираат на комерцијални сорти, или хибриди, со униформни, здрави и издржливи плодови, кои ветуваат гарантиран принос и сигурен пласман. Откупувачите и потрошувачите даваат приоритет на органолептичките својства, па затоа во понудата на пазарите доминираат комерцијалните сорти. Вкусните, ароматични плодови кои нè потсетуваат на некое друго време е речиси невозможно да се најдат на големите пазари. Единствено во малите места сè уште можат да се сретнат старите сорти кои постарите жители ги одржуваат и произведуваат „за своја душа“ (Ivanovska & Andonov, 2018).

Позитивен современ тренд е сè поголемиот интерес за органско производство, особено меѓу младите родители, кои во исхраната вклучуваат органски производи од стари локални сорти. Исто така, сè повеќе луѓе одржуваат мини градини во дворовите и на балконите, за што неретко одбираат стари познати сорти со незаменливи сензорни својства.

Современото земјоделство речиси целосно се потпира на хибридни сорти со униформни и издржливи плодови, кои гарантираат висок принос и сигурен пласман. Бидејќи откупувачите и пазарот често даваат приоритет на надворешниот изглед и издржливоста при транспорт, во понудата доминираат токму овие комерцијализирани сорти. Вкусните и ароматични плодови, кои будат носталгија за минатите времиња, денес е речиси невозможно да се најдат на големите пазари. Тие опстојуваат главно во помалите средини, каде локалното население сè уште ги одгледува старите сорти за сопствени потреби и „за своја душа“. Сепак, охрабрува современиот тренд на зголемен интерес за органско производство и автохтони сорти, особено кај младите генерации. Паралелно со ова, сè повеќе луѓе одгледуваат свои мини градини во дворовите или на балконите, избирајќи ги токму старите сорти со незаменлив вкус и мирис.

3.6. Значење на автохтоните сорти и нивното воведување во програмите за селекција

Растенијата претставуваат фундаментален елемент во синџирот на исхрана, како за луѓето така и за животните. Со континуираниот пораст на светската популација, расте и побарувачката за храна. Според извештајот на FAO et al., (2024), дури 733 милиони луѓе се соочуваат со глад, а за речиси 30 % од светската популација секојдневен предизвик е ограничената достапност на здрава, безбедна и нутритивно богата храна неопходна за здрав живот. Од друга страна, поради глобалното затоплување, условите за одгледување значајно се менуваат од година во година, при што комерцијалните сорти кои бараат оптимални услови за одгледување, со цел да го достигнат својот максимален приносен потенцијал, сè повеќе им потклекнуваат на климатските флуктуации.

Во последните години, сè почесто како извор на гени за отпорност и адаптабилност во селекциските програми се вклучуваат автохтони сорти или диви сродници (Khoury et al., 2020). Недостигот од соодветна карактеризација на гермплазмата неретко го усложнува процесот на нивно воведување во програмите за селекција (McCouch, 2013). Информациите за локалниот генетски диверзитет се неопходни за одржување на варијабилноста, за спречување на генетската ерозија и за безбедноста на храната (Santos et al., 2019). Денес, во услови на климатски промени и зголемена побарувачка за храна во светот, од суштинско значење за надоместувањето на изгубената генетска варијабилност е селекционерите да располагаат со детална морфолошка и генотипска карактеризација на автохтоните популации (Rivera et al., 2016). Деталната карактеризација на генетската разновидниот на гермплазмата е предуслов за успешно подобрување на земјоделските култури (Pereira-Dias et al., 2019). Овој процес подразбира оцена на морфолошките својства на генотиповите, по што вообичаено следи генетска карактеризација со употреба на современи генетски методи, што овозможува поефикасно идентификување на потенцијални донори на корисни својства и нивно вклучување во селекциските програми.

Во овој контекст, значењето на автохтоните сорти не е само теоретска претпоставка, туку и практичен пристап во современата селекција на растенијата. Деталната карактеризација, која опфаќа морфолошки, биохемиски и молекуларни анализи, придонесува тие ефикасно да се искористат за селекција. Соодветната документација на фенотипските и генотипските својства овозможува овие сорти да бидат интегрирани во селекциски програми со јасно дефинирани цели за подобрување на приносот, на нивната адаптабилност или на квалитетот на плодовите.

3.7. Застапеност на везена пиперка во ген-банките низ светот

Пред да се пристапи кон одбирање примероци везена пиперка од колекцијата на Факултетот за земјоделски науки и храна - Скопје (ФЗНХ), кои ќе бидат фенотипски и генетски карактеризирани, беше спроведено истражување на колекциите во светските ген-банки. Целта на ова истражување беше да се утврди застапеноста и достапноста на податоците за везената пиперка во колекциите, како и за можните недостатоци од податоци поврзани со нивното потекло, карактеризација и евалуација.

Првичната анализа ги опфати платформите Genesys и EURISCO. Genesys е онлајн платформа на која можат да се најдат информации за повеќе од 4 милиони примероци

од РГР кои се конзервирани во ген-банките. Податоците кои се достапни преку оваа платформа посочуваат повеќе од 1700 примероци од различни земјоделски култури кај кои земја на потекло е Македонија (North Macedonia), од кои 174 примероци од пиперка. Од нив, 120 примероци се од Факултетот за земјоделски науки и храна во Скопје (MKD 001) и според името наведено во пасошките податоци, 10 од нив се идентификувани како везена пиперка. За останатите 53 примероци, за кои податоците се доставени од невладината организација Фабиа ЦСБ Богданци (MKD 007), во пасошките податоци недостасува точен опис на типот на примерокот (Genesys, 15.Mar.2025).

Европскиот пребарувачки каталог за растителни генетски ресурси (EURISCO - European Search Catalogue for Plant Genetic Resources) содржи информации за повеќе од 2 милиони примероци на култивирани растенија и нивни диви сродници, зачувани *ex situ* од страна на повеќе од 400 институции. Каталогот базира на мрежа од националните растителни генетски ресурси на европските земји-членки (National Inventories of European member countries) и претставува значаен механизам за зачувување на светската агробиолошка разновидност, овозможувајќи пристап до големата генетска разновидност што ја чуваат овие институции. Преку Факултетот за земјоделски науки и храна, во овој каталог се споделени податоци за 2158 примероци од различни земјоделски култури од РС Македонија, меѓу кои има 121 примерок од пиперка, вклучително и десет генотипови од везена пиперка (EURISCO, 2025).

Во 1970-тите години, проф. д-р Лазар Алаџајков учествувал во проектот Е30-CR-33, поддржан од Владата на САД, во рамките на чии активности 2103 примероци од земјоделски култури колекционирани од територијата на РС Македонија се донирани во USDA (United States Department of Agriculture) и распоредени на чување во различни ген-банки**.** Според платформата GRIN, 485 примероци од родот *Capsicum* се чуваат во единицата S9 во Грифин, Џорџија. Податоците за колекциите и примероците кои се чуваат и одржуваат во оваа ген-банка се достапни преку платформата GRIN (Germplasm Resource Information Network).

Во текот на 1970-тите години, со учество на проф. д-р Лазар Алаџајков, реализиран е значаен проект за прибирање, меѓу останатото, зеленчукови генетски ресурси (Е30-CR-33), поддржан од Министерството за земјоделство на САД (USDA) преку истражувачката програма PL-480. Во рамките на овие активности, на територијата на Македонија се собрани 2103 примероци од различни земјоделски култури, кои потоа се депонирани во националниот систем на ген-банки на САД. Според податоците од информативната мрежа GRIN (Germplasm Resource Information Network), денес во единицата S9 (Griffin, Georgia) се чуваат и одржуваат 485 примероци од родот *Capsicum* со македонско потекло. Македонските примероци, кои според пасошките податоци се колекционирани од населени места во нашата држава, се евидентирани како примероци од поранешна Србија и Црна Гора, за разлика од примероците од други градинарски култури, кај кои земја на потекло (origin) е Северна Македонија. Со оглед на тоа дека оваа платформа овозможува непречен пристап и исклучителна транспарентност во однос на пасошки податоци за примероците (име, опис, потекло), податоци од фенотипска карактеризација и публикации во кои биле вклучени истите, според пасошките податоци евидентирани се 50 примероци од македонска везена пиперка кои во своето име ги содржат епитетите „везен“, „везена“, „везенка“ итн. (GRIN, 2025).

Веженоста на плодот е својство кое ретко се анализира од истражувачите при фенотипската карактеризација. Според податоците од датабазата GRIN, вкупно 2914

примероци (од светската колекција која се одржува во GRIN) се карактеризирани врз основа на ова својство и 166 од нив биле оценети со присуство на везеност (од 1 - слаба, до 9 - многу силно изразена) и мешано (хетерогена дистрибуција на ова својство во популацијата). Со највисока изразеност на везеноста се оценети примероците PI 357576 (VEZENA SLATKA) и PI 379211 (VEZENA SR LJUTA) колекционирани во РС Македонија (GRIN, 2025).

Примероците од македонската везена пиперка во колекцијата на USDA биле вклучени во неколку значајни истражувања. Конкретно, генотиповите со највисока изразеност на везеноста се вклучени во истражувањето на Parsons et al., (2013), во кое се испитувани липидната композиција во кутикулата на плодовите и стапката на загуба на вода од плодот. Кај примерокот PI 379211 е измерена највисока количина на кутикуларни восоци меѓу сите анализирани генотипови: 1377 μg/dm² и висока застапеност на н-алкани (C29, C31), кои се силно поврзани со ниска пермеабилност и задржување вода. Плодовите покажале ниска стапка на губење вода и мазна површина без видливи пукнатини. Од друга страна, кај примерокот PI 356576 бил утврден многу висок вкупен износ на кутински мономери (еден од највисоките во колекцијата). Восочниот слој има повисок удел на тритерпеноиди и стероли, но релативно помал удел на н-алкани што ја зголемува пермеабилноста. Плодовите од овој генотип покажале поголема склоност кон пукнатини и највисока стапка на губење вода (65.0 mg/cm² по 5 дена) од сите примероци вклучени во истражувањето. Со тоа, PI 379211 претставува „восочен тип“ со силна бариера против дехидрација, додека PI 356576 е „кутински тип“ со крута и лесно испуклива кутикула, што го прави значајно помалку отпорен во постбербени услови. Tripodi et al. (2021) извршиле детална геномска анализа на 10.000 примероци *Capsicum* од светските ген-банки, вклучувајќи 50 македонски везени пиперки. Комбинирајќи биоинформатички податоци базирани на единечни нуклеотидни полиморфизми (SNPs) и пасошки податоци за истите примероци, дошле до значајни информации за геномската разновидност и популациската структура на дивите и одомаќинетите генотипови пиперка, следејќи ги нивните еволутивни траектории и обезбедувајќи модел за дистрибуцијата на *Capsicum annuum*, кој го одразува влијанието на трговиј ата и историските и културните фактори. Македонските генотипови припаѓаат на европскиот кластер со понизок степен на диверзитет, што авторите го припишуваат на регионални кулинарски и селекциски традиции. Истата колекција ја анализирале и Rabanus-Wallace & Stein (2023) со примена на автоматизирана таксономска оцена, при што успеале да развијат алгоритми за класификација на пиперките, имајќи ја предвид нивната комплексна популациска структура и еволуција.

3.8. Фенотипска карактеризација на македонската везена пиперка

Податоците од глобалните ген-банки укажуваат на тоа дека везената пиперка од Северна Македонија е документирана и застапена во повеќе меѓународни колекции, со ограничена достапност на податоци од детална морфолошка и генетска карактеризација. Ваквите сознанија отвораат простор за дополнителни истражувања, со цел подобро да се истражи нејзината варијабилност и да се утврди селекциски от потенцијал. Колекцијата што се одржува на Факултетот за земјоделски науки и храна - Скопје претставува еден од најзначајните извори на локална гермплазма од везена пиперка, која, за разлика од повеќето меѓународни записи, со ова истражување е детално документирана и достапна за систематска фенотипска и генотипска анализа.

Фенотипската карактеризација врз основа на морфолошките својства (квалитативни и квантитативни) претставува неопходна алатка за систематско профилирање и индивидуално дефинирање на генотиповите, со цел полесно управување со растителните генетски ресурси и нивно ефективно воведување во селекциските програми.

Во светски рамки се анализирани бројни колекции од Capsicum spp., при што генотиповите најчесто се класифицираат според економски значајните морфолошки својства, хемискиот состав и нивото на пикантност. Притоа се применуваат мултиваријантни статистички анализи за да се дефинира фенотипскиот и генетскиот диверзитет на расположливиот генетски материјал. (Bosland & Votava, 2012; Nsabiyera et al., 2013; Sokona et al., 2013; Van Zonneveld et al., 2015; Naegele et al., 2016; Tsonev et al., 2017; Danojević & Medić-Pap, 2018; Pessoa et al., 2018; Tripodi & Greco, 2018; Ridzuan et al., 2019; Santos et al., 2019; Lee et al., 2020; Pereira-Dias et al., 2020; Chhapekar et al., 2020; Brilhante et al., 2021; de Almeida et al., 2022; Saisupriya et al., 2021; Martínez-Ispizua et al., 2022; Terefe et al., 2022; Mladenović et al., 2024). Сепак, карактеристично е што во ниту едно од овие опсежни истражувања не се вклучени генотипови везена пиперка.

Во неколку истражувања во национални и регионални рамки од последнава декада, веќе се обрнува позначајно внимание токму на везената пиперка.

Анализирана е варијабилноста на квантитативните својства на плодовите кај везената пиперка под влијание на генотипот и надворешната средина, при што е утврдено дека и генотипот и надворешната средина значајно влијаат врз нивната експресија (Sandeva Atanasova et al., 2021a). Врз основа на морфолошките својства на плодовите од 189 генотипови везена пиперка, извршена е оцена на диверзитетот, при што е идентификуван значаен генетски диверзитет помеѓу нив (Sandeva Atanasova et al., 2021b). Во друга анализа на 21 локална сорта од пиперки наменети за сушење (везени пиперки и пиперки за нижење), врз основа на 13 квантитативни и 13 квалитативни својства, утврдена е висока варијабилност (Drvoshanova et al., 2023). Како дел од истражување на вкупно 168 генотипови пиперки од 6 балкански земји, вклучени се и 14 генотипови од Македонија, меѓу кои 4 сорти везена пиперка. Направената карактеризација, со примена на Tomato Analyzer-TA (софтвер за високопрецизна фенотипска анализа) и според утврдениот диверзитет на агро-био-морфолошките својства, балканската колекција од пиперки еидентификувана како добар генетски извор за селекција и развој на сорти кои се локално адаптирани (Nankar et al., (2020).

Досегашните истражувања на генетските ресурси кај *Capsicum* spp. опфаќаат само ограничен број документирани примероци на везена пиперка, што не ја одразува реалната разновидност присутна во Северна Македонија. Ваквиот недостиг на податоци ја наметнува потребата од систематска фенотипска карактеризација и валоризација на колекцијата при ФЗНХ. Оваа уникатна колекција претставува драгоцен извор на генетски диверзитет и солидна основа за идните селекциски програми во насока на зачувување и унапредување на овој специфичен тип пиперка.

3.9. Квантитативни и квалитативни дескриптори на везена пиперка

Со оглед на тоа што фенотипската карактеризација е примарен фактор за ефикасно искористување на примероците во ген-банките, од суштинско значење е да се дефинираат и применуваат стандардизирани дескриптори. На тој начин

карактеризациските податоци ќе бидат споредливи, како во рамките на една колекција, така и помеѓу различни истражувања и институции.

Морфолошките дескриптори (својства) се групираат во квалитативни (дисконтинуирани, визуелно детектибилни својства како форма, боја, присуство или отсуство на одредена структура или појава) и квантитативни (континуирани мерливи параметри како должина, ширина, висина, маса, времетраење на фенолошки фази). Квалитативните својства се главно под силна генетска контрола и помалку под влијание на надворешната средина, додека квантитативните својства често се резултат на полигенска регулација и силна интеракција со условите на одгледување (Van Zonneveld et al., 2015; Tripodi et al., 2018).

3.9.1. Квантитативни дескриптори и нивна генетска контрола

3.9.1.1. Фенолошки својства

Фенолошките својства кај пиперката се поврзани со развојните фази на растението, како што се бројот на денови до никнување, до цветање и до плодоносење. Тие имаат клучно влијание врз адаптацијата на културата кон различни агроеколошки услови, планирањето на агротехничките мерки и определувањето на времето на берба (Bosland & Votava, 2012; Tripodi & Kumar, 2019). Покрај тоа, тие се тесно поврзани со продуктивноста, должината на вегетацискиот период и потребите за вода. Фенолошките својства се контролирани од сложена мрежа на гени и од нивната интеракција со надворешната средина (Blümel et al., 2015; Hatfield & Prueger, 2015; Slafer et al., 2015).

Бројот на денови до никнување го претставува периодот од сеидба до појава на првите изданоци. Иако оваа фенолошка карактеристика главно зависи од надворешните фактори (температура, влажност на почвата, ‘ртливост на семето), постојат индикации дека одредени генски локуси можат да влијаат врз брзината на никнување кај пиперката, но истите досега не се соодветно проучени (Bosland & Votava, 2012).

Бројот на денови до цветање претставува индикатор за времетраењето на вегетативната фаза и е важен параметар за селекција на рани сорти. Времето на цветање е контролирано од ендогени и егзогени сигнали, како што се фотопериодизмот, температурата и растителните хормони (Srikanth & Schmid, 2011). Зависно од сигналите од надворешната средина, начинот на експресија на гените за цветање може да биде различен (Cho et al., 2017; Ding et al., 2020). Иако гените за цветање се конзервирани меѓу различни видови, нивните функции можат значајно да се разликуваат кај секој поединечен вид. На пример, *SHORT VEGETATIVE PHASE* (SVP) во комбинација со *FLOWERING LOCUS C* (FLC) кај *Arabidopsis* делува како главен репресор на цветањето (Li et al., 2008), додека неговиот хомолог кај пиперката, *CaJOINTLESS*, важи за главен активатор на цветањето (Cohen et al., 2012). Choi et al. (2023), како резултат на GWAS-анализа (Genome Wide Asociation Studies, геномска асоцијациска студија), идентификуваат нов локус на гени за цветање кај пиперката и предлагаат четири кандидат-гени поврзани со цветањето: *APETALA2* (*AP2*), *WUSCHEL-RELATED HOMEOBOX4* (*WOX4*), *FLOWERING LOCUS T* (*FT*) и *GIGANTEA* (*GI*). Поради детектираните разлики, потребни се генетски истражувања за секој вид поединечно. Дополнително, неопходно е да се анализираат промените во експресијата на гените за цветање во контролирани услови. Ваквата генетска анализа би помогнала да се идентификуваат факторите за скратување на времето до цветање под услови на брза селекција (*speed breeding*) кај секоја култура (Choi et al., 2023).

Бројот на денови до плодоносење го претставува временскиот интервал од појавата на никулецот до формирањето на првите зрели плодови. Ова својство претставува клучен фенолошки индикатор кој силно корелира со цветањето, при што генотиповите што порано влегуваат во фаза на цветање вообичаено порано и плодоносат (Anani et al., 2024). Од друга страна има директно влијание врз приносот преку бројот на денови до зрелост, така што подоцностасните сорти често остваруваат повисок принос поради поголема акумулација на биомаса (Bekele et al., 2022). Бројот на денови до плодоносење во голема мера зависи и од температурните услови, при што повисоките температури ја скратуваат вегетациската фаза, но можат негативно да влијаат врз квалитативните и квантитативните својства на плодовите (Oh & Koh, 2019). Ова својство е под комплексна генска регулација, иако гените што го контролираат, не се прецизно дефинирани. Wang et al. (2025) го идентификувале MADS-box транскрипциskиот фактор RIPENING INHIBITOR (MADS-RIN) кај пиперката (*Capsicum annuum*), што претставува фактор кој го регулира биохемискиот процес на зреење.

3.9.1.2. Квантитативни својства на стеблото

Архитектурата на растението, дефинирана од својствата на стеблото, како висината на растението и ширината на растителната покривка, имаат големо влијание врз агрономската вредност на генотиповите. Од нив зависи густината на садење на пиперката, достапноста на светлината, проветрувањето на посевот и изложеноста на болести.

Висината на стеблото кај растенијата од родот *Capsicum* значајно варира кај различни испитувани генотипови. Во истражувањето на Lopez-Moreno et al. (2023) истата се движи во рамки од 34 до 174 cm. Истите автори го идентификуваат QTL (quantitative trait locus, локус на квантитативни својства) *ph8.1*, лоциран на хромозомот 8, кој објаснува приближно 17 % од варијабилноста на висината на стеблото кај пиперката. Дивиот алел е асоциран со пократки растенија, додека кај одомаќинетите видови алелот е во корелација со повисоки вредности за висината на стеблото кај пиперката. *Ширината на растителна покривка* го отсликува хоризонталниот развој на растението и има значење за планирање на меѓуредовото растојание. Lopez-Moreno et al. (2023) заклучуваат дека ова својство е поврзано со QTL *ph1.1* кој е лоциран на хромозомот 1. Истиот објаснува приближно 27 % од варијансата за ова својство, при што дивите алели детерминираат разгранета и издолжена форма на раст, додека култивираните генотипови имаат покомпактен раст. Иако гените што ја детерминираат експресијата на овие својства сè уште не се детално карактеризирани, постои индикација дека хормонските патеки за ауксини и цитокинини имаат значајно влијание врз дефинирањето на изгледот на растението.

3.9.1.3. Квантитативни својства на плодот

Плодот на пиперката претставува економски најзначаен орган, при што карактеристиките на плодот, како формата, големината, бојата, масата, дебелината на перикарпот и сл. се директно поврзани со намената на сортата (за свежа употреба, за сушење, за преработка). Целокупниот опис на плодот, вклучувајќи ги и својствата како форма на плодна дршка, работ на чашката, присуство на врат и боја во различни фази на зрелост, има клучно значење за препознавањето на сортите, стандардизацијата и нивната пазарна прифатливост.

Должината на плодот е типично квантитативно својство кај пиперката, кај кое се забележува значајна варијабилност помеѓу дивите и култивираните форми. Преку мапирање на QTL (Ma et al., 2022) се идентификувани локуси кои се поврзани со должината на плодот, како што се локусите *fl2.1*, *fl3.1* и *ftl6.1* (лоцирани на хромозомите 2, 3 и 6, соодветно). При меѓувидово вкрстување на *C. annuum* и *C. galapagoense*, исто така, се пронајдени QTL за должина на плодот, означени како *paufl2.1* и *paufl2.2*, лоцирани на хромозомот 2 (Ajrun et al., 2018), што укажува на конзистентноста на овој регион во генетската регулација на должината на плодот кај пиперката. Покрај помалите ефекти на повеќе гени, откриени се и главни гени коишто драстично ја менуваат формата и должината на плодот. Особено се истакнува локусот *fs10.1* на хромозомот 10, QTL кој има значајна функција при детерминацијата на обликот на плодот (односот помеѓу должината и ширината). Истиот објаснува приближно 68 % од варијабилноста на индексот на формата на плодот. Во рамките на регионот *fs10.1* е идентификуван генот *CaOFP20* (*Capsicum annuum Ovate Family Protein 20*), кој претставува ортолог на познатиот ген *SlOFP20 кај доматот*. Докажано е дека *CaOFP20* делува како супресор на издолжувањето на плодот бидејќи стивнувањето на овој ген индуцирано со вирус резултира со значајно подолги плодови (Borovsky et al., 2022). Дополнително, претходни студии сугерираат дека и на хромозомот 3 е лоциран конзервиран QTL за обликот на плодот, а локусот *fs3.1* е одговорен за издолжување на плодот кај повеќе анализирани популации (Hill et al., 2017). Овој QTL не влијае директно врз должината на плодот, туку индиректно преку односот должина/ширина, и освен кај *Capsicum annuum*, се покажал конзистентен и кај други видови од родот *Capsicum* (Chaim et al., 2003). Својството должина на плод кај пиперката е контролирано од повеќе QTL со мал до умерен ефект, додека специфични мутации во гените од развојните патеки на протеините кои делуваат на формата на плодот, како што е фамилијата протеини *Ovate*, можат да имаат значаен ефект врз експресијата на ова својство. Lee et al. (2020) го детектирале генот *CA.PGA v.1.6.scaffold517.20*, лоциран на хромозомот 4, кој е силно асоциран со должината на плодот, додека се претпоставува дека *CA.PGA v.1.6.scaffold517.21* е важен регулатор на ова својство.

Дијаметарот на плодот (ширина на плод) е својство кое е тесно поврзано со должината при одредувањето на финалната форма и големина на плодовите. Преку геномско мапирање и анализа на локуси за квантитативни својства се идентификувани најмалку четири QTL за ширина на плодот кај *C. annuum*, вклучувајќи ги локусите *fd1.1*, *fd2.1*, *fd4.1* и *fd11.2*, лоцирани на хромозомите 1, 2, 4 и 11, соодветно (Ma et al., 2022). Слично како и кај должината на плодот, повеќето од овие локуси имаат умерено влијание врз фенотипот, при што алелите од двата родителa во мапирачките популации придонесуваат кон експресијата на својството. Некои QTL за ширина се совпаѓаат со оние за облик и дебелина на перикарпот, како *fs3.1* на хромозомот 3 (Chaim et al., 2003). Добиените резултати од претходните истражувања укажуваат дека генетските фактори кои го контролираат трансверзалниот раст на плодот (ширината) можат истовремено да влијаат и врз други морфолошки својства. Lee et al. (2020) откриле десет гени кои се блиско поврзани со експресијата на ова својство, од кои осум се лоцирани на хромозомот 9, а два на хромозомот 12. Дополнително, гените кои влијаат врз експресијата на формата на плодот, како *CaOFP20,* индиректно влијаат и врз ширината. Неговото дејство како супресор на издолжувањето значи дека активниот алел на *CaOFP20* придонесува плодовите да бидат покуси *и пошироки* (Borovsky et al., 2022).

Масата или тежината на плодот е директно поврзана со приносот кај пиперката. Претставува комплексно својство кое било под силен селекциски притисок во текот на

доместикацијата на пиперката. Во бројни QTL-студии, во кои се користени популации добиени како резултат на внатревидова и меѓувидова хибридизација се идентификувани главни локуси за ова својство на неколку хромозоми. Најчесто се јавуваат QTL на хромозомот 2 (*fw2.1*), хромозомот 3 (*fw3.1*, *fw3.2*), хромозомите 4, 7 и 10 (Chaim et al., 2001; Rao et al., 2003; Zygier et al., 2005; Kim et al., 2014). Потврдено е дека QTL *fw2.1* на хромозомот 2 има главен ефект врз експресијата на ова својство кај интрогресивни линии од *C. chinense* и *C. frutescens*. Алелите од *fw2.1* објасниле околу 62 % од варијацијата во тежината на плодот (Guan et al., 2024), имплицирајќи присуство на главен ген или група гени во тој регион. При меѓувидово вкрстување на култивирани *C. annuum* и диви видови од *C. frutescens*, Rao et al. (2003) идентификувале осум QTL за тежина на плодот.

Со напредокот на геномиката и употребата на понови техники како QTL-seq и GWAS, потврдени се претходно детектираните региони и се сугерираа нови кандидат-гени. Преку GWAS-анализа на 350 генотипови се откриени седум QTL поврзани со тежината на плодот, како и дополнителни седум SNP-маркери лоцирани во близина на гените за кои е веќе докажано дека ја регулираат тежината на плодот (Nimmakayala et al., 2016). Меѓу нив, утврдено е дека хомологот на BEL1-LIKE HOMEODOMAIN PROTEIN 2 (BLH2) во QTL *FWe-P2.4* покажува најсилна асоцијација помеѓу маркерот и својството, што може да влијае врз масата на плодот (McLeod et al., 2023).

Во последните неколку години е постигнат значаен напредок во насока на мапирање на QTL за маса на плодот. Два големи QTL, *qFW2.1* (на Chr02) и *qFW3.1* (на Chr03) беа детално мапирани во хибридното потомство добиено од вкрстување на крупноплодна култивирана линија и ситноплоден див генотип. QTL *qFW2.1* е потврден во две независни популации и објаснува приближно 12 % од варијансата, а сличен процент објаснува и *qFW3.1* (Guan et al., 2024). Истите истражувачи, со комбинација на класично мапирање преку QTL-seq и RNA-seq, за овие два локуса издвојуваат конкретни кандидат-гени. Во регионот на *qFW2.1* (околу 153-154 Mbp на Chr02) најистакнати кандидати се гените *Capana02g002938* и *Capana02g003021*, додека за *qFW3.1* (околу 14.5 Mbp на Chr03 во референтниот геном Zunla-1) главен кандидат-ген е *Capana03g000903*. Генот *Capana02g002938* го кодира транскрипциискиот фактор *Growth-Regulating Factor 2-like (GRF)*, а *Capana02g003021* кодира ензим од фамилијата *Gretchen Hagen 3 (GH3)* поврзан со метаболизмот на ауксинот. Lee et al., (2020) наведуваат девет кандидат-гени за кои се претпоставува дека ја регулираат масата на плодот кај пиперката. И покрај овој напредок во откривањето и мапирањето на гените, авторите истакнуваат дека поголемиот број QTL за маса на плод сè уште се лоцирани во широки геномски интервали поради ограничената резолуција на мапите. Покрај сè, молекуларниот регулаторен механизам поврзан со тежината на плодот кај *Capsicum* уште не е разјаснет. Затоа, идните истражувања насочени кон употреба на блиско-изогени линии и сеопфатни асоцијативни мапирања треба да резултираат со клонирање на конкретни гени. Со тоа ќе се дефинираат молекуларните механизми што ја контролираат тежината на плодот како квантитативно својство кај пиперката (Guan et al., 2024).

Дебелината на перикарпот (месестиот дел од плодот) е една од главните карактеристики која го одредува квалитетот кај пиперките и нивната намена. Ова својство е квантитативно и често покажува корелација со големината на плодот, така што покрупните плодови најчесто имаат тенденција да развијат подебел перикарп. QTL-мапирањата потврдиле дека дел од локусите за дебелина на перикарпот се совпаѓаат со

оние за димензиите на плодот. Така, гореспоменатиот QTL *fs3.1* на хромозомот 3, покрај обликот и ширината, значајно влијае и врз дебелината на перикарпот (Chaim et al., 2003). Овој локус се појавува во различни генофондови, што укажува на можен конзервиран генетски фактор, најверојатно транскрипциски регулатор, кој го контролира радијалниот раст на плодот (т.е. бројот на клеточни слоеви во перикарпот). Дополнително, QTL за дебелина на перикарпот се мапирани и на други хромозоми. Во истражувањето на Barchi et al. (2009), идентификуван е QTL на хромозомот 4 за дебелина на перикарп (означен како *Pet4.1*), при што алелите од дивиот родител придонесуваат за манифестација на потенок перикарп, а алелите од култивираниот генотип за подебел перикарп. Овие резултати сугерираат дека неколку главни гени, веројатно учесници во одредувањето на големината на одредени органи, делуваат плеиотропно на повеќе особини на плодот. Засега, не постои клониран специфичен ген за дебелина на перикарпот кај пиперката. Сепак, како кандидатски гени може да се сметаат хомолозите на гени кај доматот, кои влијаат врз перикарпот, како генот *CSR-FW11.3* (Cell Size Regulator) кај доматот, кој ја зголемува големината на клетките или *FW3.2 (KLUH)* кој го зголемува бројот на слоеви. Двата механизма можат да резултираат со подебел перикарп.

Должината на плацентата, односно должината на централното ткиво во внатрешноста на плодот на кој е прикачено семето кај пиперката претставува уште еден морфолошки параметар. Најчесто плацентата кај издолжените, лути пиперчиња (како чили пиперките) се протега речиси до врвот на плодот, додека кај пократките и подебели плодови (како на пр. бабури) плацентата зафаќа релативно помал дел од внатрешноста. Ова наведува на претпоставката дека должината на плацентата е во голема мера *плеиотропно* поврзана со гените што ја одредуваат должината и формата на самиот плод. Веројатно ова својство е под полигенска контрола, распоредена преку истите геномски региони што влијаат на големината на плодот и на распоредот на семето. Доколку експресијата на еден ген предизвикува подолг плод, како *CaOFP20* или други гени за издолжување (Borovsky et al., 2022), индиректно ќе резултира и со подолга плацента бидејќи ткивото на плацентата ќе се издолжи пропорционално со издолжувањето на плодот.

Бројот на комори во внатрешноста на плодот, во кои се наоѓа семето е важен фактор кој влијае врз формата на плодот и врз неговата семенска продуктивност. Кај дивите форми пиперки најчесто плодот има една или две комори, додека кај култивираните сорти пиперки често се среќаваат три или четири комори. Генетската основа на ова својство покажува паралели со други видови од фамилијата Solanaceae, но има и специфични карактеристики за родот *Capsicum*. Преку QTL-мапирањата кај пиперката се идентификувани неколку региони поврзани со бројот на комори (Lcn), од кои најзначаен е локусот *lcn1.1* на хромозомот 1 (Ma et al., 2022). Во регионот на овој локус е изолиран кандидат-генот *Capana01g004285* (локализиран на Chr01), кој го кодира протеинот *BREVIS RADIX* (BRX). Влијанието на CaBRX е потврдено со функционална анализа преку VIGS (virus-induced gene silencing, стивнување на гени индуцирано со вирус). Стивнувањето на овој ген резултирало со значајно намалување на бројот на комори во плодовите, притоа предизвикувајќи промени и во експресијата на неколку други гени вклучени во развојот на цветот и плодовите. Дополнително, како кандидат-ген во истиот регион *lcn1.1* е предложен и *CaGRF* (*Capana01g004288* кој кодира *Growth-Regulating Factor)*, но неговото стивнување немало значаен ефект врз бројот на комори (Ma et al., 2022), што укажува на тоа дека *CaBRX* е главниот фактор. Покрај *lcn1.1*, идентификувани се и други помали QTL за бројот на комори. Barchi et al. (2009)

забележале секундарни QTL на хромозомите 2 и 4 кои влијаат на појавата на ±0.5 комори, но нивниот ефект епистатски зависи од генетската заднина. Засега, ниту еден од тие помали локуси не е понатаму истражен. Најзначајните фенотипски разлики (2 наспроти 3-4 комори) се генетски контролирани од мал број главни гени. Ваквите резултати укажуваат дека селекцијата за посакуван број на комори (повеќе комори за подебели плодови) може да се постигне со следење на неколку молекуларни маркери со значаен ефект, наместо да се потпира само на фенотипска карактеризација.

Должината на плодната дршка (педицел) е особина од интерес и за земјоделците и за селекционерите бидејќи влијае врз изгледот на плодот и врз полесното манипулирање при берба (механичка или рачна). Кај дивите видови плодната дршка обично е подолга и го издигнува плодот над листовите (често плодот е исправен), додека кај култивираните форми дршката е покуса и плодот најчесто виси надолу. Како квантитативна карактеристика, должината на педицелот е полигенски контролирана и во мапирачките популации покажува трансгресивна сегрегација. Barchi et al. (2009) извршиле вкрстување на родители кои имале слична должина на дршка (околу 40 mm), но кај потомството е забележана значајна трансгресивна варијација од многу кратки до подолги дршки. Во таа популација на рекомбинантни инбред линии се идентификувани најмалку пет QTL за должина на плодната дршка, означени како *Pel1.1*, *Pel2.1*, *Pel3.1*, *Pel4.1* и *Pel12.1*, според соодветниот хромозом на кој се лоцирани. Секој од нив имал релативно мал индивидуален ефект (процент на објаснета варијација од околу 7 % до 12 %), што сугерира адитивно дејство на гените. Во друга студија, спроведена на три различни F_2 популации добиени преку вкрстување со заеднички родител кој носи ген за лесно одвојување на дршката од плодот (т.н. „easy destemming“), идентификувани се повеќе QTL поврзани со должината на плодната дршка, како и степенот на цврстина со која се држи за плодот. Некои од овие QTL, лоцирани на хромозомот 4, се поклопуваат со QTL за ширина на плодот и дебелина на перикарпот, што може да укажува дека блиски гени или еден ист плеиотропен ген влијае врз експресијата на овие поврзани својства (Ortega et al., 2024).

Квантитативните својства имаат централно значење во карактеризацијата, одгледувањето и селекцијата на различни сорти пиперка. Сознанијата за нивната генетска основа, како и за влијанието на условите на надворешната средина врз нивната експресија, се суштински за подобрување на перформансите на сортите. Интеграцијата на морфолошките податоци со генетски информации претставува најмоќна алатка во современите програми за селекција на растенијата.

3.9.2. Влијание на надворешната средина врз варијабилноста на квантитативните својства

Условите на надворешната средина имаат значајно влијание врз манифестирањето на квантитативните својства кај земјоделските култури, особено кај локалните популации кои еволуирале и се приспособиле на специфични агроеколошки услови. Својствата, како што се приносот, морфологијата на плодот и фитохемискиот состав, покажуваат голема варијабилност под влијание на генетските и еколошките услови и нивната интеракција. Секоја сорта има специфични фенолошки механизми на контрола коишто влијаат врз нејзината реакција, кон условите на животната средина и влијаат врз приносот (Pirasteh & Welsh, 1980). Имајќи предвид дека генотиповите се во постојана интеракција со факторите на надворешната средина, проценката на таа интеракција е од суштинско значење за селекционерите (Sayekti et al., 2021). Современите методи за

селекција се насочени кон обезбедување стабилни резултати во различни агроеколошки услови, следствено и стабилен принос (Corte et al., 2002). За да се постигне тоа, неопходно е да се проценат генетските параметри, со цел рационално да се планираат и да се распределат ограничените ресурси (Joshi et al., 2018). Генетските и еколошките фактори формираат комплекс од услови кои влијаат врз растот и развојот на единката, го обликуваат нејзиниот приносен потенцијал и отпорноста на биотски и абиотски стресови (Slafer et al., 2015; Luby & Shaw, 2009).

Во студијата на Tripodi et al. (2018) се покажало дека приносот и концентрацијата на биоактивни соединенија кај сортите лута пиперка значајно вариираат зависно од условите за одгледување, со што се истакнува важноста на интеракцијата помеѓу генетската предодреденост и надворешната средина. Добиените резултати укажуваат на потребата од испитување на генотиповите во различни еколошки услови за да се идентификуваат оние генотипови коишто покажуваат стабилен и висок принос. Дополнително, во истражувањата на Rivera et al. (2016), Anani et al. (2024) и Verma et al. (2024) се истакнува влијанието на микроклиматските услови врз варијабилноста наспроти стабилноста на морфолошките својства кај пиперката.

Сите овие студии јасно ја потенцираат потребата од детално проучување на интеракцијата помеѓу надворешната средина и генотипот, што е од суштинско значење при воведување на локалните популации пиперка во програмите за селекција насочени кон стабилен принос, подобрена отпорност на стресови и подобрување на нутритивниот квалитет. Колекцијата на дивергентни локални сорти везена пиперка на Катедрата за генетика и селекција при Факултетот за земјоделски науки и храна - Скопје е колекционирана од различни региони на нашата земја. И покрај тоа што РС Македонија има мала површина, таа е испреплетена со многу различни микроклиматски региони со специфични климатски, хидролошки и педолошки карактеристики. Овие услови низ долг временски период значајно влијаеле врз оформувањето на стабилни локални популации со карактеристични фенотипски својства (Jankulovska et al., 2019).

Природната селекција во различните специфични географски региони, заедно со традиционалните практики на одгледување и ограниченото движење на генетскиот материјал, довеле до создавање на локално адаптирани генотипови (Ivanovska & Andonov, 2018). Современите методи на селекција, со помош на молекуларни маркери, овозможуваат да се идентификуваат генетските разлики кои се поврзани со специфични својства, како облик, боја и вкус на плодот, состав на фитохемиските соединенија и употребна вредност на конкретни генотипови. Ваквите сознанија се важен ресурс за идентификација на генотипови со потенцијал за адаптација кон климатските промени и за нивно вклучување во напредни селекциски програми.

3.9.3. Квалитативни дескриптори и нивна генетска контрола

3.9.3.1. Антоцијани на листови, нодии и стебло

Антоцијани се фенолни соединенија кои имаат заштитна функција и се акумулираат во различни делови на растенијата: перикарпот на плодот, листовите, стеблото и нодиите (Carvalho Lemos et al., 2019). Акумулацијата на овој пигмент е најинтензивна во палисадните и мезофилните клетки и/или ткива во виолетово обоените делови на растенијата.

Овие соединенија, како секундарни метаболити со изразени фотопротективни (Grünig et al., 2025) и антипатогени својства, имаат клучна функција во физиолошките процеси и толерантноста на стрес кај пиперката (Wang et al., 2018). Истовремено, привлекуваат опрашувачи и разнесувачи на семе (Sheehan et al., 2016). Виолетовиот пигмент на листовите се наследува доминантно по мајчина линија (Cheng et al., 2018). Генотиповите кои го наследиле ова својство покажуваат значајно поголема акумулација на антоцијани и хлорофил, како и подобрена фотосинтетска ефикасност.

Комбинираното присуство на хлорофил и антоцијани во листовите овозможува подобра регулација на фотосинтетскиот систем, при што антоцијаните го филтрираат вишокот светлина и ја намалуваат фотоинхибицијата. На тој начин се овозможува заштита на хлорофилот кој е фотосинтетски пигмент клучен во енергетската продукција и метаболизмот на растенијата (Landi et al., 2015; Menzies et al., 2016; Mattila et al., 2023).

Овие сознанија може значајно да ги унапредат селекциските програми преку интегрирање на визуелни и физиолошки маркери за отпорност. Варијациите во бојата на листовите кај растенијата најчесто произлегуваат од неурамнотежен однос на пигментите. Утврдувањето на присуството и односот на застапеноста на пигментите со децении претставува предизвик во научните кругови, особено специфичните нијанси на листовите, како светлозелени (Plastino et al., 2004), жолти (Palmer & Mascia, 1980) и виолетови (Wang et al., 2017). Cheng и сор. (2018) докажале дека мутантите со недостиг на пигменти или нарушен пигментен баланс се посензитивни на штетни инсекти. Спротивно на ова, кај генотиповите со виолетова обоеност на листовите е потврдена заштитната и одбранбената функција на антоцијаните, што се поврзува со отпорноста кон болести и штетници (Kaur et al., 202). Селекцијата на видовите од родот *Capsicum* претежно се фокусира на агрономски важни својства, како принос и нутритивна вредност (Zonneveld et al., 2015), додека бојата на листовите, како значаен фенотипски белег, често е занемарена.

Генетската регулација има значајна контрола врз акумулацијата на двата пигмента (хлорофил и антоцијани), а промените во нивната експресија се тесно поврзани со фазите на развој на растението (Cooney et al., 2015). Профилот на пигментите влијае врз адаптивниот капацитет на растението, особено преку фотосинтетскиот и антиоксидативниот систем (Kerchev et al., 2012; Espley & Jaakola, 2023), додека осетливоста на растението на стрес е резултат на изменетите метаболитски патеки што се активираат во рамките на одбранбените механизми.

Во истражувањата на Cheng et al. (2018), генотипот со оптимален однос на антоцијани и хлорофил во листовите покажал и најдобра виталност на кореновиот систем, најниска антиоксидативна активност (ниски вредности на MDA, SOD, POD) и најнизок процент на штети предизвикани од бела мува, врз основа на што е класифициран како отпорен генотип). Истражувањето потврдува дека виолетовата обоеност на листовите, како резултат на зголемена експресија на антоцијани, не само што има фотозаштитна функција, туку претставува и индикатор за биотска резистентност.

Wang et al. (2018), идентификувале 12 клучни кандидат-гени поврзани со биосинтезата и регулацијата на експресијата на антоцијани во стеблото и нодиите кај пиперката. Сите овие гени се лоцирани на 10-тиот хромозом, што претставува потенцијална локација за мапирање на маркери и гени поврзани со оваа особина.

3.9.3.2. Боја на лист

Бојата на листовите кај пиперката (Capsicum sp.) најчесто се однесува на нијансата на зелената боја на лисната маса која е детерминирана од концентрацијата и соодносот на хлорофилот. Сепак, кај одредени специфични генотипови се забележува присуство на антоцијани — пигменти растворливи во вода, кои предизвикуваат виолетово до речиси црно обојување на лисната плоча или на нерватурата. Оваа карактеристика често е генетски поврзана со присуството на антоцијани и во другите органи на растението, како стеблото и цветот, што претставува важен маркер за идентификација на одредени автохтони сорти. Таа е индикатор за физиолошката состојба и нутритивниот статус на растението, а воедно претставува и одраз на неговата генетска предодреденост. Потемните зелени листови обично укажуваат на повисока концентрација на хлорофил и азот, што се поврзува со поинтензивен раст и зголемена продуктивност. Спротивно на тоа, посветлите зелени или жолто-зелени листови можат да укажуваат на дефицит на хранливи материи или на постоење специфични генетски варијанти. Присуството на антоцијани кај некои сорти не само што има декоративен ефект, туку може да ја подобри толерантноста кон топлотни стресови и УВ-зрачење, благодарение на фотозаштитната функција на овие пигменти (Meng et al., 2022).

Кај најголем дел од претставниците на *C. annuum* бојата на листовите варира од светлозелена до темнозелена. Постојат и варијанти со сивозелени тонови (како резултат на присуството на влакненца на кутикулата од листот), како и линии со виолетова нијанса, што се забележува кај генотиповите кои имаат виолетова боја на стеблото или цветовите. Според Paredes Andrade et al. (2020), 82,8 % од анализираните примероци од нивната колекција имале листови со средно зелена боја, а останатите биле со посветли или потемни нијанси.

Интензитетот на бојата на листот кај пиперката е под влијание на гени што ја контролираат продукцијата на хлорофил и присуството на антоцијани. Според Cheng et al. (2018), диверзитетот на бојата на листовите се должи на количината на антоцијани и хлорофил, при што најчесто мутациите во одредени гени влијаат врз композицијата на пигментите. На пример, рецесивен ген што влијае врз супресијата на хлорофилот може да предизвика присуство на жолто-зелени листови.

Доминантниот локус A ја регулира експресијата на антоцијаните и може да резултира со потемна или виолетова боја на листовите (Chaim et al., 2003). Со примена на техниката VIGS (virus-induced gene silencing) е утврдено дека транскрипцискиот фактор *CaMYB* учествува во регулирањето на синтезата на антоцијани во листовите (Zhang et al., 2015), цветовите и незрелите плодови на растенијата од родот *Capsicum* (Wang et al., 2022). Filyushin et al. (2023) го идентификувале транскрипцискиот фактор R2R3-MYB (*CaMYB113*) поврзан со темна (виолетова) обоеност на листовите, мапиран на хромозомот 10. Истиот локус ја регулира и бојата на стеблото и цветот (Liu et al., 2024). Гените *CaMYB1* и *CaMYB2* претставуваат R2R3-MYB транскрипциски фактори. *CaMYB2* е главен регулатор на експресијата на структурните гени поврзани со биосинтеза на антоцијани. Неговото стивнување (silencing) доведува до инхибирана експресија на гените *CHS, CHI, DFR, ANS, F3GT*, што резултира со намалена акумулација на антоцијани во листовите. Дополнително, гените *WD40* и *bHLH* формираат MBW-комплекс, кој ја регулира експресијата на гените што се активираат во подоцнежните фази. Сите овие гени се лоцирани на хромозомите 1, 6 и 9 (Carvalho Lemos et al., 2019).

3.9.3.3. Боја на плод

Бојата на плодот кај пиперката (*Capsicum* spp.) претставува визуелно доминантна и генетски комплексна особина, којашто претрпува драматични промени во текот на развојот на плодот, од неговото формирање до фазата на полна зрелост. Трансформацијата на бојата е тесно поврзана со фазите на созревање.

Во фазата на технолошка зрелост, плодот е пазарно употреблив и најчесто се карактеризира со зелена боја која доминира поради присуството на хлорофилни пигменти. Наспроти тоа, физиолошката зрелост означува фаза на целосен биолошки развој на семето, при што доаѓа до интензивна синтеза на каротеноиди, со што плодот ја добива својата конечна, визуелно препознатлива боја (најчесто црвена).

Комплексноста на генетската поврзаност со транзицијата на боите на плодот не е единствена за видовите *Capsicum* spp., туку е забележана и кај многу други хортикултурни видови (Tong et al., 2022). Зрелите плодови на пиперката се богати со каротеноиди како капсантин, кој претставува важен извор на витамин А и антиоксиданси (Venkatesh et al., 2023). Жолтите и портокаловите плодови имаат поинаков каротеноиден профил (лутеин, виолаксантин), кои имаат влијание врз вкусот и нудат бројни здравствени придобивки (De Azevedo-Meleiro et. al., 2009). Историски, бојата на плодот кај пиперката се поврзувала со три главни генетски локуси: *y, c1* и *c2* (Hurtado-Hernandez & Smith, 1985).

Во поново време се докажало дека разновидноста на бои кај зрелите плодови најчесто произлегува од конверзија на хлоропластите во хромопласти во текот на процесот на зреење. Хромопластите имаат зголемен капацитет за синтеза и акумулација на каротеноиди, што резултира со појава на широка палета на бои кај зрелите плодови на пиперката (Kapoor et al., 2022). Во истражувањето на Ou et al. (2018), идентификувани се два клучни гена кои ја регулираат бојата на плодот кај пиперката. Генот *pan04g025380*, лоциран на хромозомот 4, го кодира ензимот phytoene synthase (PSY) кој има клучна функција во биосинтезата на каротеноиди, главните пигменти одговорни за интензитетот на бојата на зрелите плодови. Со делеција на овој ген се намалува присуството на црвени и портокалови пигменти, што резултира со плодови со бледожолта боја.

Генот *pan06g005570*, идентификуван на хромозомот 6, го кодира ензимот capsanthin/capsorubin synthase (CCS), кој е одговорен за финалната конверзија на жолтите каротеноиди во специфични црвени пигменти, како капсантин и капсорубин. Овој ензим директно учествува во финалната фаза на биосинтеза на црвените пигменти. Кога овој ген е отсутен или нефункционален, плодовите добиваат жолта или портокалова боја наместо темноцрвена. Затоа, истиот е од суштинско значење при селекција на сорти со интензивна црвена боја на зрел плод. Функцијата на овие гени во експресијата на бојата кај плодовите од пиперката од различна гермплазма ја испитувале и други автори (Borovsky & Paran, 2008; Bhattarai et al., 2024; Wang et al., 2025).

Иако биосинтезата на каротеноиди е релативно добро проучена, функцијата на други пигменти, како антоцијаните, хлорофилот и флавоноидите, како и регулаторните гени кои ја контролираат нивната експресија, сè уште не е целосно разјаснета (Nabi et al., 2023). Виолетовата боја на плодовите од некои генотипови пиперка се манифестира како резултат на присуството антоцијани во плодот. Meng и сор., (2022) вршеле компаративна анализа на генотипови со виолетова боја на плод и генотипови со зелен плод, при што

потврдиле дека генотиповите со виолетови плодови имаат значајно повисоко ниво на експресија на 6 ензими (*PAL, C4H, CHI, DFR, ANS, UFGT*) во споредба со генотиповите со зелена боја, со исклучок на генот *F3H*. Filyushin et al. (2020) биохемиски испитувале плодови од четири различни сорти пиперка во различни фази на зрелост, фокусирајќи се на присуството и односот помеѓу хлорофилот, каротеноидите и антоцијаните како основни пигменти. Утврдиле дека присуството на каротеноиди во лушпата и пулпата на плодот е директно поврзано со експресијата на гените *PSY1*, *PSY2*, *LCYb* и *CCS*, додека содржината на антоцијани во лушпата кај незрелите плодови со виолетова боја е позитивно корелирана со степенот на експресијата на гените *CHS, F3 '5 'H, DFR, ANS* и *UFGT*. Во истражувањето на Shu et al. (2023), со помош на молекуларни маркери се врши предикција на бојата на плодот кај хибриди. Од друга страна, Tripodi et al. (2024) потврдуваат дека ова својство е под контрола на полигени, со повеќе QTL-локации поврзани со варијациите на бојата на плодовите.

3.9.3.4. Боја на стебло

Бојата на стеблото кај пиперката е важна морфолошка и физиолошка карактеристика. Таа варира од светлозелена до темнозелена, па сè до интензивна виолетова нијанса. Оваа појава е резултат на отсуството или присуството на антоцијани и има значење за физиолошката заштита од ултравиолетово зрачење, а исто така придонесува за декоративната вредност кај некои сорти. Виолетовата боја е поврзана со поголема антиоксидативна активност и отпорност на високи температури и суша (Sadowska-Bartosz et al., 2024).

Дивата форма *Capsicum annuum* var. *glabriusculum* има стебло со карактеристична виолетова боја, која кај овој вид се наследува доминантно и се поврзува со адаптацијата кон екстремните услови во кои овој вид опстојува илјадници години (Hurtado-Hernandez & Smith, 1985; Lopez-Moreno et al., 2023). Кај најголем дел од современите сорти на видот *Capsicum annuum* доминира зелена боја на стеблото, додека кај локалните сорти постои варијабилност во однос на ова својство. Ваквата варијабилност ја отсликува генетската хетерогеност на автохтоните генотипови и нивната адаптација на специфични агроеколошки услови. Ова својство го испитувале и Meng et al. (2022), при што потврдиле дека генотиповите со виолетова боја на стебло имаат повисоки нивоа на антоцијани и тие имаат поголема толерантност на стрес, што го потврдува значењето на оваа особина како фенотипски маркер при селекција за отпорност.

3.9.3.5. Облик на стеблото

Формата на стеблото кај пиперката се дефинира преку напречниот пресек на главното стебло и најчесто може да биде цилиндрична, аглеста или сплеснатa. Оваа карактеристика претставува значајна морфолошка особина која придонесува за структурната стабилност на растението и неговата отпорност на полегнување, особено при неповолни климатски влијанија како силен ветер.

Иако ова својство нема директно влијание врз приносот, неговото значење е клучно во процесот на фенотипска карактеризација. Како дел од DUS-тестовите (Distinctness, Uniformity, Stability), формата на стеблото служи како дескриптор за прецизен опис, диференцијација и идентификација на сортите (Sahin et al., 2022). Кај повеќето култивирани форми од видот *C. annuum* доминира цилиндричното или благо аголното стебло, додека сплеснатата форма поретко се среќава и е покарактеристична за одредени диви или специфични локални форми.

Во истражувањето на Sahin et al. (2022**)** спроведено врз 29 генотипови на пиперка, цилиндричната форма била застапена кај 20 генотипови, додека аглестите и сплеснатите форми биле забележани кај значително помал број примероци. Ваквите резултати потврдуваат дека ова својство кај видот *C. annuum* е релативно стабилно, со умерена варијабилност. Истите автори нагласуваат дека експресијата на формата на стеблото е под полигенска контрола и често е во корелација со гените кои го детерминираат вкупниот хабитус на растението.

3.9.3.6. Хабитус на растение

Хабитусот на растението го опишува целосниот изглед и вертикалната ориентација на растението, односно неговата форма, компактност и начин на разгранување. Оваа особина има практично значење при одредување на густината на садење, механичката берба и отпорноста на растенијата на надворешните услови. Исправениот хабитус овозможува подобра изложеност на светлина и проветрување, полесна манипулација при спроведување на агротехничките мерки и полесна берба. Ваквиот хабитус е карактеристичен за современите сорти кои еволуирале во компактни, детерминантни типови. Наспроти тоа, хоризонталниот (пространи) или полулегнат хабитус е типичен за дивите форми како *C. annuum* var. *glabriusculum*, кои ползечкиот облик го развиле за да си обезбедат простор за опстанок како повеќегодишни растенија во примарните центри на диверзитет. Во рамките на видот *C. annuum* се среќаваат типови со исправен, компактен и проширен хабитус (Lopez-Moreno et al., 2023). Генетски, оваа особина е под контрола на два главни гена, како што се генот *dt* кој влијае врз формирањето на детерминантен тип (компактна грмушка) со цветови на терминална позиција што го стопира растот на главното стебло, спротивно на индетерминантниот тип. Генот *ct* го регулира степенот на разгранувањето, компактно наспроти пространо разгрането растение (Wang & Bosland, 2006). Дополнително, Lopez-Moreno et al. (2023) идентификувале QTL-локус (*GH1.1*) на хромозомот 1 кој објаснува приближно 27 % од варијацијата во хабитусот.

Во пракса, генотиповите со исправен хабитус достигнуваат поголема висина на стеблото, што е позитивна карактеристика за одгледување во заштитен простор, овозможувајќи полесна манипулација и движење меѓу редовите. Од друга страна, високите растенија можат да бидат подложни на полегнување и кршење, посебно во периодот на интензивно плодоносење поради тежината на плодовите. Компактниот хабитус има оптимална градба која овозможува стабилност на растението, добра вентилација, пристап и доволна висина за плодовите непречено да растат и да не доаѓаат во контакт со почвата. За разлика од претходните два типа, кај пространиот (ползечки) хабитус, неопходна е поткрепа на растенијата со цел да се намали ризикот од скапување на плодовите, особено во периодот на зреење, затоа што се директно изложени на влага и патогени од почвата.

3.9.3.7. Разгранување на стебло

Разгранувањето на стеблото или густината на разгранетост се однесува на бројот и распределбата на гранките. Оваа особина директно влијае врз целокупната морфологија на растението, продуктивноста и микроклимата околу растението. Поголемата густина на разгранување може да резултира со поголема лисна маса и потенцијално повисок принос, но истовремено и да го зголеми ризикот од задржување влага и појава на болести. Од друга страна, слабо разгранетите растенија обезбедуваат подобра проветреност и полесен пристап до плодовите при берба.

Кај видот *C. annuum* може да има растенија со слаба, средна и густа разгранетост (International Board for Plant Genetic Resources, 1995). Оваа особина е полигенски контролирана и е тесно поврзана со хормонска регулација на апикалната доминантност. Дивите форми на *Capsicum* вообичаено се карактеризираат со поизразено разгранување. Според Paredes Andrade et al. (2020), густината на разгранување е еден од најдискриминантните морфолошки дескриптори меѓу видовите на *Capsicum*. Sahin et al. (2022) испитувале турски сорти и утврдиле статистички значајни разлики во степенот на разгранетост, при што дел од генотиповите биле оценети како многу разгранети. Во истражувањето на Joshi et al. (2021) е забележано дека околу две третини од анализираните генотипови припаѓале на групата со исправен хабитус, а остатокот имале компактен тип на раст. Средно разгранување е детерминирано кај повеќе од 93 % од генотиповите, додека помалку од 7 % се оценети како густо разгранети.

3.9.3.8. Базално разгранување

Базално разгранување (tillering) претставува појава на формирање изданоци од основата на растението и има суштинско значење во формирањето на грмушести форми, влијае врз зголемувањето на вкупната биомаса и корелирано е со производниот потенцијал на растението. Ова својство се поврзува и со способноста за регенерација на самото растение, односно обновување на растението по механичко оштетување или стресови од надворешната средина.

Кај култивираните форми од видот *C. annuum* најчесто се формира еден главен изданок, додека кај дивите форми се јавуваат повеќе базални изданоци. На молекуларно ниво, TCP претставува транскрипциски фактор кој има клучна функција во регулацијата на бројни развојни процеси, меѓу кои се и базалното разгранување, формирањето на цветови и листови. Dong et al. (2024) со генетска анализа на фамилијата гени TCP кај пиперката (*Capsicum annuum* L.) идентификувале 27 членови на *CaTCP* (TCP кај Capsicum), поделени во две класи. Посебен фокус е ставен на потткласата CYC/TB1, која припаѓа во втората класа и покажува висока експресија на странични гранки, што укажува на тоа дека е директно вклучена во генетската регулација на страничното и базалното разгранување. Експресијата на гените *CaTCP* е прецизно поврзана со специфични ткива и фази на развој. Така на пример, генот *CaTCP16* кој е член на класата II имал значајно висока експресија во цветовите, првата класа од гените за TCP-факторите се експресирале значајно високо во листовите, а втората класа во латералните гранки, особено оние од потткласата CYC/TB1. Дополнително, идентификувани се и 37 miRNA молекули кои таргетираат 19 *CaTCP*-гени, кои делуваат како регулаторен механизам во процесот на разгранување на посттранскрипциско ниво (Dong et al. 2024).

3.9.3.9. Густина на листови

Густината на листовите претставува важна агрономска особина што директно влијае врз достапноста на светлина, степенот на транспирација, заштитата од сончево оштетување и микроклиматските услови околу растението. Погустиот распоред на листовите може да обезбеди подобра фотосинтеза, но и да предизвика засенчување, задржување на влагата и да го зголеми ризикот од појава на габни заболувања, особено при пластеничко производство. Кај видовите од *C. annuum*, густината на листовите се оценува како ретка, средна или густа. Дивите форми, особено *C. annuum* var. *glabriusculum*, имаат изразено густа лисна маса, која им овозможува поголема заштита од екстремни временски услови (Ibarra-Legarda et al., 2025).

3.9.3.10. Форма на лист

Формата на листот е важна морфолошка карактеристика за таксономската класификација, ефикасното искористување на светлината и адаптација на условите на надворешната средина. Потесните листови овозможуваат подобра приспособливост на топли и суви услови, додека поширокиите листови овозможуваат поголема површина за фотосинтетска активност и апсорпција на светлина.

Sahin et al. (2022), при анализа на турски генотипови пиперка, забележале дека поголемиот дел од генотиповите имаат издолжени листови. Ibarra-Legarda et al. (2025) идентификувале значајна разлика во формата на котиледоните, што укажува на присуство генетска варијабилност уште од почетната фаза на развој на растението.

3.9.3.11. Влакнавост на хипокотил и стебло

Кај видовите од *C. annuum*, листовите најчесто се мазни со слаба влакнавост (пубесценција). Дивите форми и некои видови како *C. pubescens* имаат значајно повлакнести листови. Густите трихоми (влакненца) го отежнуваат движењето и хранењето на штетниците и помагаат во задржување на влагата и заштита од прекумерно сончево зрачење. Оваа особина е контролирана од неколку гени и најчесто има рецесивен карактер. Paredes Andrade et al. (2020) забележале дека 88,5 % од испитуваните генотипови во нивната студија имале слаба влакнавост. Ibarra-Legarda et al. (2025) истакнуваат дека повисок степен на влакнавост може да придонесе за подобра толерантност на суша и зголемена отпорност кон инсекти. Li et al. (2023) потврдуваат дека влакнестите листови покажуваат значајно помала колонизација од белата мува, што ја нагласува заштитната функција на ова својство.

Влакнавоста на хипокотилот претставува важна карактеристика во фазата на поникнување и почетниот развој на растението, првенствено како заштита од штетници. Присуството на влакненца налик на мов, претставува адаптивен механизам кој помага во задржувањето на влага, намалување на загубата на вода преку испарување, а воедно претставува и физичка бариера за почвените патогени и штетници. Во селекциските програми, ова својство служи како морфолошки маркер за диференцијација и идентификација на сорти, особено во почетните фази на развој. Растенијата од видовите *C. pubescens* и *C. annuum* var. *glabriusculum* имаат изразена влакнавост, за разлика од повеќето култивирани форми на видот *C. annuum*, кои се претежно со мазен хипокотил (Barboza et al., 2022). Според Paredes Andrade et al. (2020), влакнавоста на хипокотилот се покажала како значајна дискриминирачка особина при диференцијацијата на видови од родот *Capsicum*. Ова својство, особено кај дивите форми, е во позитивна корелација со зголемената отпорност на суша и штетници (Ibarra-Legarda et al., 2025), па затоа, генотиповите со изразена влакнавост на хипокотилот претставуваат извонреден вреден генетски ресурс кој може да се вклучи во програмите за селекција на сорти со поголема отпорност на стрес.

Влакнавоста на стеблото, или присуството на трихоми, претставува значајно својство кое има функција на создавање физичка бариера, со што му обезбедува на растението заштита од инсекти (трипси и вошки) (Bobadilla-Larios et al., 2017; Ibarra-Legarda et al., 2025). Од друга страна, формирањето на слој со повисока влажност околу самото стебло влијае врз микроклимата околу растението и ја намалува транспирацијата. Кај култивираните форми на *C. annuum*, најчесто се јавува слабо присуство или отсуство на влакнавост, додека дивите форми се изразено влакнести. Генетската контрола на

својството вклучува неколку главни локуси и често стабилно се наследува во рамки на една сорта (Liu et al., 2021).

3.9.3.12. Констрикција на каликс

Констрикцијата на каликсот, односно стеснување при основата на каликсот е фенотипска карактеристика која не влијае врз вкусот или врз приносниот потенцијал на генотипот, но може да го промени начинот на кој плодот се одвојува од растението. Ова својство е особено значајно за морфолошката класификација и таксономската идентификација на видови од родот *Capsicum*.

Agapie & Barcanu (2024) ја анализирале колекцијата од петте култивирани видови на родот *Capsicum* која се одржува во Vegetable Research Development Station (VRDS) Buzau, Романија, со цел да се олесни дистинкцијата помеѓу нив врз основа на одредени морфолошки својства. При тоа тие забележуваат дека растенијата од видот *C. chinense* имаат констрикција на основата на каликсот, додека растенијата од видот *C. frutescens* немаат констрикција на каликсот.

Кај повеќето сорти од *C. annuum* нема изразена констрикција на каликсот, при што плодовите имаат поширока основа и се директно поврзани со плодната дршка. Присуството или отсуството на оваа особина е генетски предодредено и најчесто е конзистентна во рамките на еден генотип. Доколку некој генотип на *C. annuum* покажува стеснување на вратот на основата, тоа може да укажува на интрогресија на генетскиот материјал од *C. chinense* или на присуство на специфичен алел. Гените што ја регулираат оваа особина не се детално карактеризирани, но поради нејзината поврзаност со различните видови *Capsicum*, се претпоставува дека се вклучени развојни гени поврзани со морфологијата на каликсот или формата на плодот, кои се измениле во текот на еволуцијата на родот *Capsicum*. Од селекциска перспектива, оваа особина е релевантна при развој на сорти погодни за механизирана берба бидејќи типот на прицврстување на дршката за каликсот влијае врз силата потребна за откинување на плодот (fruit detachment force) (Paredes Andrade et al., 2020).

Joshi et al. (2021) фенотипски карактеризирале 15 генотипови од *Capsicum* sp., при што кај ниту еден примерок не е утврдено присуство на констрикција, исто како и во гермплазмата анализирана од Gurung et al. (2020). Иако суптилна, оваа карактеристика е наследна и стабилна, го одразува генетското потекло на специфични примероци пиперка и претставува важна алатка во таксономската класификација и во селекцијата (IPGRI, AVRDC, & CATIE, 1995; Gurung et al., 2020).

3.9.3.13. Врат на основата на плодот

Вратот на основата на плодот на пиперката се однесува на зоната помеѓу плодот и плодната дршка, каде што може да се појави стеснување (врат) или плодот да завршува со рамна или широка основа. Ова својство кај чили пиперката (*C. annuum*) е анализирано од Joshi et al. (2021), при што ниту еден од анализираните примероци (15) немал врат на основата на плодот, и од Gurung et al. (2020) каде 19 од анализираните примероци покажале отсуство на ова својство, а кај 8 примероци е забележано присуство на врат на основата. Дополнително, во студијата на Bianchi et al. (2020) кај 55 примероци од видот *C. chinense*, врат на основата на плодот бил забележан кај само 16,4 % од примероците, при што ова својство придонело за диференцијација на две морфолошките групи (една група се карактеризирала со присуство, а друга со отсуство на врат на основата на плодот).

Иако не постои директна поврзаност на оваа особина со агрономски важните својства, како принос или вкус, таа може да биде од значење при фенотипска карактеризација на сортите**,** како и при селекција на типови погодни за специфични технологии на берба и преработка**.**

3.9.3.14. Форма на плодот кај пиперката

Формата на плодот претставува една од најразновидните морфолошки карактеристики кај родот *Capsicum*. Тоа е едно од најважните квалитативни својства и ги одредува како преференците на потрошувачите, така и селекциските цели. Вообичаено, дивите пиперки имаат мали, тркалезни или тесно конусни плодови, кои птиците лесно ги распространуваат (Tewksbury & Nabhan, 2001; van der Knaap and Ostergaard, 2017). Наспроти тоа, под влијание на доместикацијата и селекцијата, кај култивираните видови е создадена широка палета на најразлични форми, од издолжени и тенки плодови до крупни бабуресто типови (Borovsky et al., 2022). Стандардните дескриптори за *Capsicum* ги категоризираат облиците на плодот во неколку главни класи. Меѓународните IPGRI дескриптори дефинираат шест широки категории: издолжена, тркалезна, триаголна, камбановидна, бабуровидна и „друга“ форма. Слично на тоа, системот на USDA (GRIN) користи седум категории за обликот на плодот: издолжен, сплеснат, тркалезен, конусовиден, камбановиден, голем бабуровиден и мешовит тип. Овие општи категории опишуваат голем дел од фенотипската варијација, иако во практиката постојат и голем број преодни форми, што понекогаш го отежнува строгиот опис и класификација на формата на плодот.

Разновидноста на формите е забележителна и помеѓу култивираните и помеѓу дивите видови на родот *Capsicum*. Најчесто одгледуваниот вид, *C. annuum*, соодветно покажува и најголема морфолошка разновидност. Кај него се детектирани плодови со најразличен облик, од целосно тркалезни, преку конусовидни, до екстремно издолжени (Viafara-Vega et al., 2025). Кај истиот вид се вбројуваат и крупноплодните бабури и долгите лути пиперчиња, и малите декоративни форми, што укажува на интензивна селекција за различни намени (Bosland &Votava, 2000; Paran & van der Knaap; 2007). Кај другите одомаќинети видови има помала варијабилност. Процесот на доместикација кај различните видови од родот *Capsicum* резултирал со значителна диверзификација на димензиите на плодот и појава на нови морфотипови, при што секој вид задржал специфични карактеристики кои се типични за неговиот генофонд и еволутивна историја (Liu et al., 2023).

Формата на плодот е комплексна квантитативна особина која е под полигенска контрола (Vilarinho et al., 2015). И покрај влијанието на надворешната средина, истражувањата покажуваат дека генетскиот фактор има значајно влијание врз дефинирањето на обликот (Ma et al., 2022; Liu et al., 2023). Преку класични QTL-мапирања и современи студии на асоцијации, идентификувани се повеќе главни гени и QTL поврзани со морфологијата на плодот. Генетските мапирања на *C. annuum* ги поврзуваат локусите *fs3.1, fs10.1, fl2.1, fl3.1, fd1.1, fd2.1, fd4.1, fd11.2* со формата на плодот кај пиперката (Chaim et al., 2001; Chaim et al., 2003; Rao et al. 2003; Zygier et al., 2005; Barchi et al., 2009; Kim et al., 2014; Nimmakayala et al., 2016; Hill et al., 2017; Lee et al.; 2020; Borovsky et al., 2022; Ma et al., 2022; McLeod et al., 2023; Guan et al., 2024).

3.9.3.15. Форма на врв на плод

Формата на врвот на плодот всушност се однесува на изгледот на дисталниот дел на плодот (цветниот крај), кој може да биде зашилен, заоблен или вдлабнат. Според Paredes

Andrade et al. (2020), зашилениот врв е најзастапен кај *C. annuum* и *C. frutescens*, додека кај *C. chinense* превладуваат вдлабнати или тапи врвови. Hernández et al. (2021) потврдуваат дека формата на врвот има висока дискриминантна вредност и може да служи како критериум за разликување на локалните популации и потенцијално поврзување со генетското потекло на сортите. Според истражувањето на Sampaio et al. (2023), во кое се анализирани 23 генотипови од *Capsicum* spp., постои значајна морфолошка разновидност во поглед на ова својство, при што е утврдена доминантна застапеност на зашилена форма на врвот на плодот.

Генетски, оваа особина се смета за квалитативна и релативно стабилна во рамките на една сорта. Современите геномски анализи идентификуваат повеќе гени поврзани со формата на плодот, вклучувајќи го и врвот. Така, генот *CaPCR1* (*Capana12g002165*), дел од фамилијата OVATE, е идентификуван како кандидат-ген позициониран на хромозомот 12, којшто ја регулира формата на врвот на плодот (Liu et al., 2024). Неговата експресија е зголемена кај примероците со вдлабнати (конкавни) врвови. Du et al. (2019) забележуваат дека бројот на комори и експресијата на гени како *OVATE, OFP5, fs2.1, fs3.1* и *fs10.1* придонесуваат кон морфолошки варијации, вклучувајќи го и дисталниот дел на плодот. Сите овие истражувања потврдуваат дека формата на врвот е генетски контролирана и фенотипски конзистентна особина, која би можела да претставува корисен дескриптор за морфолошка диференцијација на генотиповите.

3.9.3.16. Задржување на цветни остатоци на врвот на плодот

Ова својство го опишува присуството или отсуството на цветни делови (венечни ливчиња, прашници) на врвот (дисталниот дел) на плодот. Појавата е тесно поврзана со механизмот на опрашување и директно влијае врз комерцијалниот изглед на плодот. Додека кај видот *C. annuum,* цветните остатоци обично отсуствуваат, кај одредени форми на *C. chinense* и *C. frutescens* тие често се присутни. Од генетски аспект, ова се должи на варијации во гените што го контролираат процесот на абсцисија, односно навременото одвојување на цветот по оплодувањето.

3.9.3.17. Положба (позиција) на цвет и плод

Дивите форми на пиперката се карактеризираат со мали, остри, црвени плодови кои лесно се одделуваат од каликсот (чашката), како и со карактеристични мали и пубесцентни листови и силно изразена лутина. Кај нив положбата на плодот е исправена нагоре, што овозможува природно опаѓање на плодовите и полесна дисперзија на семето. Во текот на доместикацијата, преку селекција биле добиени сорти со плод кој е поцврсто поврзан со чашката, со покрупни плодови, намалена лутина, во различни бои и со мазни листови (без трихоми). Покрај тоа, важен чекор во процесот на доместикација е промената на положбата на плодот, од исправена, каде плодот е насочен нагоре, кон висечка форма, при што плодот слободно виси надолу. Оваа промена е поврзана со зголемувањето на плодот, намалувањето на дебелината на педицелот и подобра заштита од директна сончева светлина и тревопасни животни (Paran & Van Der Knaap, 2007; Albrecht et al., 2012; Chunthawodtiporn et al., 2018; Solomon et al., 2021).

Кај *C. annuum* најчесто се јавува висечка положба на цветот и плодот. Исправената положба е почеста кај *C. frutescens* и дивите форми. Lee et al. (2008), преку вкрстување на сорти со различна ориентација на плодот покажале дека генот за еректна форма е рецесивен и мапирале CAPS- маркер на растојание од 4.3 cM од локусот на генот. Според Cheng et al. (2016), ориентацијата на плодот кај *Capsicum annuum* е контролирана од ген кој е позициониран на хромозомот 12, додека Han et al. (2016) идентификувале QTL (FP-

12.2) кој е лоциран на хромозомот 12 и кој објаснува над 40 % од фенотипската варијабилност на ова својство. Solomon et al. (2021) во регионот „CapUp“, кој се протега од 200 до 250 Mbp на хромозомот 12, успеале да лоцираат седум кандидат-гени позиционирани помеѓу два маркера кои биле целосно косегрегирани со фенотипот на ориентација на плодот, што укажува на висок потенцијал за молекуларна селекција во рамки на селекциските програми.

3.9.3.18. Лутина кај пиперката

Лутината кај пиперките се појавува како резултат на присуството на капсаициноидни соединенија, главно алкалоидот капсаицин, кои се синтетизираат во ткивото на плацентата на плодот. Современите филогенетски истражувања покажуваат дека способноста за синтеза на овие соединенија е стекната особина која еволуирала подоцна во рамки на еволутивниот развој на родот, како адаптивна предност кај подоцнежните линии. Кај најстарите форми на *Capsicum*, кои ги опфаќаат видовите *Capsicum rhomboideum* (син. *C. ciliatum*) и *Capsicum lanceolatum* и припаѓаат на таканаречениот „андски кластер“, капсаициноидите целосно отсуствуваат (Walsh & Hoot, 2001; Carrizo García et al., 2016; Spalink et al., 2018).

Современите геномски истражувања ја идентификуваа генетската основа на способноста за синтеза на капсаициноиди, која се заснова на функционирањето на низа ензими од биосинтетската патека на капсаициноидите. Најзначаен меѓу нив е генот *Pun1* (познат и како *AT3*), кој кодира капсаицин синтаза (BAHD ацилтрансфераза), која го катализира крајниот чекор во биосинтезата на капсаицинот (Stewart et al., 2005). Кај култивираните благи пиперки, како *C. annuum var. grossum*, детектирани се рецесивни мутантни алели на овој ген, со делеции или промени што ја прекинуваат синтезата на капсаицин (Stellari et al., 2009; Ou et al., 2018).

Кај дивите, нелути видови пиперки како *C. rhomboideum*, генот *Pun1* не само што не е функционален, туку е и структурно променет. Компаративните геномски анализи покажуваат дека кај овој вид се појавила тандемска дупликација со рекомбинација во локусот Pun1, која резултира со нефункционален ензим и целосен недостаток на биосинтеза на капсаициноиди. Дополнително, при анализа на експресијата на овие гени во ткивото на плодот, утврдено е отсуство на транскрипти за повеќе клучни ензими кај анализираните видови (Stewart et al., 2007; Kim et al., 2014; Ogawa et al., 2015; Zhang et al., 2016; Egan et al., 2019).

Покрај *Pun1*, идентификувани се и други генетски фактори што се вклучени во еволуцијата и регулацијата на лутината. На пример, вториот идентификуван локус за лутина е *Pun2,* откриен со помош на QTL-мапирање кај боливиски популации пиперки. Кај *C. chacoense,* некои диви растенија и покрај тоа што поседуваат функционален ген *Pun1,* не произведуваат капсаициноиди поради мутација во генот *CaKR1* (ketoacyl-ACP reductase), што резултира со прекин во биосинтетската патека уште во рана фаза (Koeda et al., 2014; Koeda et al., 2019). Овие откритија покажуваат дека губењето на лутината може да настане независно, преку различни генетски механизми, како што се делеции, мутации или отсуство на генетска експресија.

Покрај генетската основа, степенот на зрелост на пиперката исто така има значајно влијание врз акумулацијата на капсаициноиди (Arpaci et al. 2024). Според Schweiggert (2006), нивото на капсаицин се зголемува до технолошка зрелост, по што може да остане стабилно или во подоцнежните фази да се намали и до 60 %.

3.9.3.19. Веженост кај пиперката

Веженоста претставува морфолошко својство кое се карактеризира со појава на испакнати, плутести структури (црти или мрежа) на површината на плодот. Во научната литература се дефинира како формирање на перидерм - секундарно заштитно ткиво кое се состои од фелем, фелоген и фелодерм. Како што истакнува Lendzian (2006), овој комплекс претставува еволутивна стратегија за заштита на внатрешните ткива преку заменување на епидермисот и кутикулата со плутено ткиво (фелем), што му ја дава на плодот карактеристичната релјефна и кафена текстура која делува како адаптивен механизам што може да влијае врз транспирацијата, послеберbeниот квалитет и пазарната вредност на плодот.

Иако појавата на ова својство е примарно генетски детерминирана, нејзиниот интензитет е силно модулиран од абиотски стрес-фактори, првенствено флуктуации во влажноста кои предизвикуваат микроскопски пукнатини на кутикулата. Според Winkler et al. (2022), овие пукнатини иницираат формирање на перидермот како заштитен механизам против дехидрација при нарушен интегритет на епидермисот. Дополнително, López-Marín et al. (2022) нагласуваат дека интензивното сончево зрачење и температурата директно влијаат врз динамиката на созревање и квалитетот на плодовите, каде високата радијација може да предизвика абиотски оштетувања на перикарпот. Ваквата адаптација на надворешните влијанија е особено значајна кај локалните балкански популации, каде специфичните агроеколошки услови директно го обликувале уникатниот фенотип и диверзитет на автохтоните сорти (Mladenović et al., 2024).

Веженоста е застапена кај повеќе земјоделски култури, меѓу кои посебно значајно е нејзиното присуство кај дињите и пиперките, каде има селекциско и комерцијално значење.

Оваа појава кај дињите (*Cucumis melo* L.) се означува како „мрежавост“ (netting). Ова својство е поврзано со зрелоста на плодот, при што интензитетот на мрежавоста пропорционално се зголемува со напредување на зрелоста (Keren-Keiserman et al., 2004). Според Nishizawa et al. (2017), мрежавоста се поврзува со развој на суберизирани перидермални ткива што ја задржуваат влагата во плодот. Puthmee et al. (2013) го испитувале степенот на транспирација кај плодовите од генотипови диња со мазна и со мрежеста кора. Резултатите од нивното истражување покажале дека дињите со мрежеста кора можат да изгубат повеќе влага во раните фази на развојот ако мрежата не е доволно развиена, што е карактеристично за некои сорти со побрз раст. Во завршните фази на зрелост, и мрежестите и мазните дињи покажале слична способност за задржување на влага, благодарение на завршената суберизација и формирањето на восочни слоеви под мрежестите пукнатини.

Liang et al. (2023) го идентификувале генот *SKIN NETTING (CmSN)*, кој кодира протеин од семејството на EamA-like транспортери, кој е одговорен за формирањето на мрежеста кора кај дињата. Истражувањата покажале дека *CmSN* е контролиран од еден доминантен ген кој е лоциран на хромозомот 2 кај дињата, во физички регион од околу 351 kb. Со прецизно мапирање успеале да го намалат овој регион на 71 kb, и тој содржи пет гени, од кои *MELO3C010288* е најдобриот кандидат-ген одговорен за фенотипот на мрежеста кора. Во понатамошните истражувања авторите покажале дека експресијата на генот *CmSN* е значајно пониска кај дињите со мрежеста кора во споредба со оние со

мазна кора, што укажува на негативна корелација помеѓу експресијата на *CmSN* и формирањето мрежа на кората од плодот (Liang et al., 2024).

Според Bosland & Votava (2012), везеноста (кај пиперката терминот на англиски јазик е corkiness) е својство карактеристично за претставници на видот *Capsicum annuum* кои според формата на плодот се класифицираат во групите *Cayenne* и *Jalapeño*. Претставниците на групата Cayenne во полна зрелост имаат плодови со карактеристична црвена боја во зрелост и специфично набрана површина. Должината на плодот се движи од 13 до 25 cm, ширината од 1,2 до 2,5 cm. Генерално, лутината во оваа група се движи од 30 000 до 50 000 Сковилови единици. Комерцијално се одгледуваат во Африка, Индија, Мексико, Јапонија и САД. Во Луизијана, Ново Мексико и Тексас, пиперките од овој тип се користат за подготовка на лути сосови, додека со сушење и мелење на плодовите се подготвува зачинот „црвен пипер“. Тие даваат пример на плод кај кој е забележана „екстремна везеност“, според интензитетот и правецот на цртите. Многу македонски популации везени пиперки покажуваат фенотипски сличности со оваа група.

Претставниците на групата *Jalapeño* имаат плодови со дебел перикарп, конусна форма и темнозелена боја, која со текот на зреењето преминува во црвена, иако постојат и сорти со поголема палета на преодни бои кои се менуваат од светлозелена до жолта, потоа портокалова и на крај црвена (Votava & Bosland, 1998). Пиперките од оваа група главно се користат за конзервирање, киселење и сушење. Кај некои видови од оваа група везеноста се манифестира како хоризонтални линии и/или како мрежеста струкрура на површината. Во Мексико, везеноста е прифатена како пожелна карактеристика, додека во САД, и најмал процент на везеност кај *Jalapeño* пиперките има одбивен ефект врз потрошувачите. Поради специфичната дебелина на ѕидот, зрелите црвени *Jalapeño* пиперки се сушат со чадење на дрва, а производот се нарекува “chipotle” (Bosland & Votava, 2012). Jansasithorn et al. (2014), со помош на флуоресцентната микроскопија, покажуваат дека пукнатините на кутикулата кај плодовите од пиперките *Jalapeño* се затворени со восочно сврзно ткиво, но има делови без суберинизација преку кои водата од плодот испарува три пати побрзо споредено со ненапукнатите плодови. Ова ја потенцира важноста на везеноста како пожелно својство за селекција на сорти пиперки за сушење бидејќи влијае врз брзината и квалитетот на дехидратацијата.

Во нашата земја, типичната везена пиперка со силно изразена везеност по целата површина на плодот е доминантна форма за сушење (Drvoshanova et al., 2023). Традиционално, дршките од цели плодови се нижат на коноп во низи и се оставаат да се сушат на сенка и провев. Овој тип на пиперка дава најдобар резултат во процесот на дехидрирање, со минимален процент на скапување внатре во плодот и хомогено сушење низ целата површина истовремено. Цврстината на плодовите во свежа и сува состојба, долгите и цврсти дршки за нижење и капацитетот за транспирација, ги прават везените пиперки лесни за берба, транспорт и манипулација во послебербениот период, како и за традиционална и индустриска преработка.

Иако се знае дека развојот на кутикулата е под контрола на генетски фактори и фактори на надворешната средина, и покрај постоењето на многу идентификувани гени поврзани со кутикулата (Isaacson et al., 2009; Kosma et al., 2010), сè уште малку е познато за генетската контрола на везеноста кај плодот. Ова отвора можности за понатамошни истражувања и идентификација на специфични QTL или гени вклучени во развојот на ова својство кај пиперката.

3.10. Примена на современи методи за генотипизација во оценатa на диверзитетот кај пиперката

Во последната деценија, брзиот напредок на молекуларната биологија и геномиката значајно го промениja курсот на движење на биотехнологијата и ги доведоа генетските истражувања на многу повисоко ниво, значајно унапредувајќи ги методите за проучување на генетскиот диверзитет кај растенијата. Современите техники за секвенционирање направија револуционерни промени и доведоа до сосема нови сознанија за истражување на диверзитетот и за детална генетска карактеризација на растителните генетски ресурси. Имено, во 2014 година, Qin et al., (2014) за прв пат целосно го секвенционираат и објавуваат геномот на пиперката (*Capsicum annuum*). Студијата обезбедила значаен увид во еволуцијата, доместикацијата и предвидувањата за подобрување на оваа култура од генетски аспект, врз основа на формираната генетска мапа со висока густина, релевантна за развој на SNP-маркери. Должината на геномот е проценета на приближно 3,48 Gb и содржи 34 476 гени кои кодираат протеини. SNP-маркерите даваат точна и детална анализа на генетскиот диверзитет, овозможувајќи директна идентификација и карактеризација на полиморфизмот кај само еден нуклеотид (Taranto et al. 2016).

Со развојот на NGS (Next Generation Sequencing) технологиите се овозможи истовремено генотипизирање на илјадници маркери, со што значајно се зголеми ефикасноста во асоцијативното мапирање на својства и идентификација на QTL-региони (Pareek et al., 2011). Примената на NGS технологиите овозможи развој на специфични SNP-панели поврзани со агрономски важни својства, како што се лутина, толеранција на абиотски и биотски стресови, отпорност на болести и морфолошки карактеристики (Cheng et al., 2016; Manivannan et al., 2018; Du et al., 2019).

Генетското мапирање претставува моќна алатка за лоцирање на позицијата на гените или QTL-регионите поврзани со варијацијата на специфични квантитативни или квалитативни својства (Xu et al., 2017). Примената на новите методи како GBS (Genotyping-by-Sequencing), RAD-seq (Restriction site Associated DNA sequencing) и SLAF-seq (Specific Locus Amplified Fragment sequencing), овозможува брза и економична генотипизација дури и кај видови со големи и комплексни геноми, како што е пиперката. Современите варијанти на овие техники (како што се dRAD-seq, tGBS и hdRAD) имаат поголем опсег и поголема точност, што дополнително ја зголемува нивната вредност во генетските истражувања.

Како резултат на овие технолошки достигнувања, создадени се голем број јавни геномски бази на податоци, како што се GenBank (GenBank Overview) и Ensembl Plants (https://plants.ensembl.org/), кои обезбедуваат непречен пристап до информации за генетските секвенци од геноми за широк спектар на растителни видови. Овие ресурси имаат суштинско значење за проучување на еволутивните односи, зачувување на биодиверзитетот и имплементација на геномската селекција во програмите за подобрување на културите (Benson et al., 2018).

Во контекст на *Capsicum spp.*, современите методи за генотипизација овозможуваат детекција на корисна генетска варијабилност, дизајн на маркери поврзани со специфични селекциски својства и интеграција на молекуларните податоци во конвенционалните програми за селекција. Ова отвора можност за прецизно одгледување

на нови сорти со подобрени агрономски, технолошки и нутритивни карактеристики, како и за зачувување и валоризација на локалните генетски ресурси.

3.10.1. Примена на молекуларни маркери при оцена на генетскиот диверзитет кај пиперката

Современите програми за селекција на пиперка сè повеќе се насочени кон подобрување на клучните агрономски својства, како што се продуктивноста, морфолошките карактеристики на плодовите, отпорноста на биотски и абиотски стресови и регулирањето на содржината на капсаицин. Многу од овие својства се квантитативни и имаат комплексна наследна основа, што го отежнува нивното ефикасно подобрување кога се користат само класични методи на селекција кои базираат на фенотипска карактеризација. Во оваа насока, молекуларните маркери претставуваат моќна алатка за идентификација и селекција на специфични генотипови. Со нивна примена се овозможува поефикасно насочување на селекцискиот процес, преку рана детекција на генетските разлики поврзани со посакуваните својства, со што значајно се скратува времето за добивање нови сорти во споредба со конвенционалните методи на селекција (Minamiyama et al., 2006). Дополнително, молекуларните маркери се независни од условите на надворешната средина, што ги прави значајно посигурни од фенотипските дескриптори за проценка на генетскиот диверзитет (Rahevar et al., 2019).

Генерално, молекуларните маркери се класифицираат во две категории: биохемиски и ДНК-маркери (Chesnokov, 2018; Yali, 2022).

Биохемиските маркери, подобро познати како протеински или изозимски маркери, овозможуваат визуализација на варијациите во аминокиселинските секвенци со помош на електрофореза. Функционираат како кодоминантни маркери, но нивната употреба е ограничена поради ограниченият избор на достапни маркери и можноста за појава на посттранслациски модификации, коишто можат да влијаат врз точноста на добиените резултати и нивната анализа (Vodenicharova, 1989; Kumar, 1999; Al-Samarai & Al-Kazaz, 2015; Yali, 2022).

Позначајни се ДНК-маркерите поради нивната широка употреба. Со овој тип маркери се детектираат разлики во ДНК-секвенците, а според методот на детекција на полиморфизмите, ДНК-маркерите се делат во две групи: маркери кои базираат на хибридизација и маркери кои базираат на полимеразно верижна реакција (Polymerase Chain Reaction - PCR) (Kumar, 1999; Amiteye, 2021; Bidyananda et al., 2024).

Маркерите кои базираат на хибридизација се RFLP-Restriction fragment length polymorphism (Botstein et al., 1980) и VNTR-Variable number of tandem repeats (Namakura et al., 1987) кои обично користат специфични проби и Southern blot техника за детектирање на варијации.

Поголема примена наоѓаат PCR-базираните маркери, кои се делат на случајни и специфични, зависно од типот на прајмери што се користат. Меѓу најчесто користените случајно амплифицирачки маркери се: RAPD (*Random Amplified Polymorphic DNA*) (Williams et al.,1990), AP-PCR (*Arbitrarily Primed PCR*) (Welsh & McClelland,1990), DAF (*DNA Amplification Fingerprinting*) (Caetano-Anollés et al., 1991), ISSR (*Inter-Simple Sequence Repeat*) (Gupta et al., 1994; Zietkiewicz et al., 1994), AFLP (*Amplified Fragment Length Polymorphism*) (Vos et al., 1995), додека специфично амплифицирачките се SSR

(*Simple Sequence Repeat*) (Hearne et al., 1992), CAPS (*Cleaved Amplified Polymorphic Sequence*) (Konieczny & Ausubel, 1993; Lyamichev et al., 1993), SCAR (*Sequence Characterized Amplified Region*) (Paran & Michelmore, 1993), SNP (*Single Nucleotide Polymorphism*) (Wang et al., 1998).

Примената на овие маркери овозможува висока резолуција при идентификација на генотипови, следење на наследувањето на својствата кај организмите, генетско мапирање и селекција со помош на маркери (MAS - Marker Assisted Selection). Кај пиперката, ваквите техники сè почесто се користат во насока на откривање на варијабилноста на локалните популации и сорти, мапирање на QTL-региони поврзани со големината и формата на плодот, лутината, отпорноста на болести, бојата и нивна интеграција во програмите за подобрување и селекција на нови сорти (Lozada et al., 2022; Na Jinda et al., 2023).

3.10.2. Примена на SSR-маркери за оцена на генетски диверзитет кај пиперката

Микросателитите или едноставните повторувачки секвенци (SSR) се едни од најчесто користените ДНК-маркери при проценка на генетскиот диверзитет на земјоделските култури. Тие претставуваат кратки тандемно повторувачки секвенци на ДНК, со должина од 1 до 6 базни парови, кои се одликуваат со висока полиморфност, рамномерна распространетост низ геномот и стабилна наследност. Се наследуваат кодоминантно и можат брзо и едноставно да се детектираат преку полимеразно верижна реакција (PCR), со помош на специфични парови прајмери насочени кон микросателитскиот домен.

Освен за проценка на генетската разновидност, микросателитите можат да се користат како ознаки за позиционирање на гените во генетските мапи (Karaca et al., 2002; Minamiyama et al., 2006; Ince et al., 2009; Zhong et al., 2021; Motbaynor et al., 2022), како и при идентификација и карактеризација на мутанти од видовите Capsicum добиени по пат на хемиски индуцирана мутагенеза (Hasan et al., 2024). Широкиот избор, стандардизираната лабораториска примена и релативно ниската цена на SSR-маркерите придонесуваат тие и понатаму да останат меѓу најупотребуваните алатки во генетските истражувања и селекцијата кај пиперката - од конструирање и евалуација на core-колекции, до валидација на маркери за marker-assisted selection (MAS).“ (Lee at al., 2016; Bukhari et al., 2024; Viáfara-Vega et al., 2025). Бројни истражувачки тимови имаат развиено SSR-базирани генетски мапи за различни колекции на *Capsicum* (Ince et al., 2009; Mimura et al., 2012; Santhy et al., 2023). Yi и сор. (2006), со примена на in silico анализа на 10.232 EST секвенци, идентификувале вкупно 1 201 SSR-елементи, односно по еден SSR на секои 3,8 kb. Најзастапени биле тринуклеотидните повторувачки секвенци (66 %), проследени со динуклеотидни (18 %), пентануклеотидни (8.2 %) и тетрануклеотидни (7.7 %). Најчести мотиви биле AAG (14 %) и AG (12.4 %). Позициите на овие маркери се прецизно мапирани низ различните хромозоми на геномот на пиперката, што овозможува подетална интерпретација на резултатите и идентификација на поврзани региони со специфични својства.

Kong et al. (2012) развиле протоколи за примена на 33 полиморфни SSR-маркери. Примената на овие маркери е потврдена и во бројни други студии насочени кон генетска карактеризација на локални и глобални колекции на *Capsicum* spp., како што се оние на Pacheco-Olvera et al. (2012), Dhaliwal et al. (2013) и Sharmin et al. (2018), како и истражувања поврзани со потеклото и филогенетската поврзаност на сортите (Nicolaï et al., 2013).

Во истражувањето на Dhaliwal et al. (2013) биле анализирани 6 елитни линии на чили пиперка (C. annuum) плус две варијанти на GMS линијата ‘MS-12’ (стерилна и фертилна), користејќи 58 SSR маркери (од кои 30 биле полиморфни со вкупен број од 83 детектирани алели). Тие покажале дека SSR-маркерите се ефикасна алатка за детектирање на разликите кај блиски елитни генотипови, како и за идентификување на најдивергентни линии во колекцијата, што ја поткрепува нивната примена во селекција и одржување на родителски линии. Во ова истражување биле вклучени два маркери HpmsCaSIG19 (Hpms CaSIG-19) и CAMS-864 кои се користени и во оваа докторска дисертација. Со вкупно 8 SSR-маркери меѓу кои четири се користени и овде (CAMS-065, CAMS-647, CAMS-864, CAMS-885), Haque et al. (2021) извршиле генетско профилирање на гермплазма од 40 чили пиперки и покажале дека маркерите се полиморфни и соодветен за брза проценка на генетска разновидност и сродност. Molla et al. (2022) анализирале 96 локални сорти на чили пиперка од Бангладеш и за проценка на диверзитетот користеле 39 SSR-маркери, меѓу кои се: CAMS-065, CAMS-117, CAMS-336, CAMS-405, CAMS-647, CAMS-838, CAMS-844, CAMS-864 и CAMS-885, користени во оваа дисертација. Guo et al. (2023) споредувале 94 локални сорти и 85 селекциски линии (вкупно 179 примероци) со примена на 26 SSR + 1 InDel-маркери, како и врз основа на морфолошките својства и тие докажале дека современите селекциски линии имаат повисоки Shannon- индекси за дел од својствата (особено поврзани со плодот) и дека постои детектибилна популациска структура меѓу формираните групи. Од маркерите користени во оваа докторска дисертација, во нивната листа се појавува HpmsCaSIG19.

Примената на напредни молекуларни техники овозможуваат подлабоко разбирање на генетската структура, миграцијата и еволутивните процеси во рамки на родот *Capsicum*.

3.10.3. Комбинирање на морфолошки и молекуларни маркери при оцена на генетскиот диверзитет и селекцијата на пиперката

Комбинирањето на морфолошка и молекуларна карактеризација претставува еден од најцелосните пристапи за процена на генетската разновидност кај растителните генотипови. Морфолошките маркери овозможуваат визуелна процена на фенотипските својства што се од значење за одгледување и пазарна употреба, додека молекуларните маркери даваат подлабок увид во генетската структура, независно од влијанието на животната средина.

Овој комбиниран пристап овозможува пообјективна селекција на генотипови со пожелни агрономски својства и висок генетски диверзитет, што е особено значајно при избор на родители или проширување на генетската основа за селекциските програми за пиперка. Во бројни претходни истражувања се анализирани морфолошки параметри и е извршена генотипизација на различна гермплазма од пиперка, со цел да се идентификуваат клучните разлики поврзани со адаптација, отпорност на биотски и абиотски стресови, плодови карактеристики и принос. Истражувањата потенцираат дека морфолошката карактеризација е особено ефикасна кога се надополнува со молекуларни податоци за потврдена генетска диференцијација помеѓу фенотипски слични линии (Paredes Andrade et al., 2020; Liu et al., 2023; Silvar et al., 2025; Viafara-Vega et al., 2025).

Со интегрирање на податоци од морфолошки дескриптори и молекуларни маркери, истражувачите можат да изградат поконзистентни и посигурни модели за процена на

генетскиот диверзитет, што претставува основа за унапредување на селекциските програми, зачувување на биодиверзитетот и подобрување на локалните сорти.

4. МАТЕРИЈАЛИ И МЕТОДИ

4.1. Растителен материјал и дизајн на полски опит

Истражувањето беше спроведено во две последователни години (2018 и 2019) на три различни локации, кои значително се разликуваат во однос на микроклиматските услови. Во 2018 година беше поставен опит во с. Глуво, кое се наоѓа во северниот дел на Скопската Котлина, на територијата на општина Чучер-Сандево. Селото е рамничарско, на надморска висина од 410 m. Во 2019 година беа поставени полски опити на две локации, во близина на Скопје (с. Стајковци) и во близина на Радовиш (локалитет Стара Река). Селото Стајковци кое припаѓа на општина Гази Баба се наоѓа во североисточниот дел на Скопската Котлина на надморска висина од 237 m. Градот Радовиш се наоѓа во југоисточниот дел на Македонија, додека локацијата на која беше поставен опитот се наоѓа на 4 km од градот, по течението на Стара Река, во подножјето на планината Плачковица, на надморска висина од над 380 m. На сите три локации во опитите беа вклучени истите генотипови, 189 локални сорти везена пиперка во рандомизиран блок-дизајн со две повторувања. Во секое повторување беа засадени по 6 растенија од секој генотип, на меѓуредово растојание од 50 cm и растојание во редот од 30 cm. Во текот на вегетацијата беа применети стандардни агротехнички мерки за одгледување пиперка на отворено.

4.2. Фенотипска карактеризација

Начинот на набљудување, мерење на својствата и бележењето на податоците беа изведувани според упатството дадено во дескрипторот на International Board for Plant Genetic Resources (IPGRI AVRDC CATIE, 1995). Карактеризацијата се вршеше на сите растенија од секое повторување, а анализата на својствата на плодовите беше спроведена на десет типични плодови од секој генотип од двете повторувања.

Сите специфични дескриптори за мерење и набљудување на морфолошките својства анализирани во истражувањето се прикажани во Табела 1.

Табела 1. Морфолошки својства анализирани во истражувањето

Категорија на својство	**Специфични дескриптори за мерење и набљудување**
Фенолошки својства	Број на денови до: никнување, цветање и плодоносење.
Својства на стебло	Висина на стебло (cm); ширина на растителна покривка (cm); антоцијани на нодии; облик на стебло (цилиндричен, аглест, сплеснат); пубесценција; хабитус на растение; степен на разгранување (базално разгранување).
Својства на листови	Боја на лист; облик на лист; раб на лиската; пубесценција на листовите; густина на листови.
Својства на цветови	Број на цветови по оска; позиција на цвет; боја на венечни ливчиња и дамки; форма на венче; должина на венечни ливчиња; боја на прашници и прашников конец; висина на толчник и прашник.
Квантитативни својства на плод	Маса на плод (g); должина и ширина на плод (cm); дебелина на перикарп (mm); должина на плацента (mm); број на комори; должина на плодна дршка (mm).
Квалитативни својства на плод	Боја во физиолошка зрелост; преодна боја; облик (форма) на плод; форма на пресек; форма на дршка; пигмент и маргина на каликс; стеснување (констрикција) на каликс; врат на основата; облик на врвот; остаток од цвет на врвот.
Својства на везеност	Изразеност на црти (интензитет 1-9); процент на извезеност (0-100 %); правец на црти (хоризонтален, вертикален, точкаст).
Сензорни својства	Лутина - присуство на капсаициноиди.

4.3. Генотипска карактеризација

Од сите 189 генотипови везена пиперка во лабораториски услови беа одгледани здрави растенија, од кои беа земени примероци од млади листови за екстракција на ДНК. Свежиот растителен материјал од секој примерок поединечно беше поставен во епендорф-туба од 2 mL и подложен на лиофилизација. Сувиот растителен материјал беше истолчен и хомогензиран со Tissue Lyser II (Qiagen).

4.3.1. Екстракција на ДНК, детерминирање на квалитет и квантитет и оптимизација

Геномската ДНК беше изолирана од млади листови (лиофилизиран материјал) следејќи го протоколот micro-CTAB на Khanuja et al., (1999), модифициран според Tusevski et al., (2013). Квантитетот и квалитетот на изолираната ДНК беа детерминирани со употреба на спектрофотометар (Nano Drop 2000) на бранова должина од 260 nm, а дополнително интегритетот на изолираната ДНК беше проверен на 1 % агарозен гел со примена на UV-трансилуминатор.

4.3.2. Анализа со SSR-маркери (микросателитски маркери)

Прелиминарно беа тестирани 25 SSR (Simple Sequence Repeat) маркери, од кои 10 покажаа јасни и очекувани фрагменти, согласно со литературните податоци. Одбраните SSR-маркери кои беа користени во истражувањето се прикажани во Табела 2. Анализата беше спроведена во Лабораторијата за молекуларни анализи при Институтот за генетски ресурси во Бања Лука, Босна и Херцеговина и во Лабораторијата за молекуларна генетика и селекција на Факултетот за земјоделски науки и храна при УКИМ во Скопје.

Табела 2. SSR-маркери користени во истражувањето

SSR-маркер	Forward секвенца (5’-3’)	Reverse секвенца (5’-3’)	Повторувачка секвенца	(Ta°C)*
CAMS-065	ccagtctcatccagcagaca	catatgctgctcctgcattc	(ac)12	53
CAMS-117	ttgtggaggaaacaagcaaa	cctcagcccaggagacataa	(tg)21(ta)3	54
CAMS-336	ggtggaaacttgcttggaga	cccagaaccatccacctact	(tc)16	54
CAMS-405	ttcttgggtcccacactttc	aggttgaaaggagggcaata	(tc)18	53
CAMS-647	cggattcggttgagtcgata	gtgctttggtttcggtctttc	(tat)6tg(tta)3…(tat)21	54
CAMS-838	ccaggatggtgttaagggttt	gtcgcatcaatgagcatagg	(aga)19	59
CAMS-844	gcaaagaaaaagaaaagcctga	ctgcaactgctgcttcattc	(gaa)6	54
CAMS-864	ctgttgtggaagaagaggaca	gcttcttttcaacctcctcct	(aga)32	55
CAMS-885	aacgaaaaacaaacccaatca	ttgaaattgctgaaactctgaa	(gaa)28	56
HpmsCaSIG19	catgaatttcgtcttgaaggtccc	aagggtgtatcgtacgcagcctta	(ct)6(at)8(gtat)5	58

* Ta°C - Температура на анилирање

За секој маркер, PCR-амплификацијата беше изведена во вкупен волумен на реакција од 10 μL. Реакциската смеса содржеше приближно 20 ng геномска ДНК (1 μL раствор со концентрација 20 ng μL^{-1}), 1 μL 10× DreamTaq Green buffer (финална концентрација 1×), 1 μL dNTP микс (2 mM; 0,2 mM од секој деоксирибонуклеотид), 0,5 μL forward прајмер и 0,5 μL reverse прајмер (10 μM; финална концентрација 0,5 μM од секој прајмер), како и 0,2 μL DreamTaq DNA polymerase (5 U μL^{-1}; 1 U по реакција). Преостанатиот волумен беше дополнет со ddH_2O (5,8 μL) до вкупно 10 μL.

Програмата за амплификација на продуктите од PCR се одвиваше низ 30 циклуси, започнувајќи со иницијална денатурација на 94 °C - 3 минути, денатурација на 94 °C - 30 секунди, анилирање 53-59 °C - 30 секунди, елонгација 72 °C - 2 минути и завршна елонгација 72 °C - 5 минути. Оптималните температури за анилирање, поединечно за секој маркер, се претставени во Табела 2.

Амплифицираните продукти беа одвоени на 7 % полиакриламиден гел (акриламид : бис-акриламид 19:1) во 1x Tris-borate-EDTA (TBE) пуфер, обоен со етидиум бромид. За определување на должината на фрагментите од ДНК беше употребен ДНК-маркер, т.е. скала, со позната должина на фрагментите (GeneRuler 1 kb DNA Ladder (Thermo Fisher Scientific)). Фрагментите/ампликоните беа визуализирани со UV трансилуминатор (Carestream Gel Logic 112 Imaging System) и анализирани со софтверот Carestream Molecular Imaging Software.

Кај сите анализирани генотипови индивидуално беше оценувано присуство (1) или отсуство (0) на алели за секој маркер поединечно, со цел да се генерира бинарна податочна матрица која претставуваше основа за пресметка на генетската дистанца.

4.4. Статистички анализи

За да се утврди варијабилноста во и меѓу генотиповите, како и ефектот на генотипот, надворешната средина и нивната интеракција врз фенотипската експресија на својствата, добиените податоци за квантитативните својства беа подложени на анализа на варијанса. Ефектите на секој од факторите и нивната интеракција се претставени во соодветни графикони. Секое квалитативно својство е претставено преку дистрибуција на фреквенции за секоја поединечна локација.

Степенот и насоката на меѓусебната поврзаност помеѓу квантитативните, фенолошките својства и приносниот потенцијал меѓу анализираните генотипови беа утврдени преку корелациска анализа. Врз основа на средните вредности од секој генотип, за секоја комбинација на својства беше пресметан Пирсонов коефициент на линеарна корелација (r). Значајноста на корелациите беше тестирана на нивоа на веројатност $p < 0,05$ и $p < 0,01$. За графичка илустрација на односот меѓу анализираните својства на секоја локација беа изработени дисперзирачки дијаграми со линеарни регресиски прави ($y \sim x$) и 95 % интервал на доверба.

За да се одредат квантитативните својства кои имаат најголемо влијание врз варијабилноста на генотиповите беше направена анализа на главните компоненти (PCA). За објаснување на варијансата земени се предвид само главните компоненти кои имаат Eigen-вредност > 1. Распоредот на генотиповите во однос на векторите на анализираните својства е прикажан на дводимензионален биплот графикон.

Степенот и распоредот на фенотипската варијабилност помеѓу генотиповите беше оценет преку конструирање на матрица за фенотипска дистанца врз основа на анализираните квантитативни и квалитативни својства. За таа цел беше применет Говеров коефициент, кој овозможува истовремено вклучување и споредување на континуирани (мерливи) и категориски (номинални) променливи во единствена мерка на сличност/различност меѓу генотиповите. Фенотипската дистанца е прикажана на топлотна мапа (Heatmap), а врз основа на матрицата на дистанци е извршена кластер-

анализа и е конструиран дендрограм со користење на UPGMA-методот (unweighted pair group method with arithmetic mean).

Генетската карактеризација на испитуваните генотипови беше извршена со примена на SSR-маркери, кои се широко користени за проценка на генетска дивергентност поради мултиалелната природа и високиот степен на полиморфизам. Детектираните алели беа евидентирани како присуство (1) или отсуство (0) на поединечен алелен продукт, при што кај еден генотип беше дозволена детекција на повеќе алели во рамки на ист локус. SSR-податоците беа организирани во бинарна матрица (0/1), каде редовите ги претставуваа генотиповите, а колоните поединечните алели дефинирани по локус. Алелите беа групирани по локуси според нивната нотација, при што анализите на генетска дивергентност беа спроведени на ниво на локус, а не на ниво на поединечен алел.

За секој SSR-локус беше определен бројот на алели (Na), дефиниран како вкупен број на различни алелни продукти детектирани во анализираната колекција, кој беше користен како индикатор за алелна дивергентност. Хетерозиготноста беше оценета преку воочена (Ho) и очекувана хетерозиготност (He). Воочената хетерозиготност (Ho) го претставуваше уделот на хетерозиготни единки за даденият локус во однос на вкупниот број анализирани единки. Очекуваната хетерозиготност (He), односно генскиот диверзитет, беше пресметана како очекувана фреквенција на хетерозиготни единки под претпоставка на Харди-Вајнбергова рамнотежа (Hardy-Weinberg equilibrium, HWE), односно како веројатност два случајно одбрани алели од популацијата да бидат различни (Nei, 1973). Дополнително, за секој локус беше пресметан индексот на полиморфизам (PIC), кој ја одразува информативноста на маркерот за детекција на полиморфизам и зависи од бројот на алели и распределбата на нивните фреквенции. Покрај основните параметри, за секој локус беа пресметани и дополнителни дијагностички индикатори: просечен број на алели по генотип (Ab), максимален број на алели детектирани кај поединечни генотипови (Mb) и процент на генотипови без детектирани алели во рамки на локусот (Mis).

За проценка на степенот на генетската диференцијација меѓу генотиповите беше извршена анализа на генетска дистанца врз основа на резултатите добиени од спроведената анализа со SSR-маркери. Врз основа на бинарната матрица на податоци (присуство/отсуство на алели) беше конструирана матрица на генетски дистанци, пресметани според коефициентот на Nei и Li (1979), при што вредностите на дистанцата варираат од 0 (идентични генотипови) до 1 (целосно различни генотипови). Овој пристап овозможи квантитативна оценка на генетската варијабилност и понатамошно групирање на генотиповите во зависност од полиморфноста на нивната ДНК. Генетската дистанца е прикажана на топлотна мапа (Heatmap), а врз основа на матрицата на дистанци е извршена кластер-анализа и е конструиран дендрограм со користење на UPGMA-методот.

За да се процени степенот на поврзаност помеѓу фенотипската и генетската дистанца помеѓу анализираните генотипови, беше спроведен Мантел тест (Mantel, 1967) на корелација меѓу двете матрици на дистанци. Во анализата беа вклучени фенотипската матрица на дистанци пресметана со Говеров коефициент и генетската матрица на дистанци пресметана според коефициентот на Nei и Li (1979). Како резултат на Мантел тест се добива коефициент на корелација, чии вредности се движат во опсег од -1 до 1, каде вредноста -1 на r укажува на силна негативна корелација, вредноста 0 дека нема

никаква поврзаност, а вредноста 1 на силна позитивна корелација меѓу матриците на дистанци.

Сите статистички анализи беа извршени со користење на статистичкиот софтвер R-4.3.1 (R Core Team, 2021).

5. РЕЗУЛТАТИ И ДИСКУСИЈА

5.1. Варијабилност на квантитативни својства

Од анализата на варијанса јасно се забележува дека испитуваните фактори (генотип и локација), како и нивната интеракција, имаат статистички значајно влијание врз експресијата на анализираните својства ($p < 0,05$). Локацијата единствено не покажа значајно влијание врз бројот на денови до никнување. Повторувањето има значајно статистичко влијание врз речиси сите испитувани својства, што е разбирливо доколку се има предвид дека испитуваните генотипови се локални сорти и кај голем број од нив е забележана внатрепопулациска варијабилност (Табела 3).

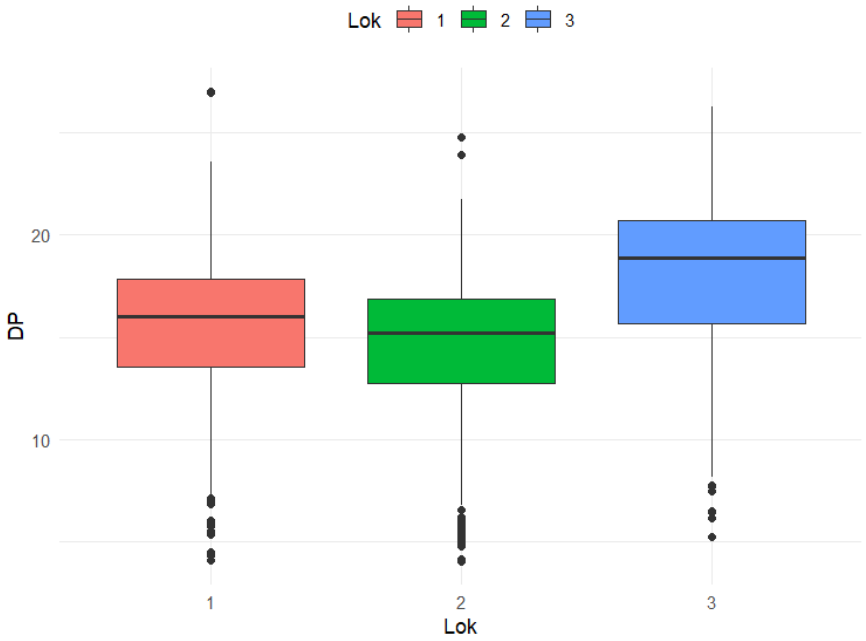
5.1.1. Должина на плод

Должината на плодот кај испитуваните генотипови везени пиперки зависи од типот на пиперката и нејзината примена во исхраната. Така, со најниски вредности се карактеризираат везените пиперки од типот на феферони, гамби и бацанаци, додека најдолги плодови имаат пиперките наменети за свежа консумација, сушење и преработка. Во однос на локациите (1 - Глуво, 2 - Стајковци, 3 - Радовиш), на Графикон 1 јасно се забележува дека просечната вредност за сите испитувани генотипови е најниска во Стајковци (14,43 cm), а највисока во Радовиш (19,73 cm). При споредбата на просечните вредности за својството должина на плод помеѓу сите испитувани генотипови (Графикон 2), детектирано е дека најкуси плодови има генотипот 164 (4,97 cm), а најдолги генотипот 148 (24,54 cm). Најниската вредност за ова својство е измерена кај генотипот 164 во Стајковци (4,11 cm), а плодовите на генотипот 148 достигнаа должина од 27 cm во Глуво (Графикон 3).

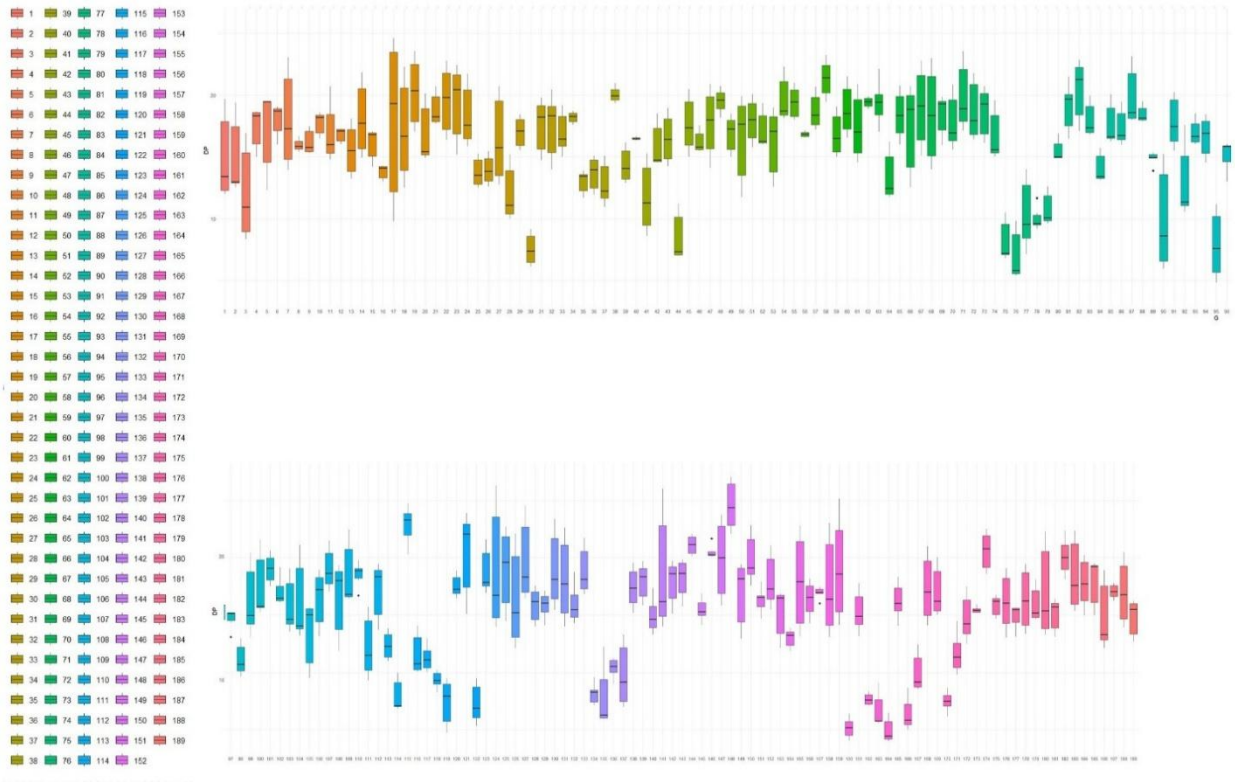
Во истражувањето на Дрвошанова (2023), во кое биле оценувани 101 локална сорта од РСМ, должината на плодовите се движела од 11,35 cm до 16,90 cm, додека кај Todorova et al. (2024) во анализираната гермплазма на *C. annuum* од региони на Балканскиот Полуостров, била утврдена должина од 2 cm до 27,5 cm. Moon et al. (2023) анализирале 380 генотипови *C. annuum* и констатирале дека должината на плодот се движела во рамките од 1,20 cm до 22,30 cm, а просечната вредност за целата гермплазма изнесувала 10,06 cm. За разлика од резултатите од претходните истражувања, при анализата на ова својство, кај 12 генотипови од типот бабура, Likeng-Li-Ngue et al. (2025) забележале значително пониска варијабилност за ова својство. Должината на плодот во нивното истражување се движела во рамките од 4,43 cm до 6,65 cm, што повеќе асоцира на должина на плод типична за чили пиперка (како што е и наведено во насловот на трудот, иако при опис на колекцијата, авторите истакнуваат дека анализирале гермплазма од друг тип пиперка, како што е посочено погоре во текстот). Thilak et al. (2019) и Parvin et al. (2024) исто така потврдиле значајни разлики кај анализираните генотипови во однос на просечната должина на плодот. Оттука може да се заклучи дека варијабилноста на должината на плодот е резултат на комплексно дејствување на типот на гермплазмата, агроеколошките услови и применетата агротехника, при што генотипските разлики и факторите на средината заеднички го одредуваат конечниот фенотипски израз на ова својство.

Табела 3. Анализа на варијанса на квантитативните својства кај испитуваните генотипови везени пиперки

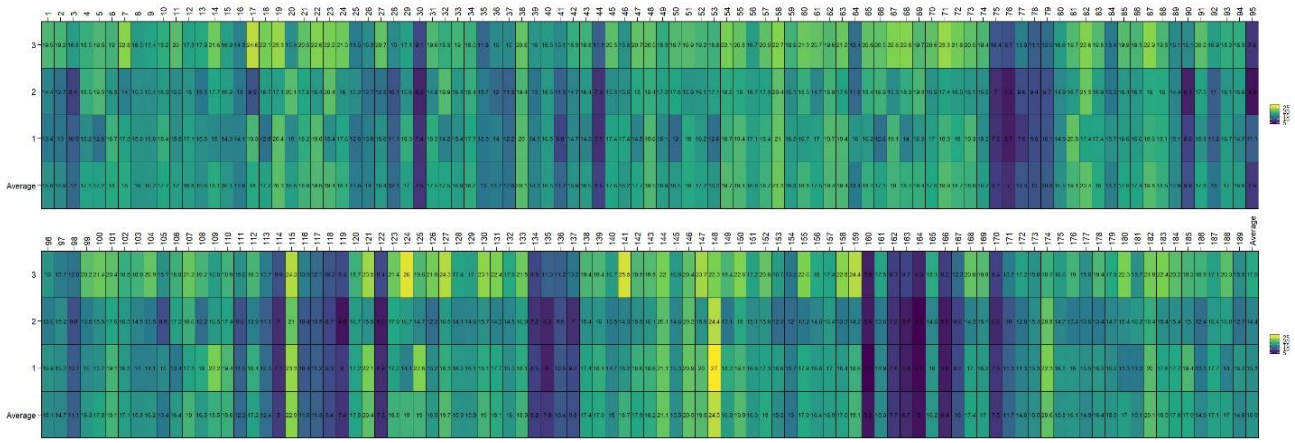
Извори на варијабилност	Степен на слобода	Средина на квадрати										
		Должина на плод (cm)	Ширина на плод (cm)	Маса на плод (g)	Дебелина на перикарп (mm)	Должина на дршка (cm)	Број на локуси	Број на плодови по растение	Принос по растение (g)	Број на денови до никнување	Број на денови до цветање	Број на денови до плодоносење
Повторување	1	3,0**	0,45**	3	0,23**	0,39**	0,242*	2,4*	6697**	0,2549	1,3	229**
Генотип	188	76,7**	2,12**	1230**	2,78**	2,49**	0,453**	114,6**	136153**	2,4869**	39,7**	470**
Локација	2	1296,9 **	38,82**	26098 **	76,75 **	101,89 **	3,831**	2217,2**	6438906**	0,0644	1707,3 **	12819 **
Генотип х локација	376	9,6**	116,6 **	207**	1,02**	0,54**	0,213**	16,3**	33190**	1,4270 **	27,3**	188**
Грешка	566	0,1	0,03	4	0,02	0,03	0,047	0,4	656	0,4015	7,9	5



Графикон 1. Просечни вредности за должина на плод на трите локации



Графикон 2. Просечни вредности за должината на плод на испитуваните генотипови



Графикон 3. Просечни вредности за должината на плод на испитуваните генотипови по локации

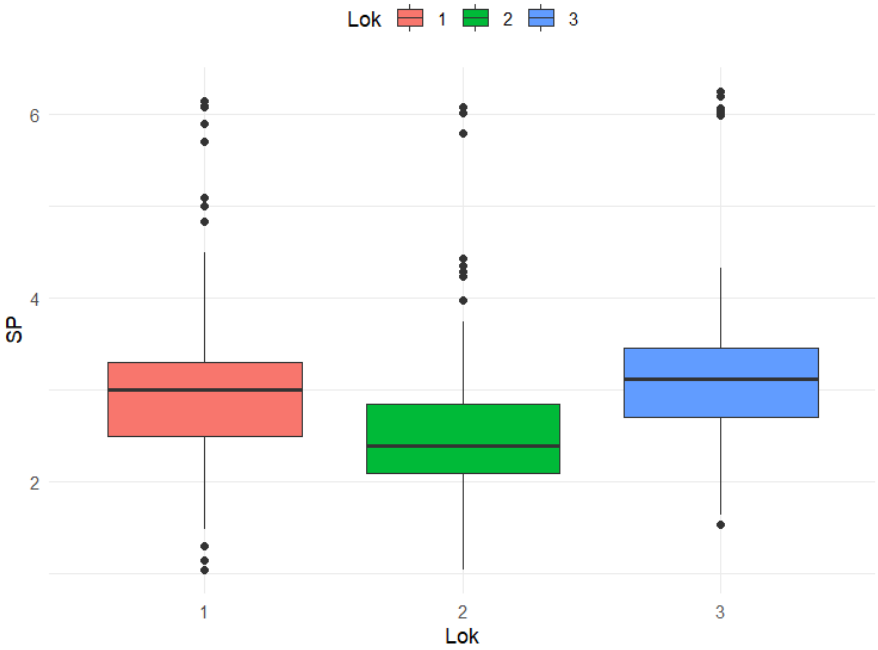
5.1.2. Ширина на плод

Имајќи предвид дека анализираната гермплазма од везена пиперка опфаќа различни морфотипови, овие генетски разлики значајно влијаат врз опсегот на варирање на ширината на плодот. Затоа, сосема е очекувано ширината на плодот да биде многу помала кај везените генотипови од типот феферони или бацанаци, наспроти значително поголемата ширина кај пиперките од типот капија и гамби. Од друга страна, и условите на надворешната средина имаат значително влијание врз целокупниот развој на плодот, вклучително и врз неговата ширина.

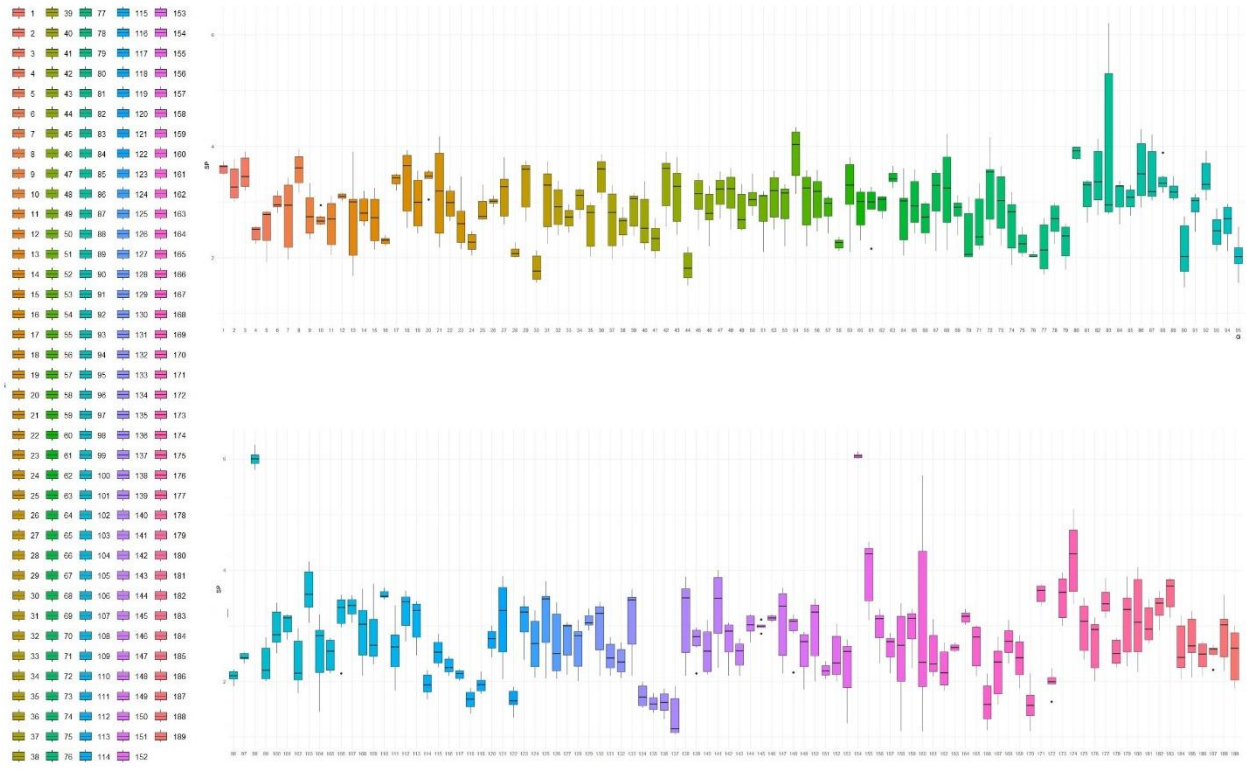
Најниската просечна вредност за ова својство е утврдена во Стајковци (2,49 cm), а највисоката (3,09 cm) во Радовиш (Графикон 4). Просечната ширина на плод за сите испитувани генотипови на трите локации изнесува 2,84 cm. На Графикон 5 се прикажани просечните вредности за ширината на плодот на сите локации, каде евидентно се одделува генотипот 137 со најмала ширина на плод од 1,36 cm, додека највисоката просечна вредност за ова својство е забележана кај генотипот 154 (6,06 cm). Најниската вредност за ова својство на индивидуален плод (1,1 cm) е констатирана во Глуво кај генотипот 137, додека најголема ширина на плод од 6,13 cm е измерена кај генотипот 83 во Радовиш (Графикон 6). Добиените вредности за македонските везени пиперки значително се разликуваат од вредностите добиени во испитувањата на Tripodi et al. (2021), каде највисоката просечна вредност за ширина на плод кај генотиповите везена пиперка изнесувала 3,9 cm, а минималната 2 cm.

Највисока просечна вредност за ширината на плодот, просечно за сите три локации, е констатирана кај генотиповите 98 (6 cm) и 154 (6,1cm). Овие генотипови покажуваат ниска варијабилност помеѓу локациите, што укажува на тоа дека ова својство е стабилно во различни услови на одгледување. При анализата на колекција пиперки од Балканскиот Полуостров, Todorova et al. (2024) констатирале ширина на плод од 1,7 cm, кај многу тенки лути пиперки, до 10,4 cm кај пиперки со форма на тиква. Овие вредности се значајно повисоки од вредностите добиени во нашето истражување, што е очекувано имајќи предвид дека до сега не се колекционирани везени пиперки од типот бабура или со форма на тиква. Во студијата на Khan et al. (2025b) биле анализирани 95 генотипови од Capsicum annuum, според 9 морфолошко-агрономски својства. Во оваа гермплазма

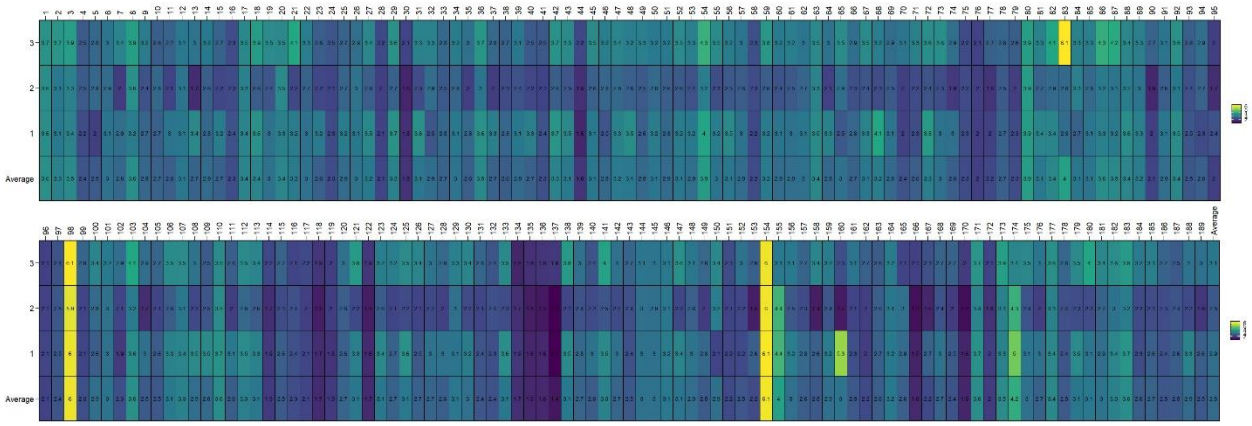
просечната ширина на плодовите кај пиперката се движеле во рамките од 2,3 cm до 7,0 cm, што е во согласност со резултатите добиени во оваа докторска дисертација.



Графикон 4. Просечни вредности за ширина на плод на трите локации



Графикон 5. Просечни вредности за ширина на плод на испитуваните генотипови

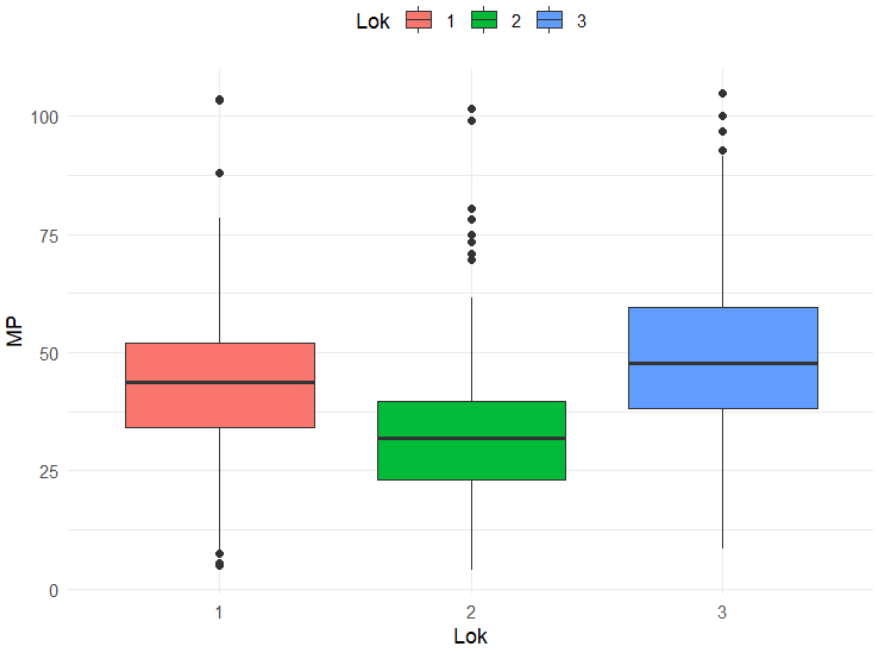


Графикон 6. Просечни вредности за ширина на плод на испитуваните генотипови по локации

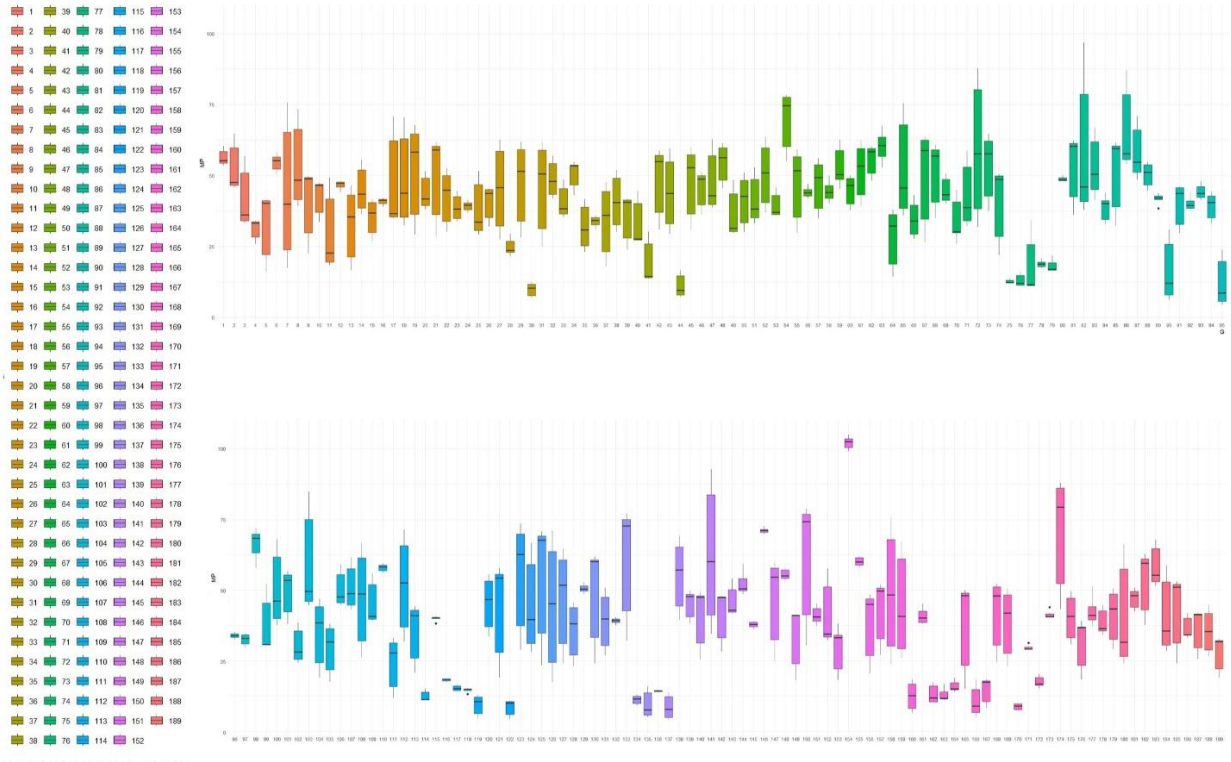
5.1.3. Маса на плод

Масата на плодот е една од главните детерминанти која е директно поврзана со преференците на потрошувачите и влијае врз пазарниот потенцијал на сортата. Има значајно влијание врз проценатa на вкупниот принос и определувањето на типот на употреба (свежа или за преработка). На Графикон 7 е претставена просечната маса на плод од сите генотипови на трите локации, при што се забележува дека таа има најниска вредност во Стајковци (31,79 g), додека највисоката вредност е измерена во Радовиш (47,51 g). Минималната просечна маса на плод е констатирана кај генотипот 122 (8,41 g), а најголема просечна маса (102,15 g) достигнува плодот на генотипот 154 (Графикон 8). На Графикон 9 се забележува дека генотипот 137 во Стајковци има убедливо најмала просечна маса на плод (4,1 g), што претставува помалку од половина од масата на плодот на истиот генотип на другите две локации. Од друга страна, генотипот 154 отскокнува со најголема просечна маса на плод (102,2 g) на сите три локации, при што максималната вредност ја достигнува во Глуво (103,55 g).

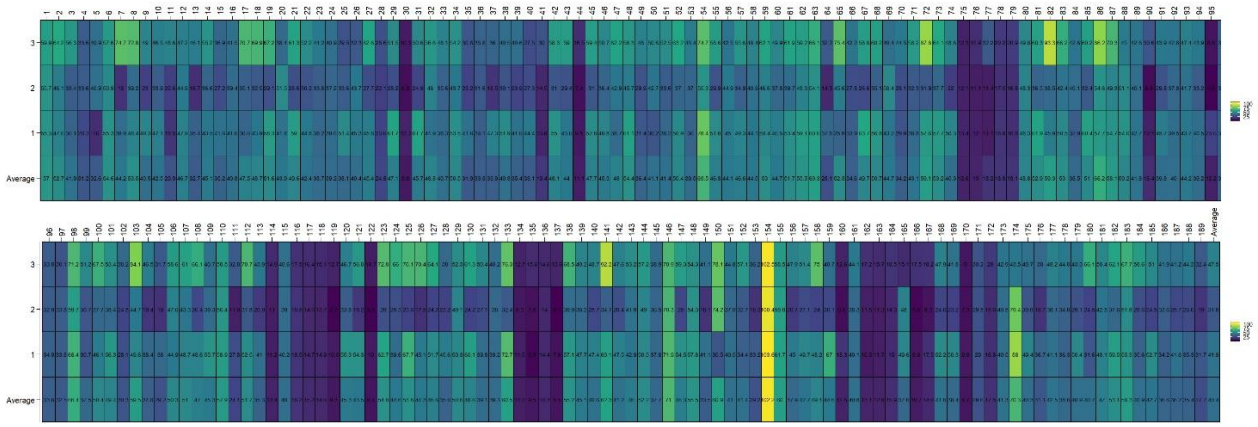
Moon et al. (2023) утврдиле голема морфолошка разновидност во однос на тежината на плодовите кај пиперката, што е очигледно доколку се земе предвид дека измерените вредности варирале во широк опсег (од 0,30 g до 218,40 g). Вредностите што ги констатирале Todorova et al. (2024) кај примероците пиперка со потекло од различни земји од Балканот биле повисоки (од 15,5 g до 245 g) од просечните вредности за ова својство во нашата колекција. Голема дивергентност за својството маса на плод е детектирана и од Mladenović et al. (2024), во колекција од 15 автохтони сорти од Србија каде тежината на плодовите се движела од 8,4 g до 183,4 g. Во истражувањата на Likeng-Li-Ngue et al. (2025) и Khan et al. (2025b) се измерени пониски вредности и во испитуваната гермплазма е утврдена помала варијабилност за ова својство (од 23 g до 80 g и од 21 g до 100 g, соодветно) споредено со просечните вредности во нашата колекција. Целокупната просечна средна вредност за масата на плодот од 40,41 g, пресметана во ова истражување, е значајно повисока од средните вредности за ова својство добиени во претходно наведените истражувања.



Графикон 7. Просечни вредности за маса на плод на трите локации



Графикон 8. Просечни вредности за маса на плод на испитуваните генотипови

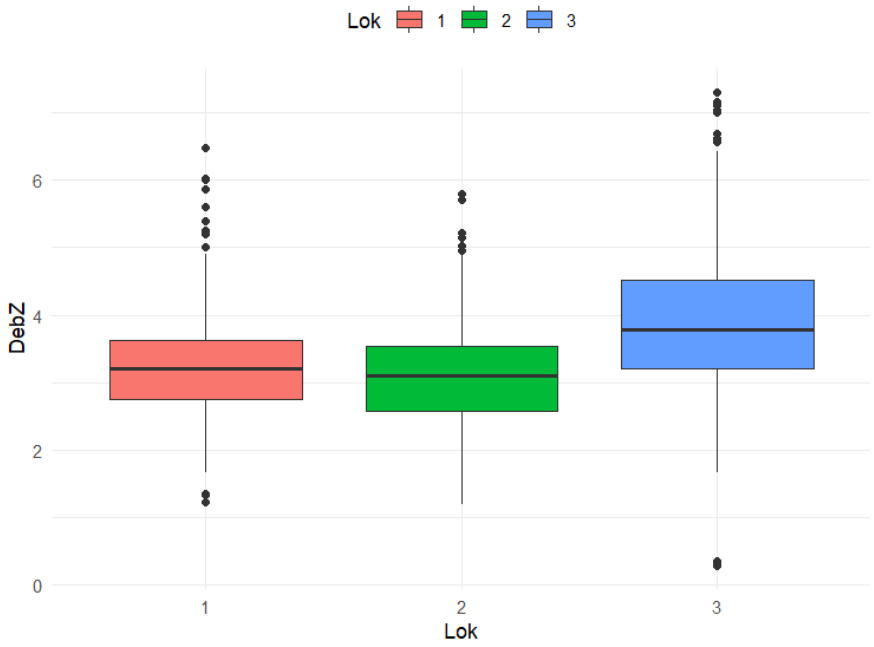


Графикон 9. Просечни вредности за маса на плод на испитуваните генотипови по локации

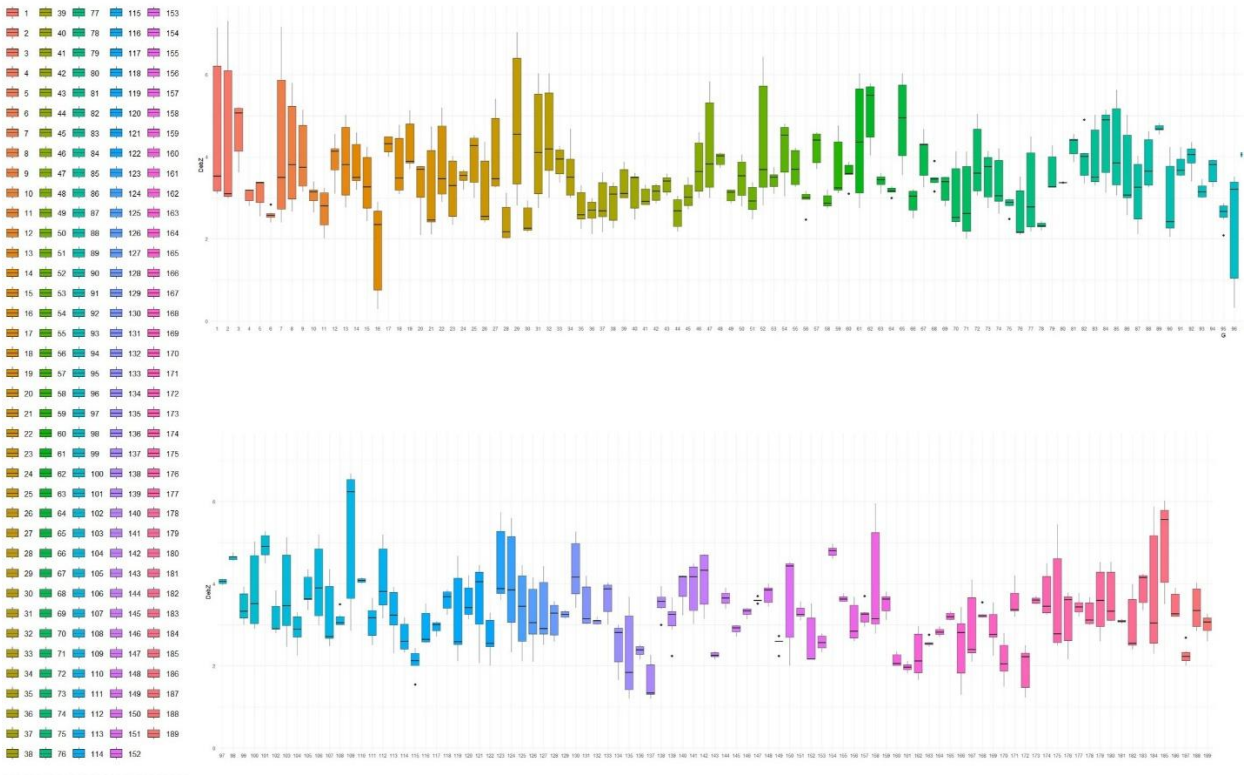
5.1.4. Дебелина на перикарп

Податоците за дебелината на плодовиот ѕид (перикарпот) се од исклучително значење за преработката на пиперката. Особено кај везената пиперка, ова својство е клучен фактор во процесот на селекција на соодветни типови. Меснатите генотипови со подебел перикарп би биле попогодни за свежа употреба и конзервирање, додека генотиповите со потенок перикарп би биле попогодни за сушење. Генерално, просечната вредност за ова својство изнесува 3,42 mm, што не се разликува во голема мера од највисоката просечна вредност (3,92 mm), измерена кај плодовите добиени во Радовиш, како ни од најмалата просечна дебелина на перикарп (3,11 mm) измерена во Стајковци (Графикон 10). Според просечните вредности на ниво на генотип, најтенок перикарп на плодот (1,62 mm) има генотипот 137, спротивно на генотипот 109, кој се одликува со најдебел перикарп од 5,24 mm (Графикон 11). Резултатите прикажани на Графикон 12 укажуваат на тоа дека и највисоките и најниските просечни вредности за ова својство се измерени на иста локација (Радовиш), каде генотиповите 16 и 96 имале најтенок перикарп, додека кај генотипот 2 е измерена најголема дебелина на перикарпот, од 7,2 mm, а веднаш по него се генотиповите 1 и 29 со 7,1 mm и 7 mm, соодветно.

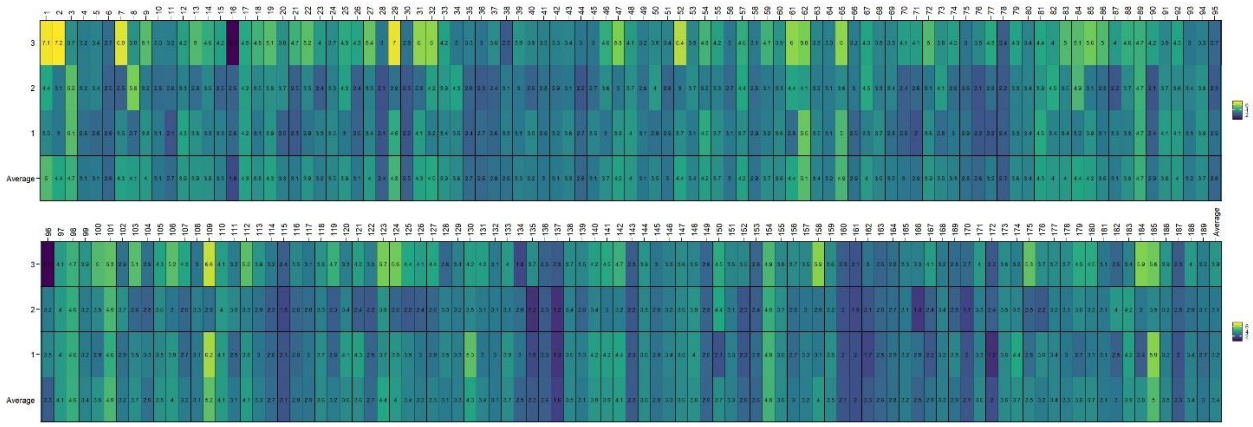
При карактеризација на друга гермплазма од *Capsicum annuum*, Khan et al. (2025) добиле просечна дебелина на перикарп од 3,6 mm (±0.1 mm), при што минималната измерена дебелина изнесувала 0,9 mm, а максималната 4,8 mm. Овие вредности се значително пониски од максималната дебелина измерена во нашата колекција, како и од вредностите добиени од колекцијата на Todorova et al. (2024), во која генотиповите со најдебел перикарп достигнуваат просек од 8,14 mm. Кај Tripodi et al. (2021), просечните вредности за ова својство кај везените пиперки се движат од 1,1 mm до 3,5 mm.



Графикон 10. Просечни вредности за дебелина на перикарп на плодот на трите локации



Графикон 11. Просечни вредности за дебелина на перикарп на плодот на испитуваните генотипови



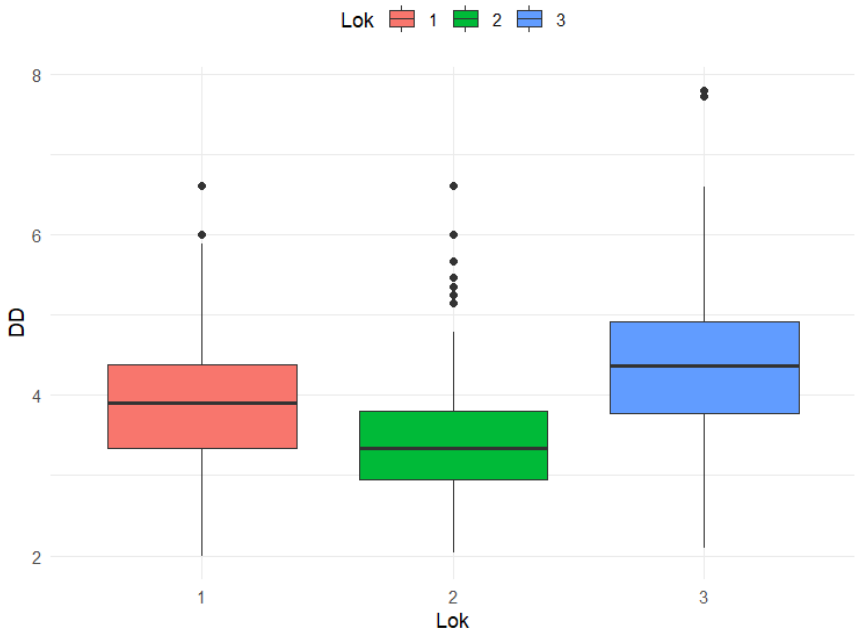
Графикон 12. Просечни вредности за дебелина на перикарп на плодот на испитуваните генотипови по локации

5.1.5. Должина на дршка

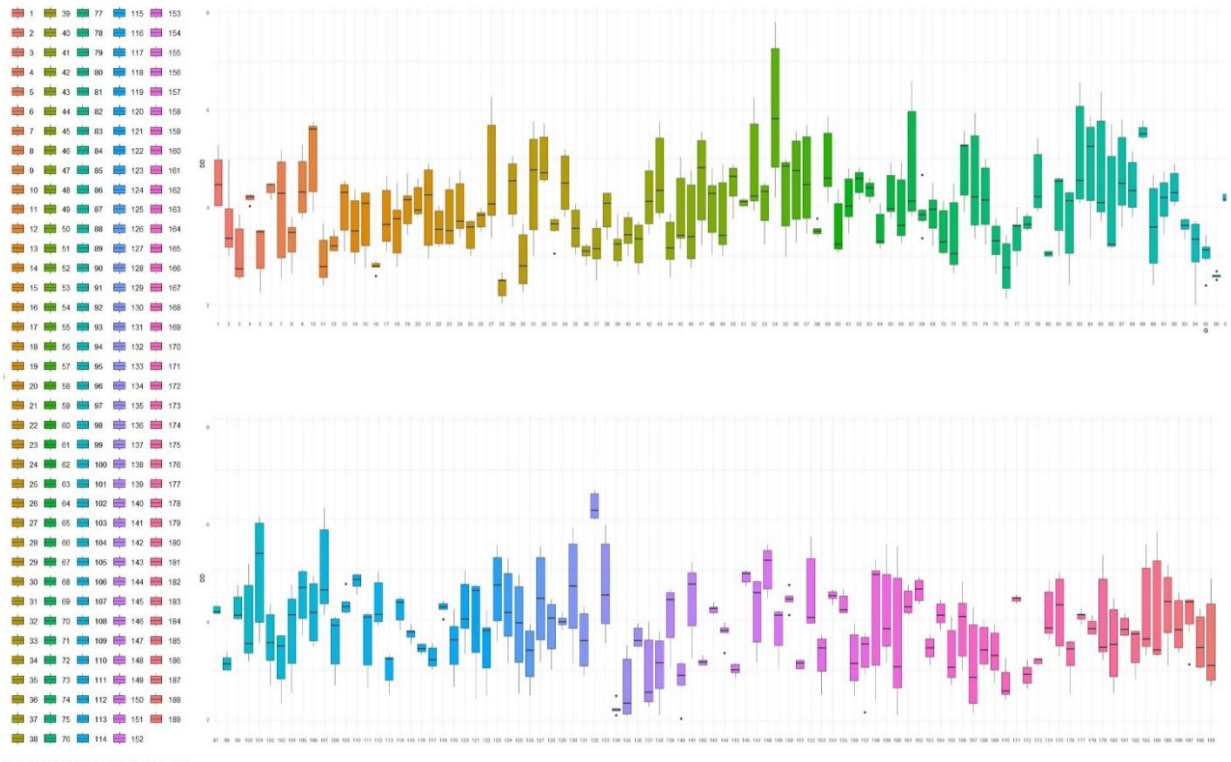
Должината на плодната дршка варира во зависност од морфотипот на пиперката. Генотиповите со релативно мали плодови, генерално, имаат подолги плодни дршки (Bosland & Votava, 2012). Должината и цврстината на плодната дршка се особено значајни кога финалниот производ е сува пиперка. Долгите дршки го олеснуваат традиционалното нижење на плодовите во низи, со што се забрзува целиот (најчесто рачен) процес на подготовка за сушење. Истовремено, механичките и биолошките карактеристики на дршката, како и на други својства кај пиперката, се од исклучително значење за селекција на сорти погодни за механизирана жетва (Zhang et al., 2025).

Анализирајќи ги просечните вредности за должината на дршката по локации (Графикон 13), произлегува дека највисоката вредност за ова својство (4,42 cm) е утврдена во Радовиш, која е повеќе од 1 cm повисока од просечната вредност на ова својство во Стајковци. На оваа локација е утврден најнизок просек (3,39 cm). Кај најголем дел од генотиповите измерената должина на дршката не отстапува значајно од просекот на целокупната анализирана гермплазма (3,91 cm). Исклучок се неколку генотипови, меѓу кои генотипот 134 кој се одделува како резултат на најниската просечна вредност за ова својство од 2,24 cm, спротивно на генотипот 132 кој се истакнува според највисоката добиена просечна должина на дршка (6,26 cm) на сите три локации (Графикон 14). Минималната просечна вредност (2,15 cm) е утврдена кај генотипот 135 на втората локација (Стајковци), додека максималната (7,76 cm) е измерена во Радовиш, кај генотипот 54. Генотипот 134 се карактеризира со најкуса дршка на сите три локации, а веднаш по него се генотиповите 28 и 96 (Графикон 15).

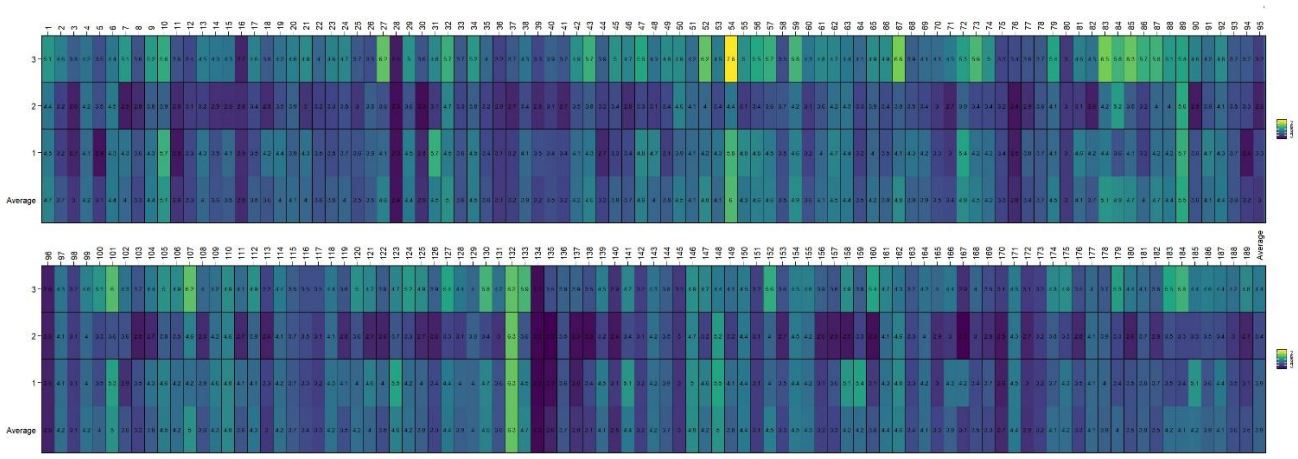
И кај други анализирани колекции од пиперка, просечните вредности за ова својство вариираат во слични рамки, на пример од 2,7 cm до 4,9 cm (Tripodi et al., 2021) и од 3,1 cm до 5,05 cm (Likeng-Li-Ngue et al., 2025). За споредба, резултатите од кластер-анализата на Drvoshanova et al. (2023) покажуваат дека просечната должина на дршката во првиот кластер изнесувала 3,76 cm, додека во вториот и третиот кластер вредностите биле 3,42 cm и 3,08 cm, соодветно. Во сите претходно наведени истражувања, максималните вредности за ова својство се значајно пониски од максималните вредности добиени во ова истражување.



Графикон 13. Просечни вредности за должина на дршка на плод на трите локации



Графикон 14. Просечни вредности за должина на дршка на плодот на испитуваните генотипови

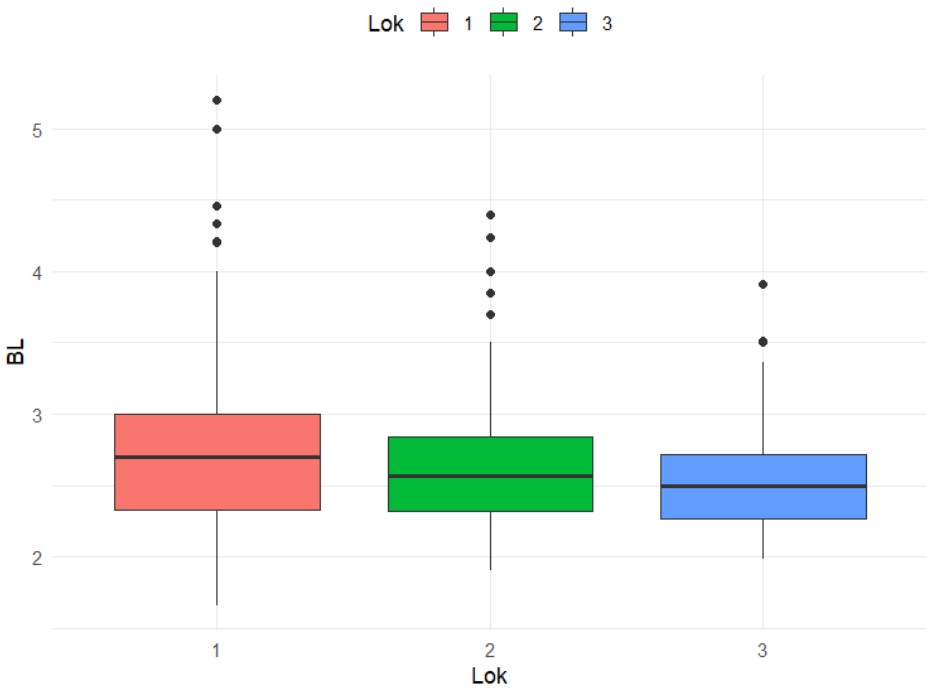


Графикон 15. Просечни вредности за должина на дршка на плод на испитуваните генотипови по локации

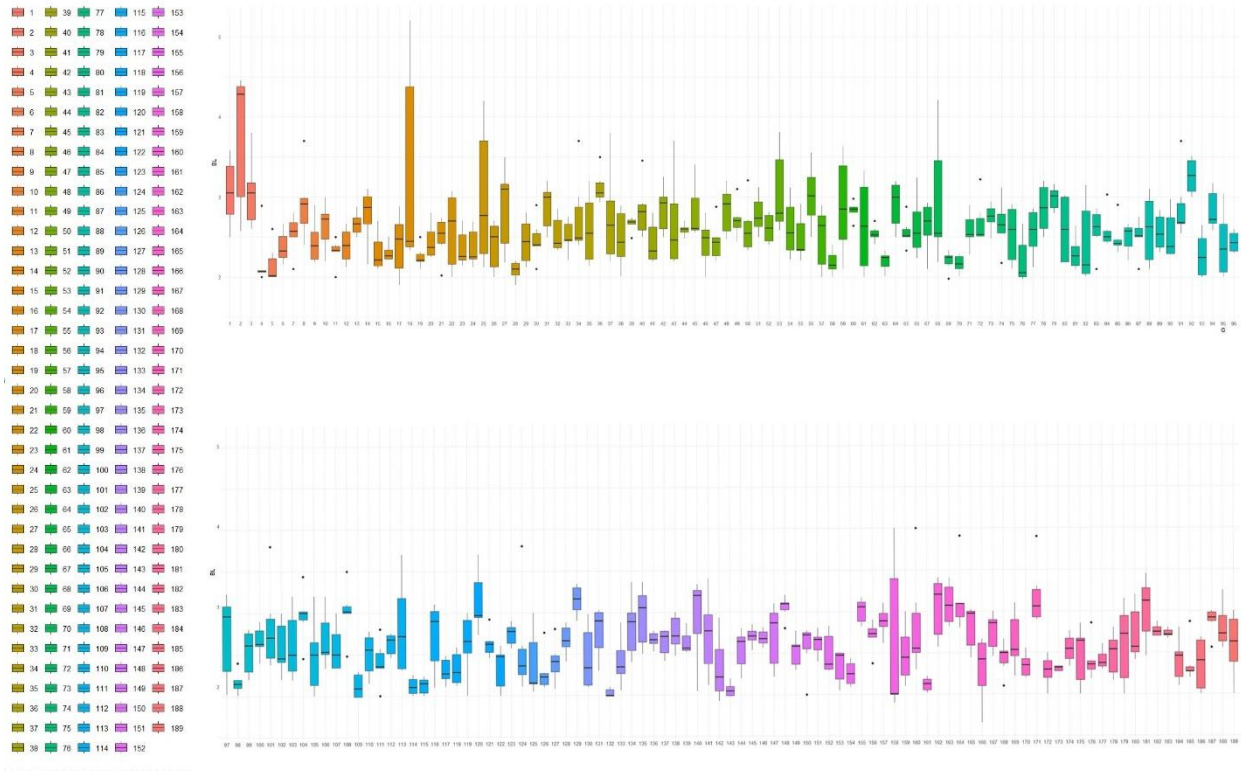
5.1.6. Број на комори

Бројот на комори во плодот на пиперката во најголема мера зависи од типот и формата на плодот. Врз основа на резултатите претставени на Графикон 16, може да се констатира дека локацијата како фактор нема значајно влијание врз варијабилноста на ова својство. Генотипот 132 има најниска просечна вредност со 2,03 комори во плод, за разлика од генотипот 2, кој има највисока просечна вредност со 3,76 комори во плод (Графикон 17).
Распределбата на вредностите по генотип и локација (Графикон 18) укажува на поширок опсег на варирање на ова својство. Детектираните вредности се движат во рамките од 1,83 кај генотипот 166 до 5,1 кај генотипот 18. И минималната (1,8) и максималната вредност (5,1) за ова својство се констатирани во Глуво.

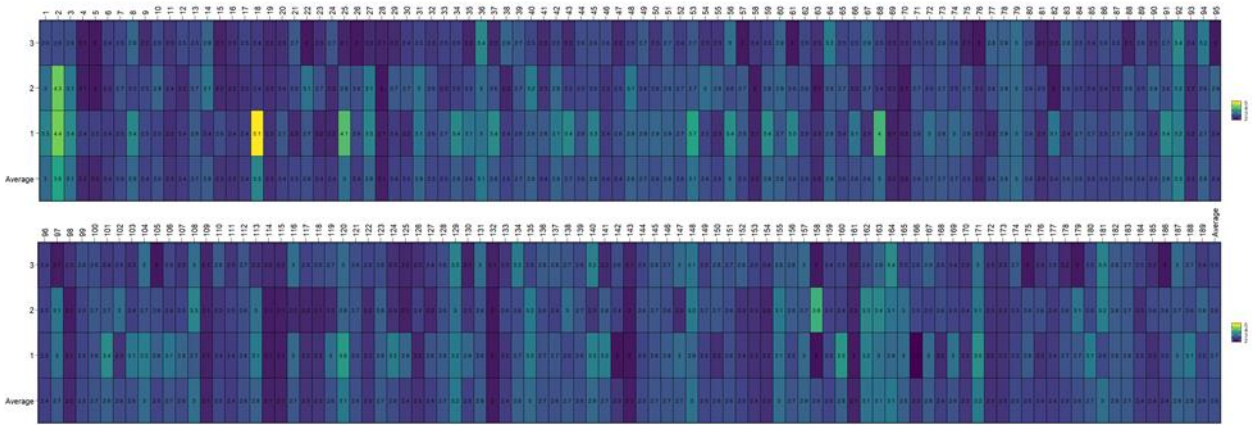
Todorova et al. (2024) во балканската колекција пиперки која ја карактеризирале, забележале најмал број на комори кај еден „роговиден“ генотип (просечно 2,17 комори), додека најмногу комори (3,35) имале бабурите. Бројот на комори во истражувањето на Khan et al. (2025b) се движел во рамките од 2 до 4,2 комори во плод.



Графикон 16. Просечни вредности за број на комори во плод на трите локации



Графикон 17. Просечни вредности за број на комори во плод на испитуваните генотипови



Графикон 18. Просечни вредности за број на комори во плод на испитуваните генотипови по локации

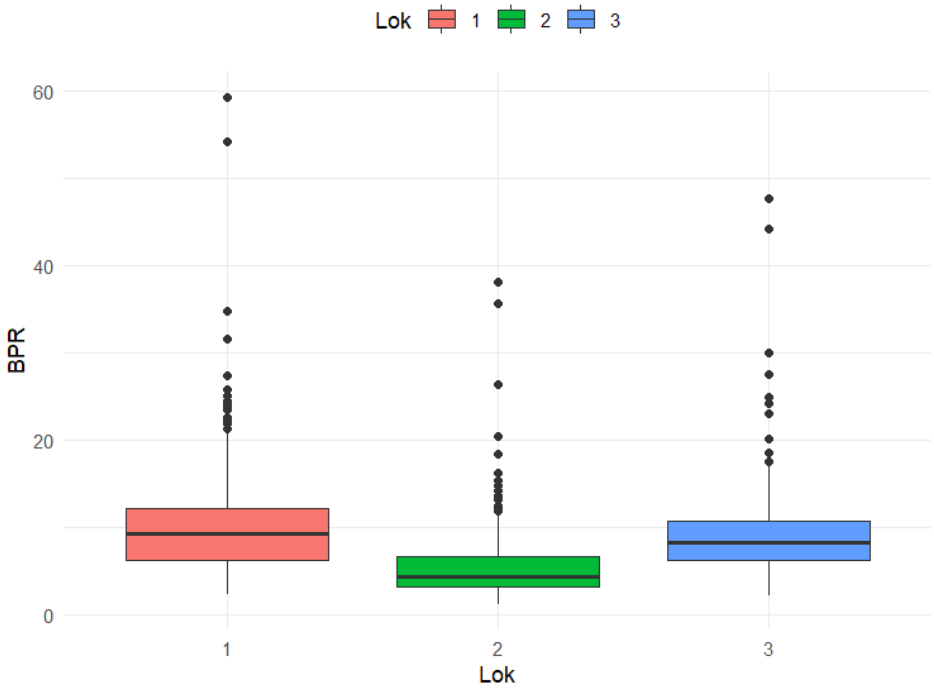
5.1.7. Број на плодови по растение

Вкупниот број на плодови по растение претставува главна компонента на приносот и е особено важна карактеристика кај типови пиперка со мали плодови, кај кои масата на индивидуалните плодови е ниска. Вообичаено бројот на плодови по растение е во корелација со бројот на плодни гранки и просечната маса на плодот (Ramjattan & Umaharan, 2021). Вкупниот број на плодови е под директно влијание на генетскиот потенцијал за формирање цветови, како и на биотските и абиотските фактори кои влијаат врз задржувањето и оплодувањето на цветовите. Исто така, морфотипот и големината на плодот во голема мера го одредуваат бројот на плодови по растение, при што најчесто генотиповите со ситни плодови формираат значително повеќе плодови отколку генотиповите со крупни плодови.

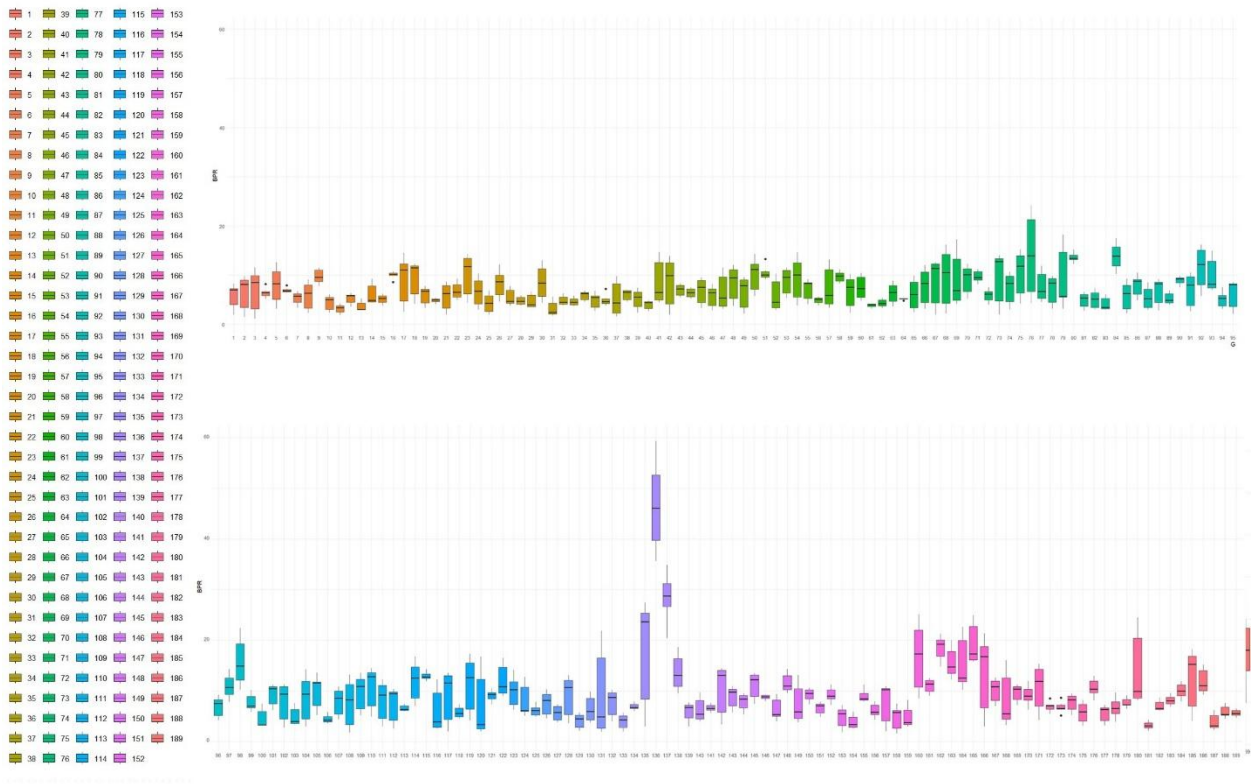
Најголемата просечна средна вредност за бројот на плодови е добиена во Глуво (10, 12), за разлика од Стајковци, каде просечниот број на плодови по растение изнесуваше речиси двојно помалку, односно 5,49 (Графикон 19). При споредба на просечните вредности за ова својство на трите локации може да се констатира дека локацијата како фактор има особено влијание врз стабилноста, односно врз варијабилноста на ова својство. Највисока просечна вредност за бројот на плодови од сите три локации е добиена кај генотипот 136 (46,58), додека со просек од само 3,17 плодови на растение се одделува генотипот 11 (Графикон 20). На Графикон 21 се прикажани просечните вредности за број на плодови по генотип и локација. Најголем број на плодови (56,77) имал генотипот 136 во Глуво, додека во Радовиш и Стајковци овој генотип имал помалку плодови. Минимален број на плодови по растение (1,39) е утврден во Стајковци кај генотипот 3. Истиот генотип покажал значително подобри резултати во Глуво, со 10,9 плодови по растение. Тоа означува дека микроклиматските услови имаат големо влијание врз плодоносењето, особено кај локални популации кои не се стабилизирани селекциски.

Во претходни истражувања во кои се анализирани различни колекции од други делови на светот се добиени варијабилни резултати за ова својство. Sufiyan (2024) анализирал колекција од лути пиперки кај која вкупниот број на плодови по растение се движел од 12,67 до 42,67, со просечна вредност од 23,64. Според прегледот на податоците добиени од различни гермплазми, може да се констатира дека бројот на плодови е значително поголем кај генотиповите со поситни плодови, како чили и јалапено, што се докажува

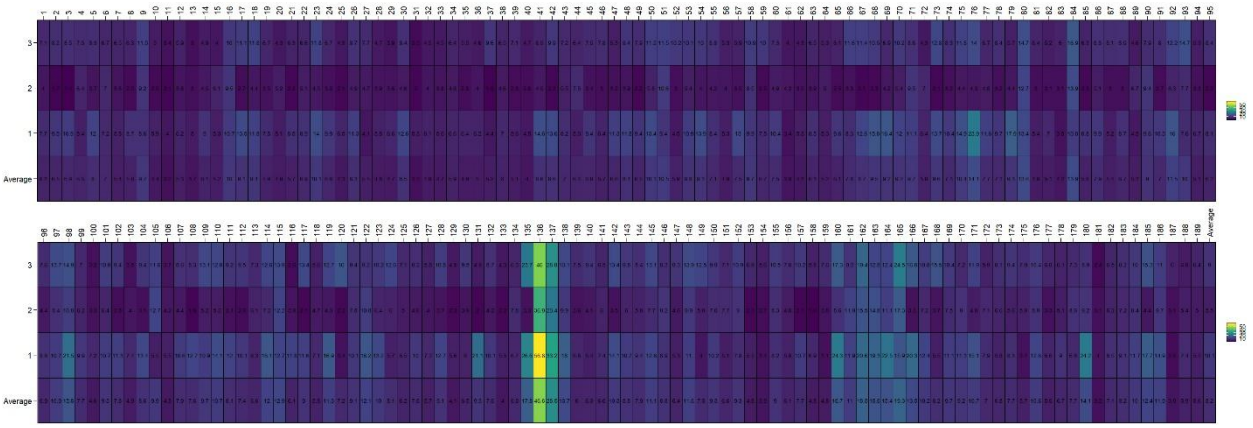
во истражувањата на Indrabi et al. (2022), кои констатирале 100,5 плода и на Tembhurne et al. (2020), кои регистрирале 144,2 плода по растение. Најголем број на плодови по растение забележале Padilha et al. (2016), во чие истражување се потврдува дека бројот на плодови по растение е во негативна корелација со должината на плодот. Така, во нивното истражување генотипот со подолги плодови (околу 6,7 cm) продуцирал во просек приближно 49 плодови, додека генотипот со исклучително кратки плодови (околу 1,2 cm) имал повеќе од 890 плодови по растение.



Графикон 19. Просечни вредности за број на плодови по растение на трите локации



Графикон 20. Просечни вредности за број на плодови по растение кај испитуваните генотипови



Графикон 21. Просечни вредности за број на плодови по растение кај испитуваните генотипови по локации

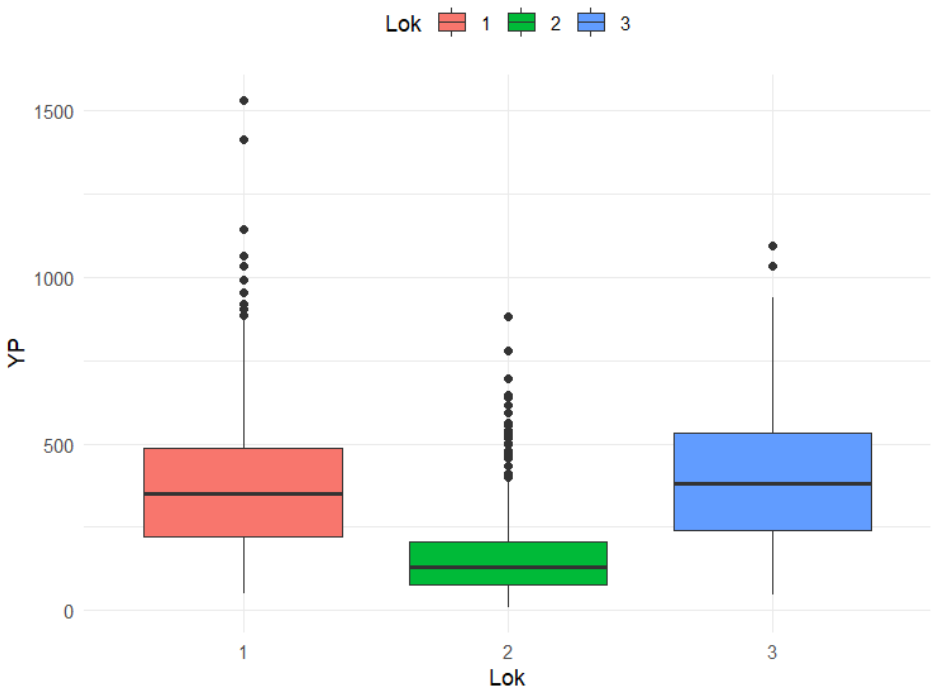
5.1.8. Принос по растение

Приносот кај земјоделските култури претставува комплексна карактеристика врз која влијаат и генетскиот фактор и условите на животната средина. Овој показател ја одразува вкупната продуктивност на растението, која директно зависи и се пресметува врз основа на вкупната маса на сите плодови добиени од секој поединечен генотип. Потенцијалот за принос може значајно да се разликува помеѓу локалните сорти/популации и селекционираните хибриди и сорти. Генерално, локалните сорти

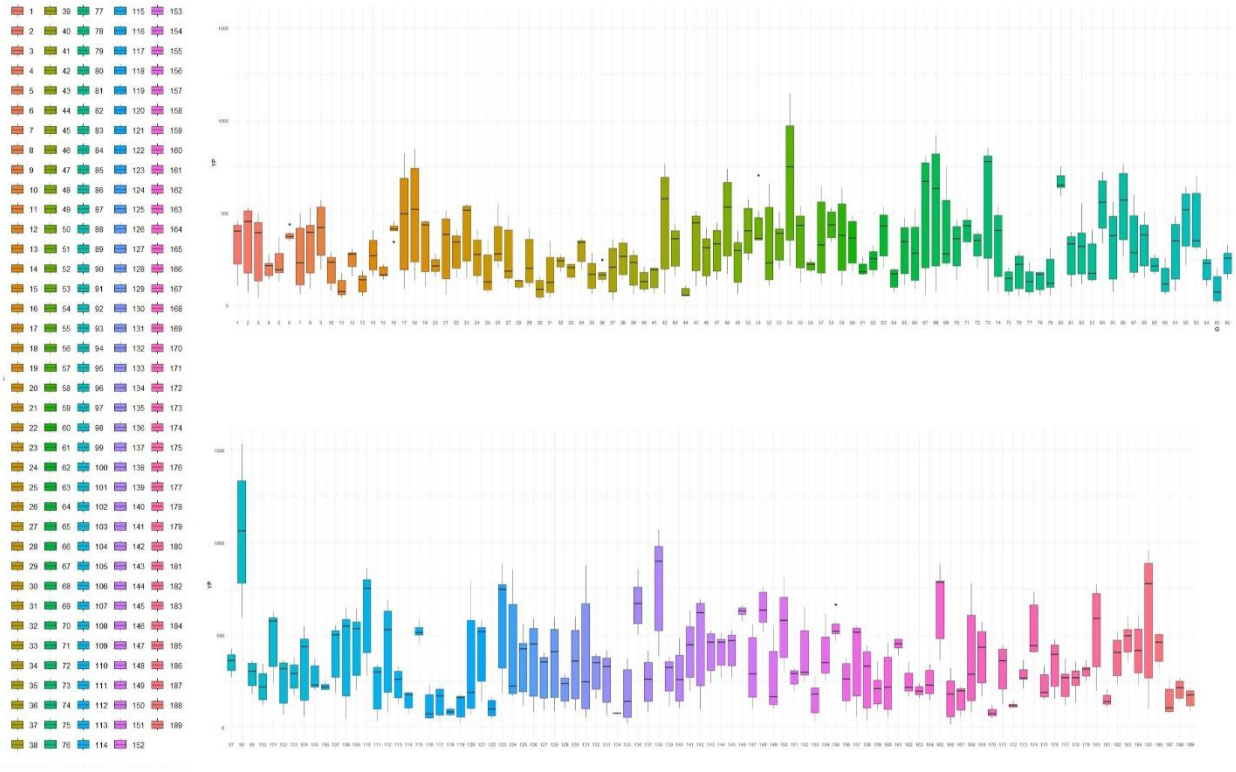
даваат помал, но стабилен принос бидејќи се поадаптабилни на дејството на надворешните фактори.

Добиените резултати од ова истражување покажуваат значајна варијабилност во просечниот принос од растение на различните локации на кои беа одгледувани генотиповите. Највисок просечен принос од 401,31 g е утврден на третата локација (Радовиш), кој е значајно поголем од достигнатиот принос од 168,66 g во Стајковци (Графикон 22). Од сите анализирани генотипови, генотипот 98 се истакнува со максимален принос од растение, просечно на трите локации (1 060,43 g), додека генотипот 44 е најниско позициониран со само 70,73 g принос од растение (Графикон 23). Просечните вредности за принос на испитуваните генотипови на секоја поединечна локација се прикажани на Графикон 24, на којшто лесно се забележува доминантната позиција на генотипот 98, со максимален приносен потенцијал достигнат во Глуво (1 473,25 g). На другите две локации регистриран е понизок принос на овој генотип. Минимален принос од 9,96 g е забележан кај генотипот 95 во Стајковци, додека на другите две локации овој генотип има повисок принос. Просечниот приносен потенцијал на сите генотипови на трите локации изнесува 318,8 g. Генерално, во Радовиш е постигнат најдобар просечен принос од сите локации, додека најниската вредност за ова својство е регистрирана во Стајковци. Исклучок претставува генотипот 165 со најдобар принос (832,4 g) во Стајковци, кој е околу 40 g повисок од постигнатиот принос во Глуво и речиси двојно повисок од постигнатиот принос во Радовиш (371,2 g).

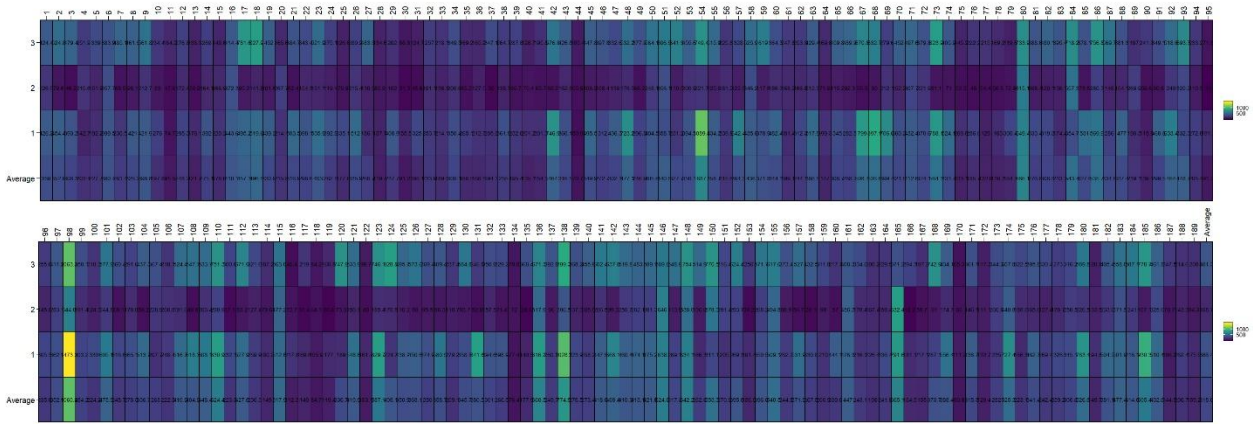
Влијанието на надворешната средина врз приносниот потенцијал го потврдил и Abrham, 2019) при проучување на 55 генотипови лута пиперка. Во ова истражување на различни генотипови пиперка приносот варирал од приближно 3 151,43 до 43 002,86 kg/ha, што дополнително ја илустрира варијабилноста на својството под дејство на различни агроклиматски услови. Слично на претходно наведеното истражување, Usman et al. (2014) забележале дека ова својство варира од 108,69 g до 1 144,3 g, додека во истражувањата на Todorova et al. (2024) приносот од растение варирал од 460 g до 740 g. Исклучително висока варијабилност за ова својство констатирале Khan et al. (2025b), во чија колекција просечниот принос изнесувал околу 1,107 kg/растение, додека вредностите за својството се движеле од 0,282 kg до 1,809 kg по растение. Овие резултати ја потенцираат улогата на генотипот, надворешната средина и нивната интеракција во одредувањето на адаптабилноста, стабилноста и продуктивноста на пиперката на различни локации, како и нивниот потенцијал за селекција на високопродуктивни линии.



Графикон 22. Просечни вредности за принос по растение на трите локации



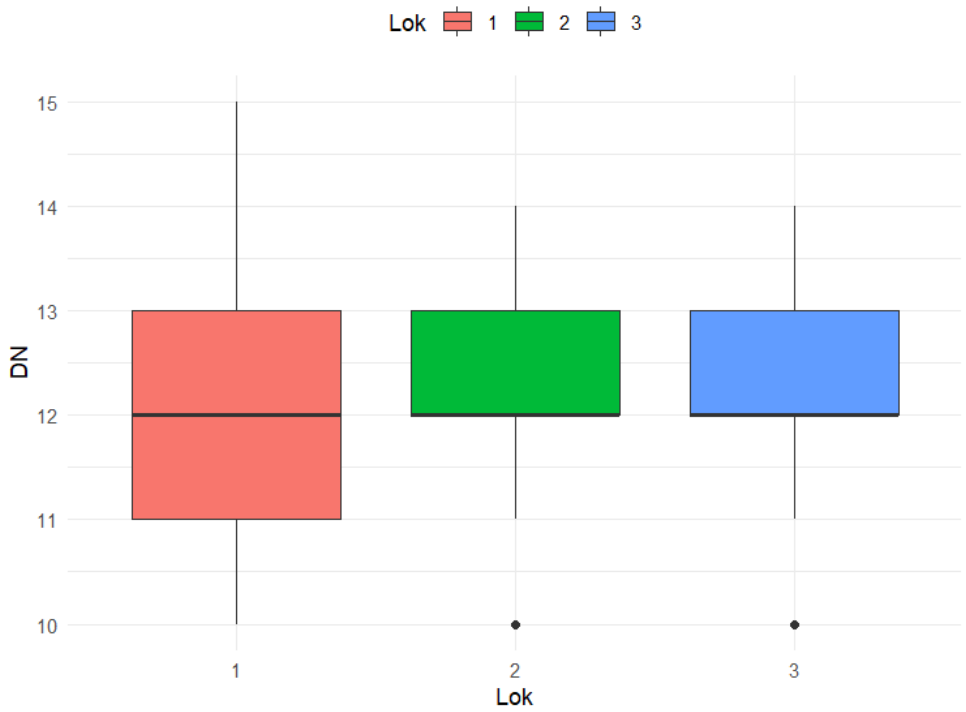
Графикон 23. Просечни вредности за принос по растение на испитуваните генотипови



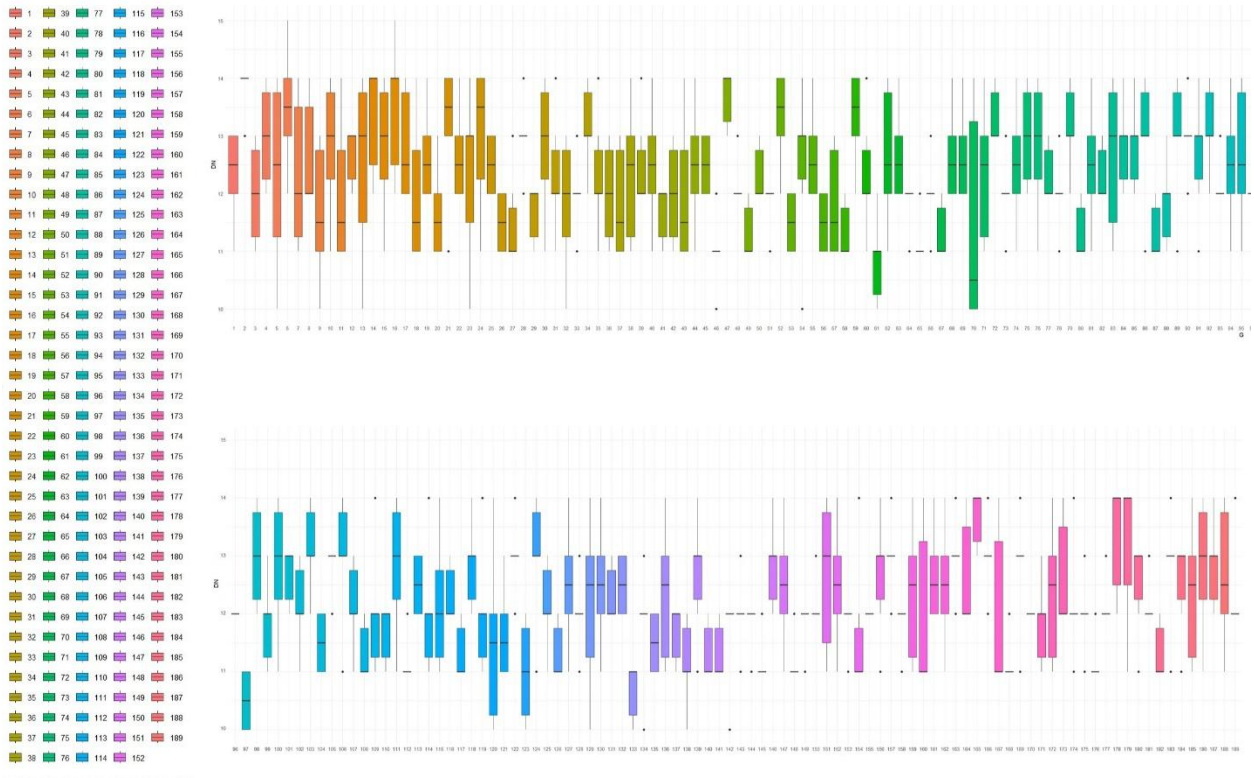
Графикон 24. Просечни вредности за принос по растение на испитуваните генотипови по локации

5.1.9. Број на денови до никнување

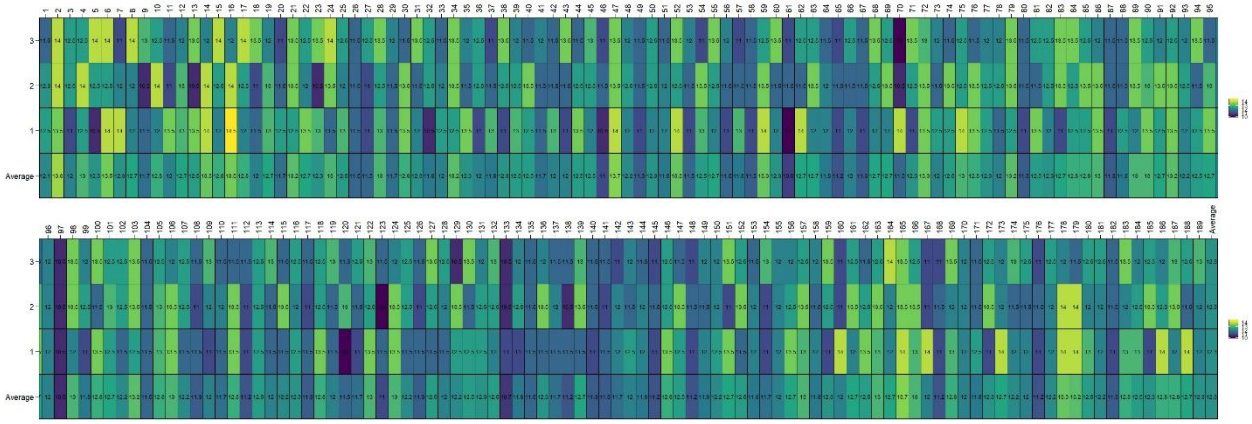
Во однос на ова својство е утврдена незначителна варијабилност. Имајќи предвид дека производството на расад за сите генотипови се одвиваше во заштитен простор, очекувано е дека локацијата нема влијание врз бројот на денови до никнување (Граф.25). На Графикон 27 се прикажани просечните вредности за денови до никнување на испитуваните генотипови по локации, каде на иста локација (Глуво) се регистрирани најниската вредност (10 дена) кај генотипот 61 и највисоката вредност (14,5 дена) кај генотипот 16. Според просечните вредности од трите локации за секој генотип, најрано поникнување е забележано кај генотипот 97 (10,5 дена), за разлика од генотипот 2, кој поникнал дури по 13,83 дена (Графикон 26). Во споредба со резултатите на Дрвошанова (2023), каде што бројот на денови до никнување варира од 8 до 18 дена, во оваа докторска дисертација е утврден потесен распон на вредности (10-14,5 дена). Со оглед дека расадот од сите генотипови беше одгледуван при исти почвени и температурни услови, може да се констатира дека стандардизираното производство на расад во заштитен простор ја намалува варијабилноста во бројот на денови до никнување. Утврдените разлики меѓу генотиповите најверојатно потекнуваат од нивната генетска основа, иако значајна улога во експресијата на ова својство има и виталноста на семето.



Графикон 25. Просечни вредности за број на денови до никнување на трите локации



Графикон 26. Просечни вредности за број на денови до никнување на испитуваните генотипови



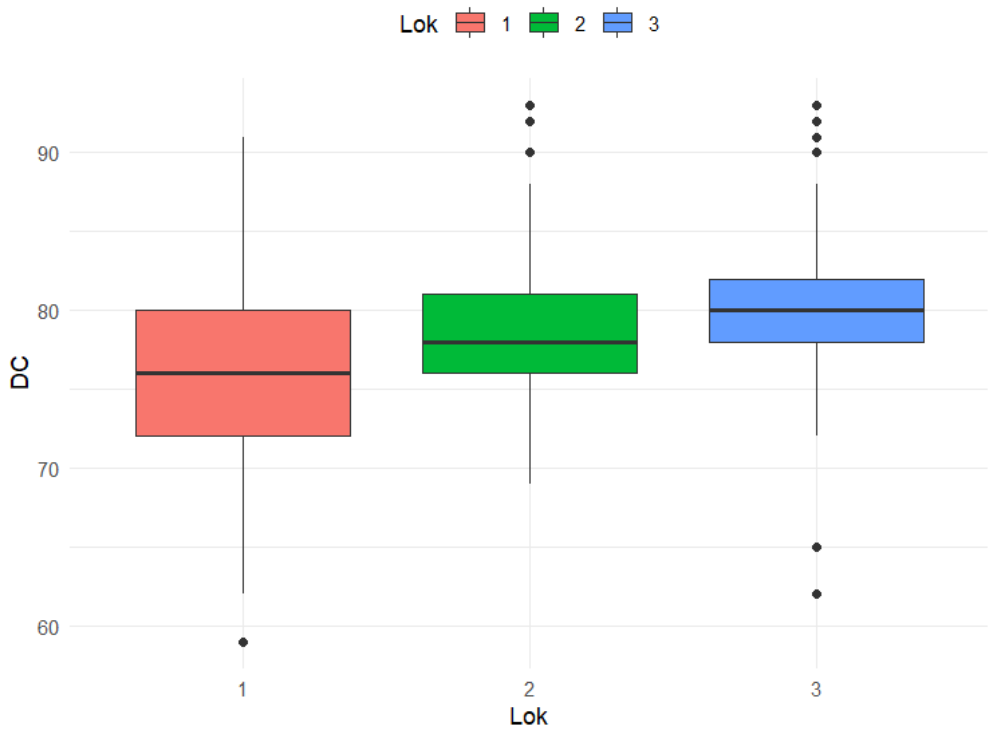
Графикон 27. Просечни вредности за број на денови до никнување на испитуваните генотипови по локации

5.1.10. Број на денови до цветање

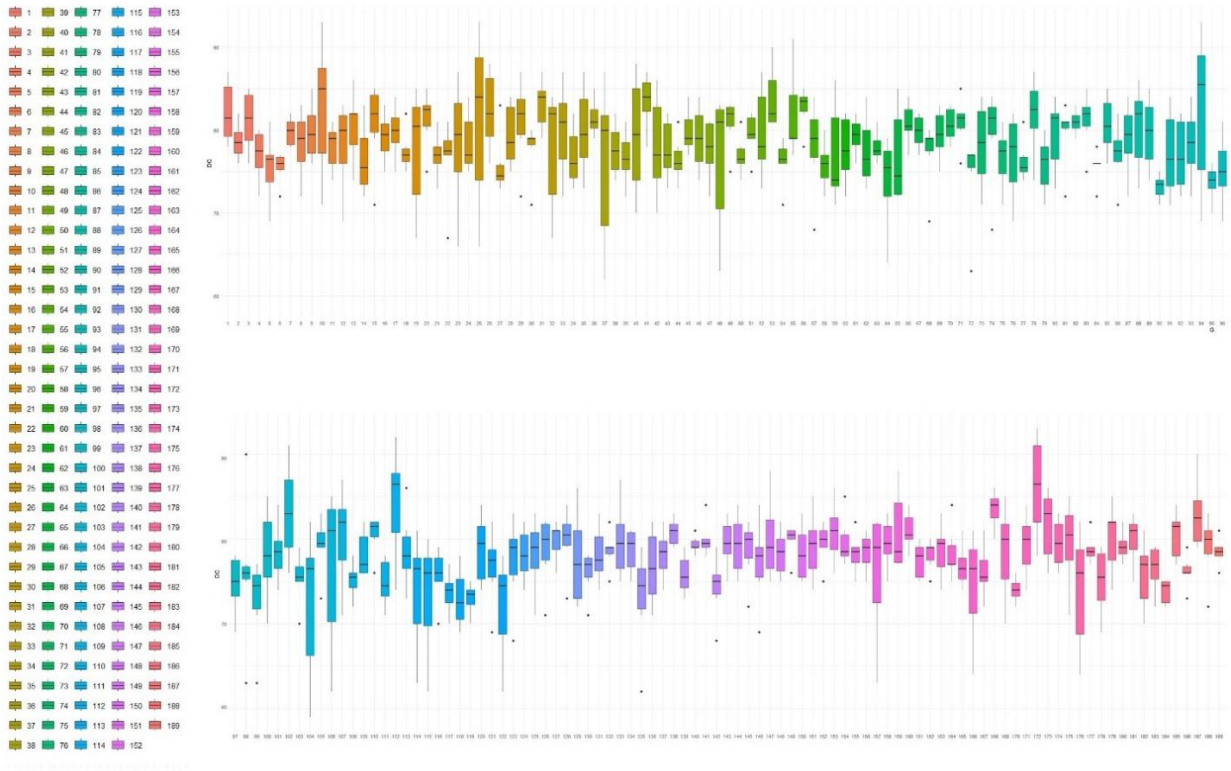
Цветањето во голема мера зависи од надворешните фактори, така што опаѓањето (абортирањето) на цветовите најчесто се поврзува со ниската толерантност на растенијата на високи температури. Usman et al. (2014), херитабилноста кај ова својство ја процениле на само 6,99 %, што укажува дека условите на надворешната средина имаат поголемо влијание врз бројот на денови до цветање во споредба со наследниот фактор.

Според резултатите прикажани на Графикон 28, најниската просечна вредност за ова својство е утврдена во Глуво (76,1 ден), додека највисоката просечна вредност е забележана во Радовиш (80,35 дена). При споредба на просечните вредности на генотиповите за својството број на денови до цветање (Графикон 29), утврдено е дека генотипот 122 има најнизок просек (72 дена), додека генотипот 172 најдоцна почнува да цвета и отскокнува со највисока просечна вредност за ова својство (86,17 дена). На Графикон 30 јасно се забележуваат генотиповите кај кои се утврдени најголеми вредности за бројот на денови до цветање. Меѓу нив најмногу отскокнува генотипот 172 со 92,5 дена до цветање во Стајковци, а веднаш по него со по 91,5 дена се генотиповите 25 во Стајковци и 94 во Радовиш. Наспроти нив, најмал број на денови до цветање (61) е констатиран кај генотипот 104 во Глуво.

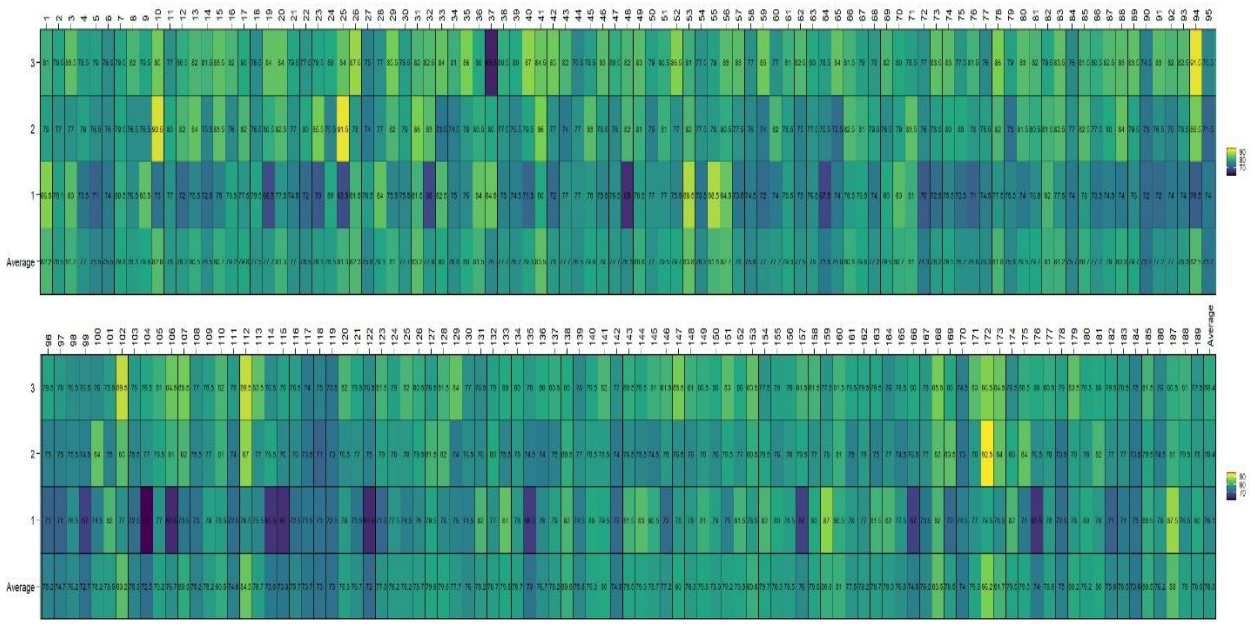
Во истражувањето на Tripodi et al. (2021), кај примероците од везена пиперка најниската вредност за ова својство изнесувала 51 ден, додека највисоката вредност (76 дена) е забележана кај три генотипа. Просечната вредност за гермплазмата што ја анализирале изнесувала 62,98 дена и таа не отстапува многу од резултатите добиени во ова истражување.



Графикон 28. Просечен број на денови до цветање на трите локации



Графикон 29. Просечен број на денови до цветање на испитуваните генотипови



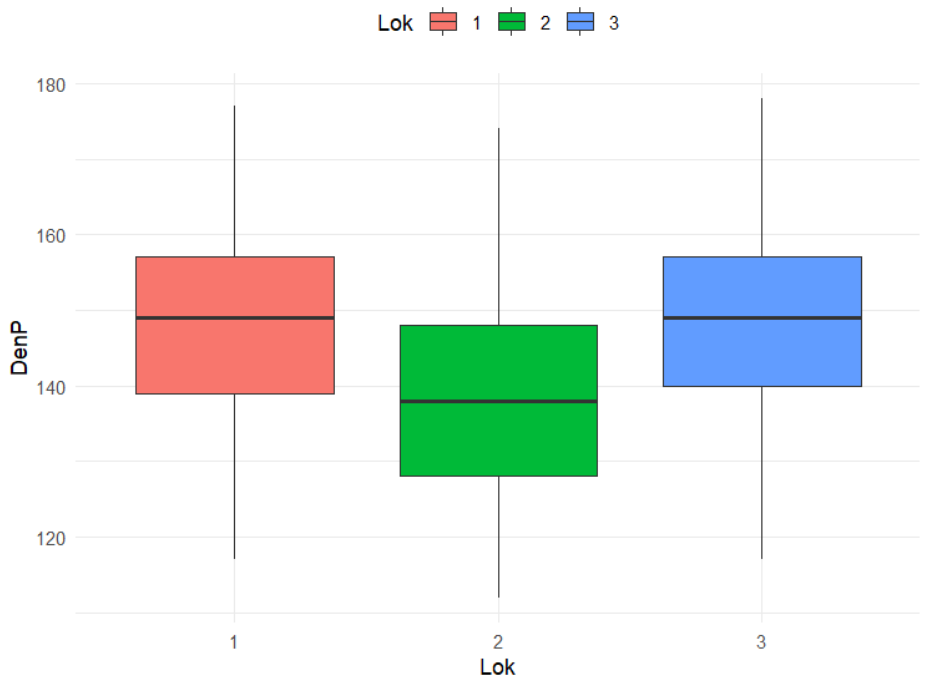
Графикон 30. Просечен број на денови до цветање на испитуваните генотипови по локации

5.1.11. Број на денови до плодоносење

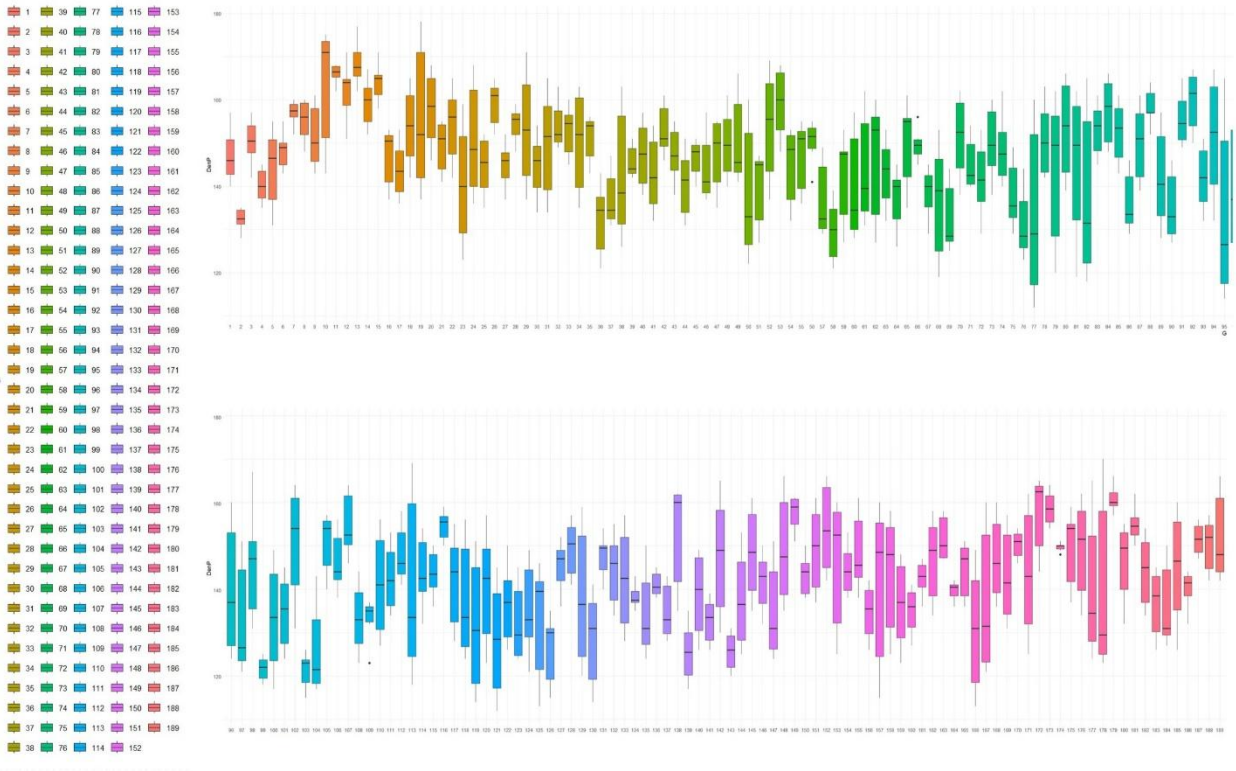
Раностасноста е од витално значење за избегнување одредени абиотски стресови и успешно вклопување на генотиповите во различни системи на одгледување. Од друга страна, бројот на денови до плодоносење зависи од бројот на денови до цветање, времетраењето на цветањето, типот на пиперката и од надворешните услови.

Според просечниот број на денови до плодоносење на трите локации, генотиповите најрано формирале плодови во Стајковци, за 137.94 дена, за разлика од Радовиш каде почнале да плодоносат по 148.48 дена (Графикон 31). Просечниот број на денови до плодоносење кај испитуваните генотипови е најнизок кај генотипот 103 (121,33 дена), додека кај генотипот 13 е највисок и изнесува 168,5 дена (Графикон 32). Минималниот број на денови до плодоносење (113) е утврден кај генотипот 77, а максималниот број (177.5) кај генотипот 19 (Графикон 33).

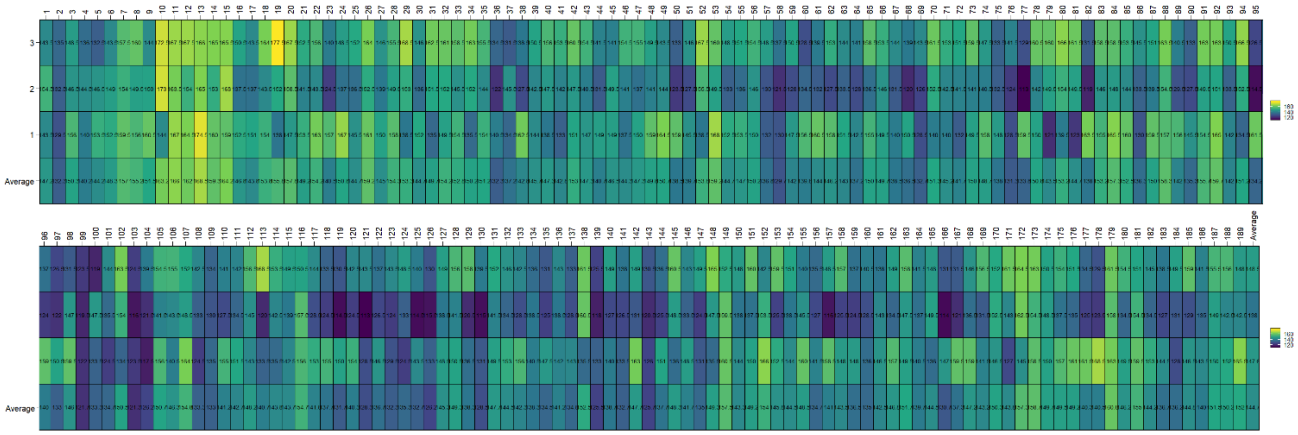
И во други истражувања е забележена значителна варијација во времето до плодоносење. На пример, Likeng-Li-Ngue et al. (2025) забележале дека датумот на првото плодоносење кај различни генотипови пиперка варирал од 32,67 до 40 дена по сеидбата на семето, додека 50 % од плодовите се формирале за период од 48 до 53,33 дена по расадување. Овие податоци дополнително ги потврдуваат сознанијата дека постои широка варијабилност за ова својство, што укажува на можноста за идентификација на генотипови кои формираат плодови исклучително рано и истите би биле вклучени во селекциските програми за пиперка.



Графикон 31. Просечен број на денови до плодоносење на трите локации



Графикон 32. Просечен број на денови до плодоносење на испитуваните генотипови



Графикон 33. Просечен број на денови до плодоносење на испитуваните генотипови по локации

5.2. Корелации помеѓу квантитативните својства

Корелациската анализа на квантитативните својства кај пиперката (*Capsicum annuum* L.) дава увид во меѓусебните односи на агроморфолошките карактеристики, а особено на нивното влијание врз приносот, како главна цел во селекциските програми. Разбирањето на овие статистички корелации е од клучна важност за селекцијата бидејќи позитивните или негативните врски меѓу својствата можат да го насочат правецот на подобрувањето на идните генотипови.

5.2.1. Корелации помеѓу приносот и компонентите на приносот

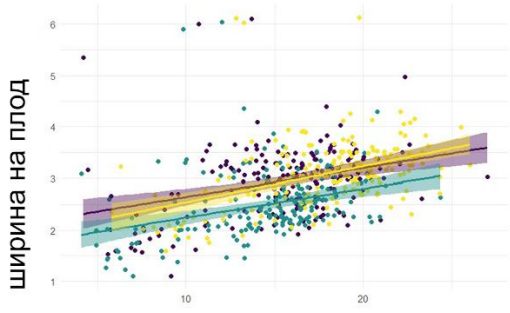
Приносот по растение кај пиперката е комплексна особина којашто зависи од повеќе компоненти, пред сè од бројот на плодови по растение и просечната маса на плодот. Приносот по растение, просечно за сите три локации, покажува статистички високо значајна позитивна поврзаност со масата на плодот (r = 0,593), ширината на плодот (r = 0,510), должината на плодот (r = 0,463), бројот на плодови по растение (r = 0,406), дебелината на перикарпот (r = 0,323) и должината на дршката (r = 0,270). Од друга страна, приносот е негативно корелиран со бројот на денови до цветање (r = - 0,214), што означува дека пораните генотипови имаат поголем продуктивен потенцијал (Табела 4). Условите на надворешната средина имаат значајно влијание врз интензитетот на корелациите и тоа јасно се гледа на Графикон 34 кој содржи 55 подграфикони (2/1 - 2/55) на кои се прикажани корелациите помеѓу квантитативните својства на трите поединечни локации (виолетово - Глуво, сино - Стајковци, жолто - Радовиш).

Бројни истражувања потврдуваат силни позитивни корелации помеѓу приносот и компонентите на приносот. Така, Awasthi et al. (2024) утврдиле дека приносот на свежи плодови по растение е во високо значајна позитивна корелација со вкупниот број на плодови по растение (r = 0,91), просечната должина на плодот (r = 0,92), ширината на плодот (r = 0,98) и просечната маса на плодот (r = 0,87). Слично на тоа, Singh (2022), при анализа на 21 локални популации пиперка утврдиле дека и бројот на зрели плодови по растение и просечната маса на плодот позитивно и значајно корелираат со приносот на зрели плодови.

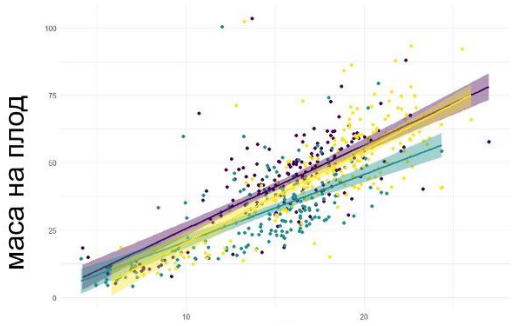
Масата на плодот високо значајно корелира со дебелината на ѕидот, приносот по растение и должината на дршката, додека со бројот на денови до цветање е забележана послаба, но сепак позитивна врска. Awasthi (2024) и Sufiyan (2025) потврдуваат дека просечната маса на плод е во висока позитивна корелација со приносот по растение, што ја истакнува оваа особина како клучна при селекција на сорти со повисок приносен потенцијал. Слични резултати се објавени и од Hussain et al. (2021) и Thakur et al. (2019), кои посочуваат дека масата на плодот има директно и позитивно влијание врз приносот и затоа претставува примарен критериум за селекција на високоприносни сорти. Позитивната поврзаност е очекувана бидејќи растенијата што формираат повеќе плодови и/или поголеми и потешки плодови, вообичаено даваат поголем вкупен принос. Овие резултати укажуваат дека покрупните и побројни плодови, како и поголемата разгранетост и бујност на растението, придонесуваат кон повисок принос по растение.

Табела 4. Корелации помеѓу анализираните квантитативни својства

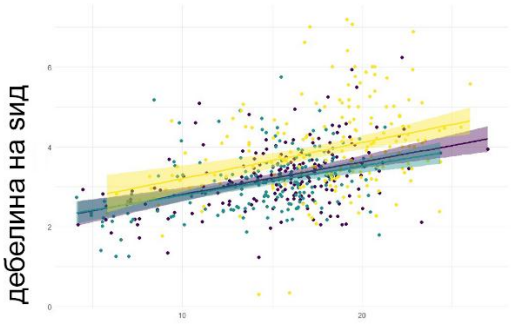
Својства	Должина на плод	Ширина на плод	Маса на плод	Дебелина на перикарп	Должина на дршка	Број на комори	Број на плодови по растение	Принос по растение	Денови до никнување	Денови до цветање
Ширина на плод	0,383***	1								
Маса на плод	0,765***	0,791***	1							
Дебелина на перикарп	0,424***	0,570***	0,608***	1						
Должина на дршка	0,411***	0,344***	0,475***	0,463***	1					
Број на комори	-0,092	0,163*	0,022	0,107	0,025	1				
Број на плодови по растение	-0,338***	-0,242***	-0,339***	-0,289***	-0,129	0,029	1			
Принос по растение	0,463***	0,510***	0,593***	0,323***	0,270***	0,015	0,406***	1		
Денови до никнување	-0,115	0,023	-0,057	-0,010	0,054	-0,027	-0,021	-0,081	1	
Денови до цветање	0,230***	0,252***	0,223**	0,110	0,099	0,088	-0,212**	-0,000	-0,154*	1
Денови до плодоносење	0,116	0,155*	0,071	0,082	0,065	0,019	-0,169*	-0,05	0,065	0,43***



2/1



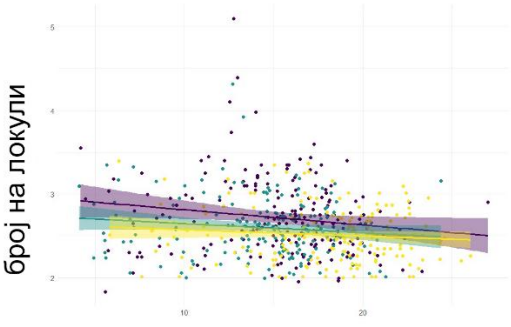
2/2



2/3



2/4



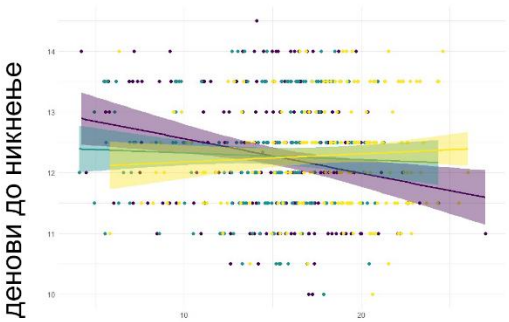
2/5



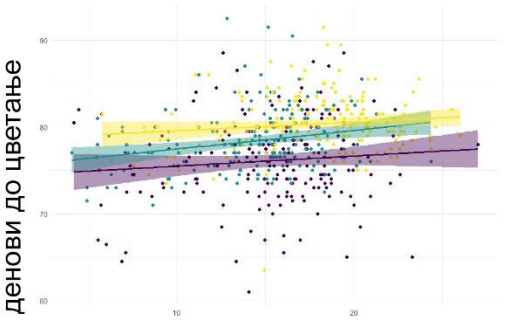
2/6



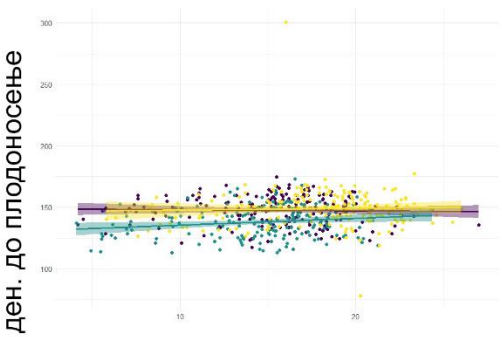
должина на плод
2/7



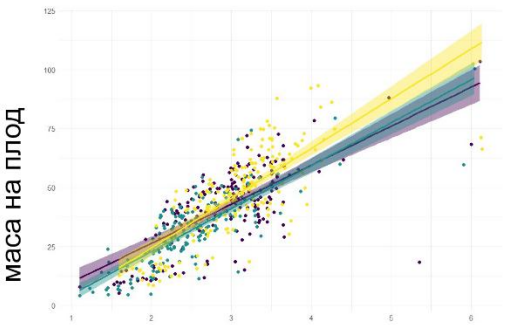
должина на плод
2/8



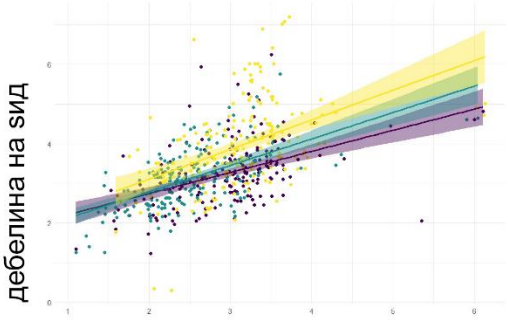
должина на плод
2/9



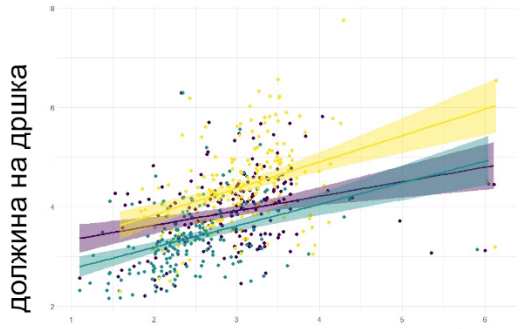
должина на плод
2/10



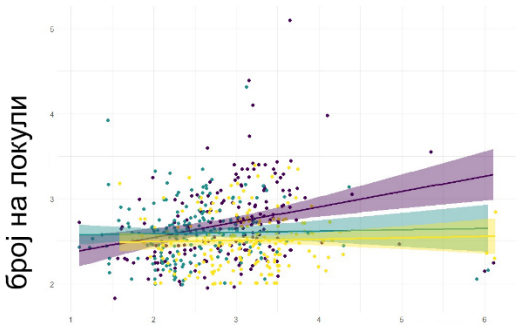
ширина на плод
2/11



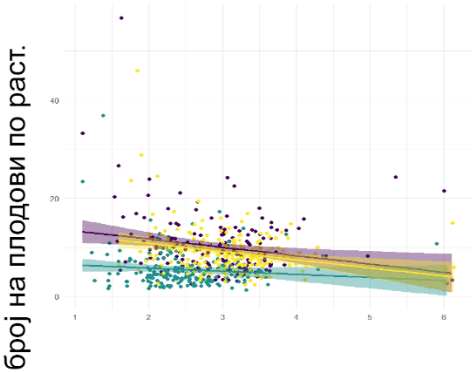
ширина на плод
2/12



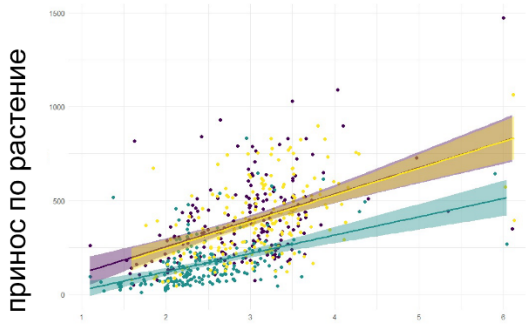
2/13



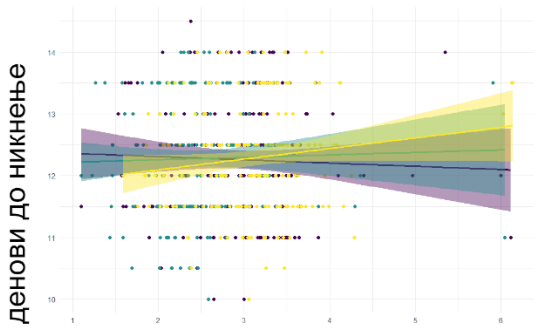
2/14



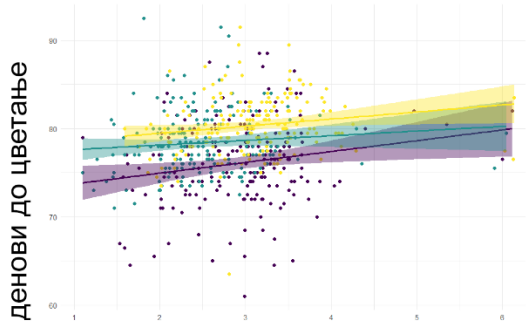
2/15



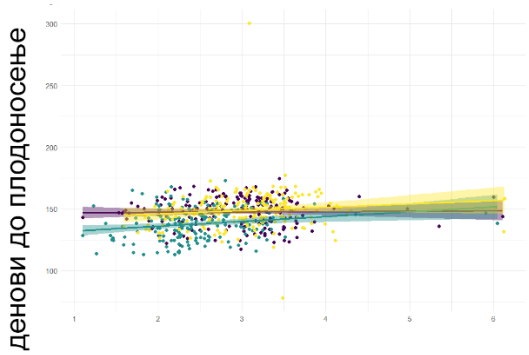
2/16



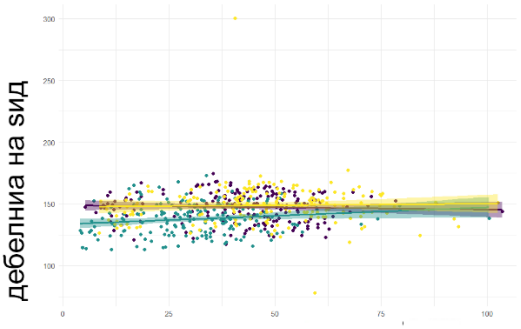
2/17



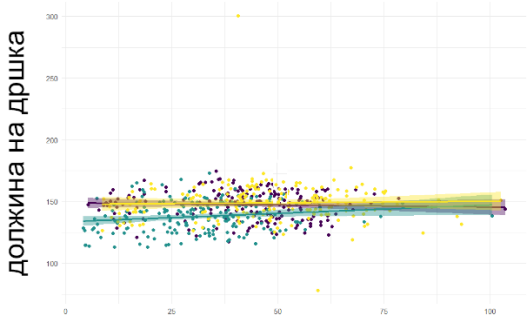
2/18



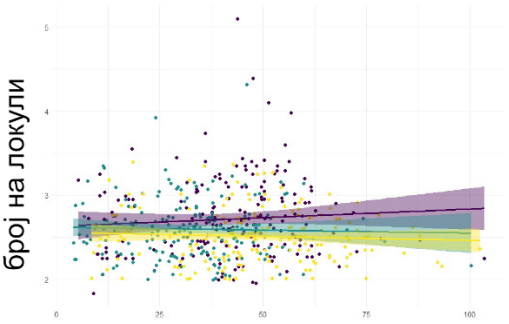
ширина на плод
2/19



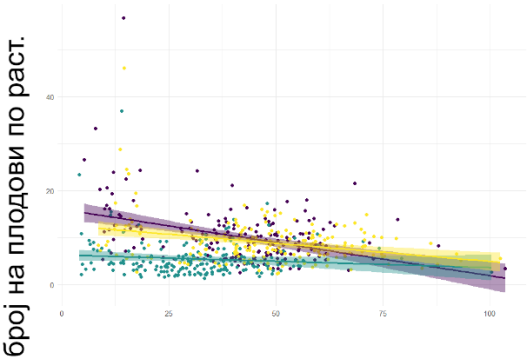
маса на плод
2/20



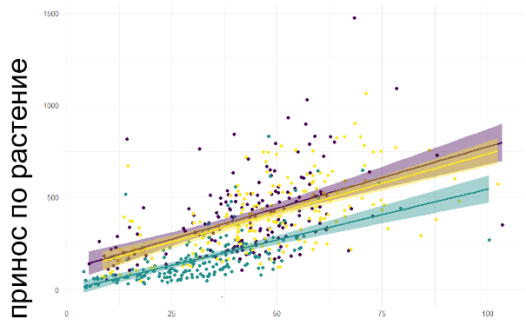
маса на плод
2/21



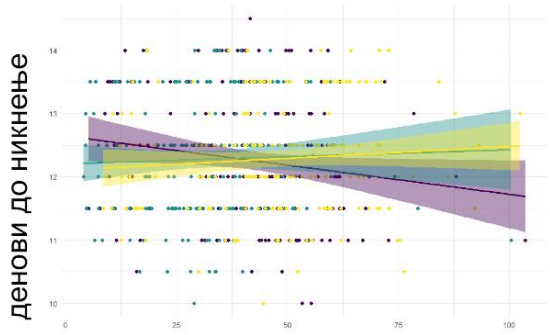
маса на плод
2/22



маса на плод
2/23



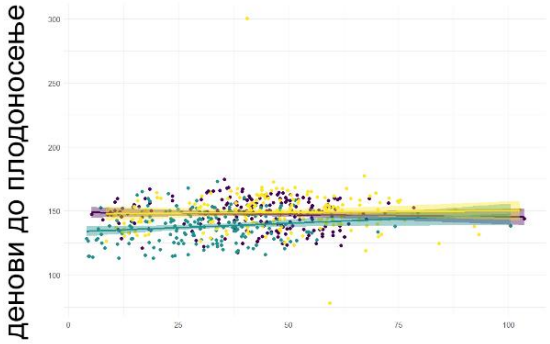
маса на плод
2/24



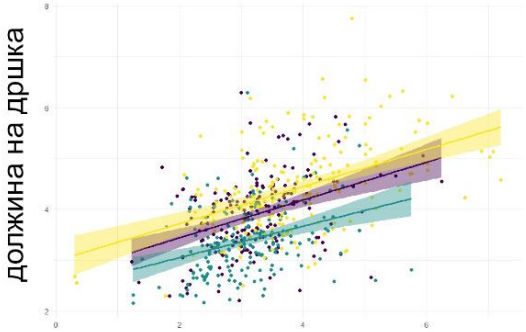
маса на плод
2/25



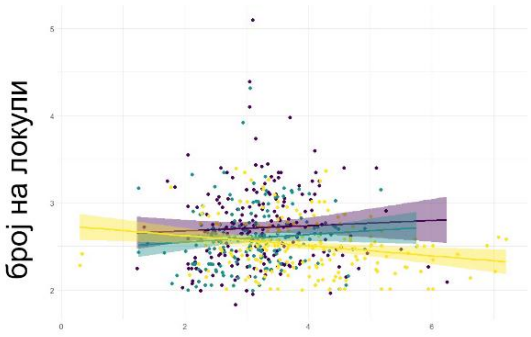
маса на плод
2/26



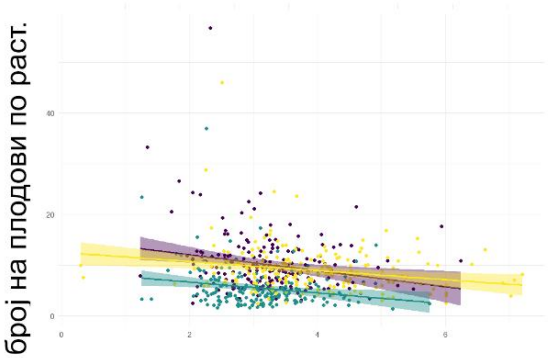
маса на плод
2/27



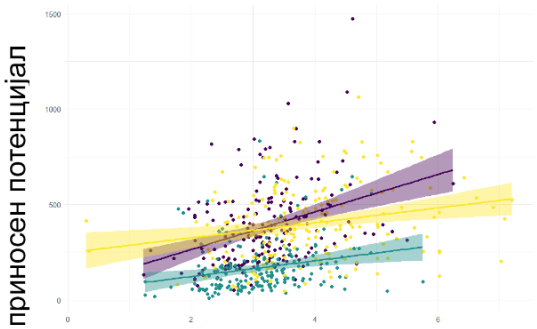
дебелина на sид
2/28



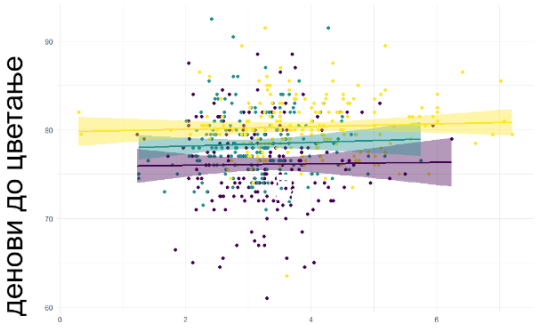
дебелина на sид
2/29

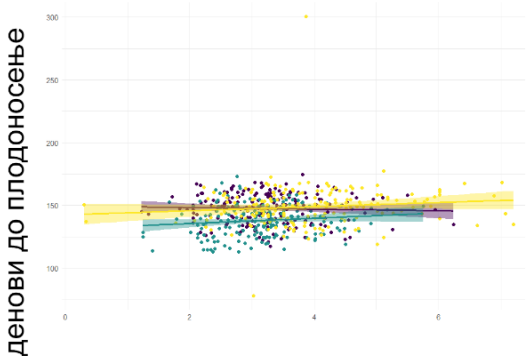


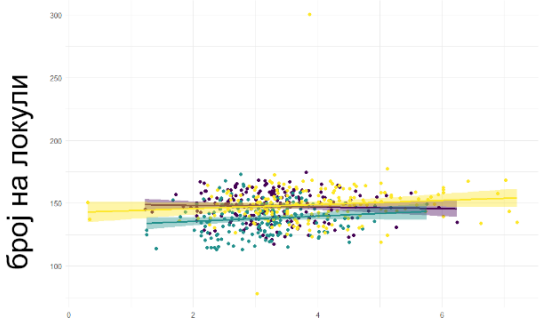
дебелина на sид
2/30

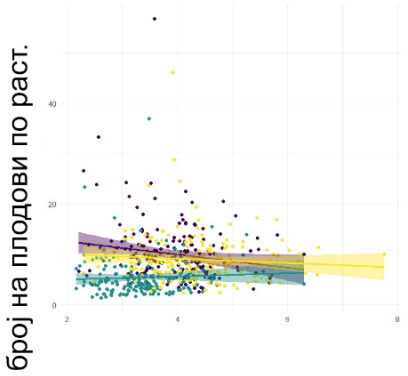

приносен потенцијал
дебелина на sид
2/31

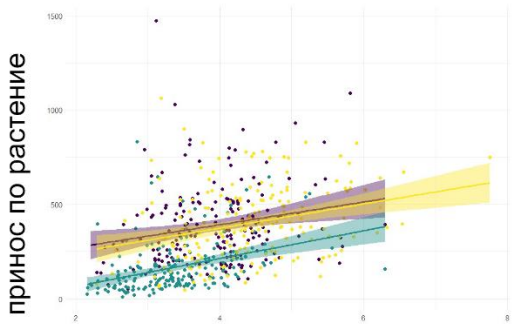

денови до никнење
дебелина на sид
2/32


денови до цветање
дебелина на sид
2/33

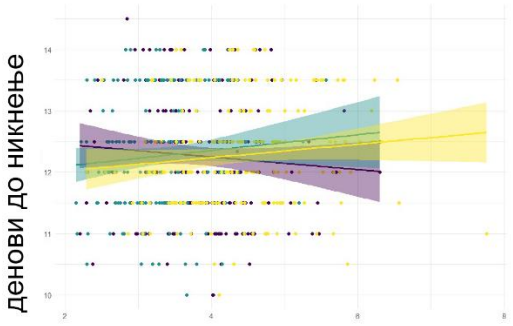

денови до плодоносење
дебелина на sид
2/34


број на локули
должина на дршка
2/35

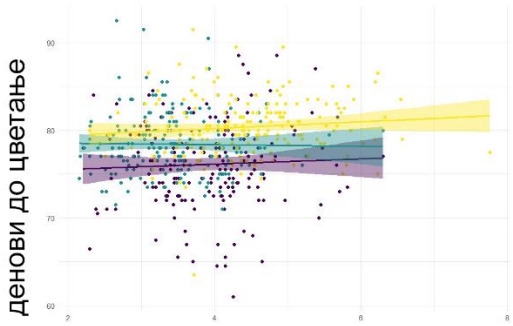

број на плодови по раст.
должина на дршка
2/36



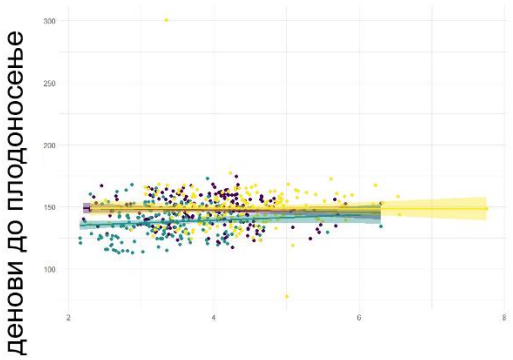
2/37



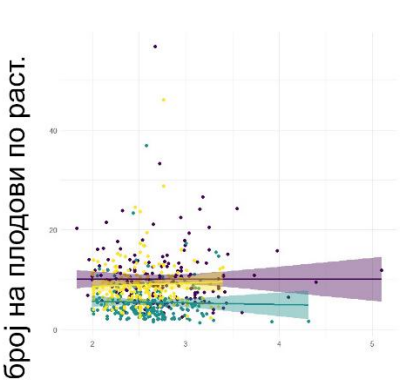
2/38



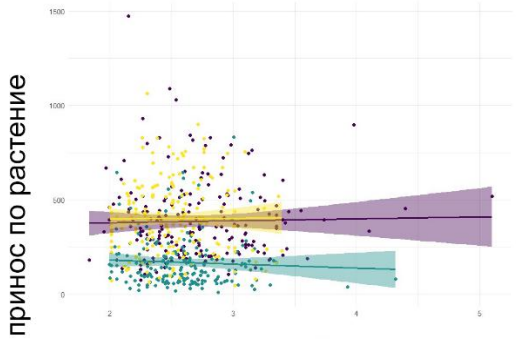
2/39



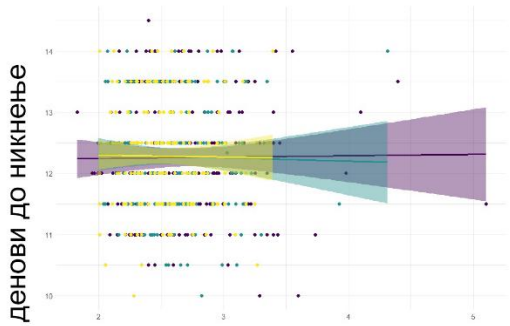
2/40



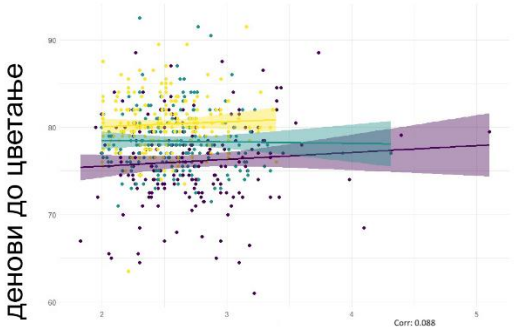
2/41



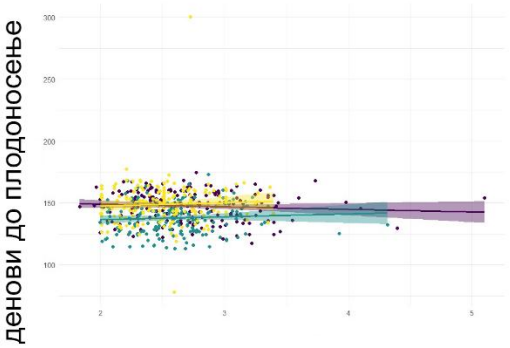
2/42



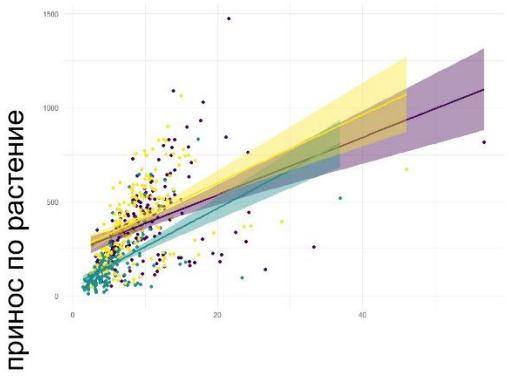
број на локули
2/43



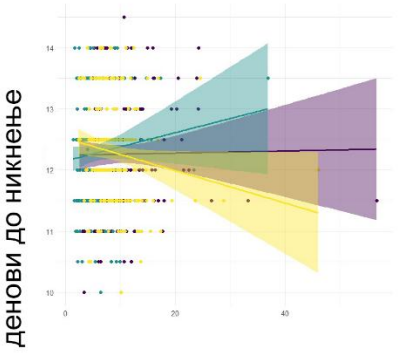
број на локули
2/44



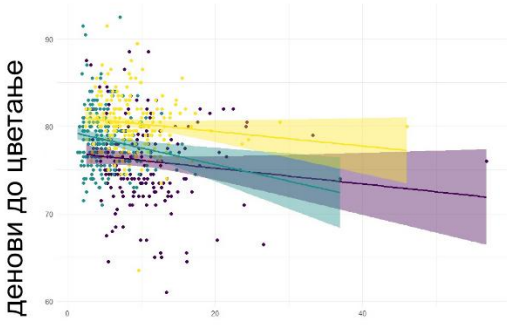
број на локули
2/45



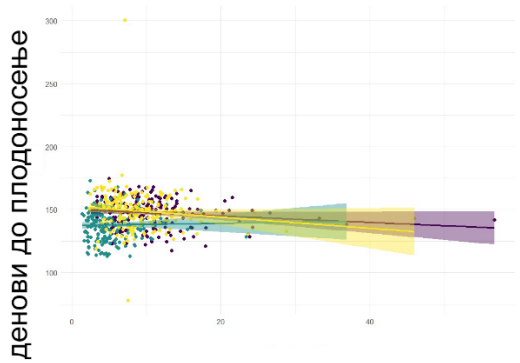
број на плодови по раст.
2/46



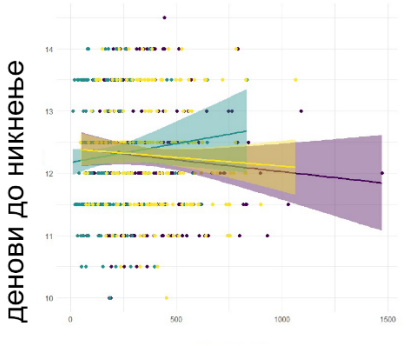
број на плодови по раст.
2/47



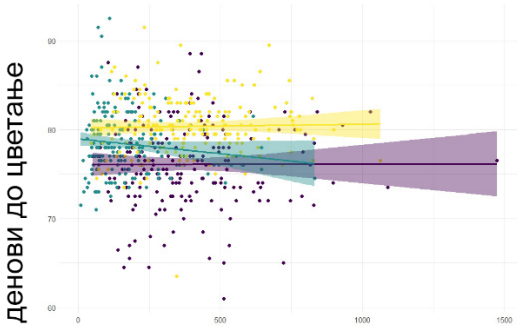
број на плодови по раст.
2/48



број на плодови по раст.
2/49



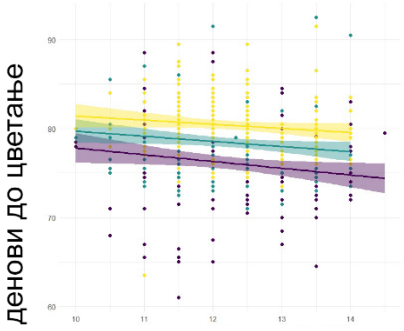
принос по растение
2/50



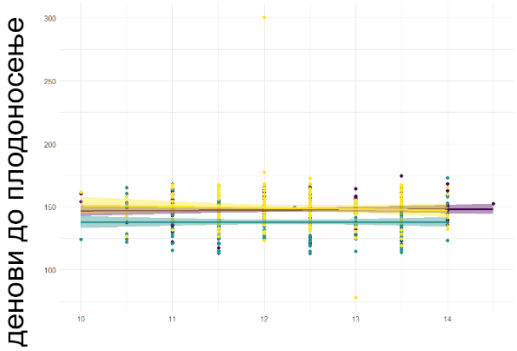
принос по растение
2/51



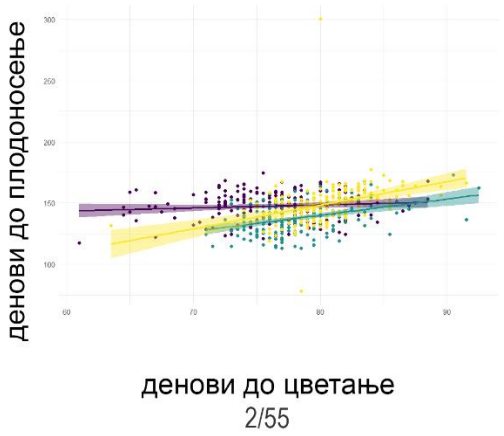
принос по растение
2/52



денови до никнење
2/53



денови до никнење
2/54



Графикон 34. Корелации помеѓу квантитативните својства на сите три локации (виолетово - Глуво, сино - Стајковци, жолто - Радовиш)

5.2.2. Корелации помеѓу морфолошките својства на плодот

Должината на плодот покажува најсилна позитивна корелација со масата на плодот (r = 0,765), а исто така корелациите помеѓу ова својство и приносот по растение (r = 0,463), дебелината на ѕидот (r = 0,424), должината на дршката (r = 0,411), ширината на плодот (r = 0,383), бројот на плодови по растение (r = 0,338) и бројот на денови до цветање (r = 0,230) се високо статистички значајни (Табела 4). Морфолошките карактеристики на плодот, како што се должината, ширината, обликот, масата и дебелината на перикарпот, често се меѓусебно тесно поврзани поради заедничките фактори што ја одредуваат големината и формата на пиперката, а истовремено тие зависат и од условите на надворешната средина во која се одгледуваат растенијата (Графикон 34). Анализите на варијацијата кај разни генофондови покажуваат дека некои од овие особини се во исклучително силна позитивна корелација. Така, во повеќе истражувања (Hong et al., 2020; Hussain et al., 2021; Anuradha and Sood, 2022; Arti et al., 2024; Parvin et al., 2024; Ro et al., 2024; Khan et al., 2025) е утврдено дека ширината на плодот, неговата маса и дебелината на перикарпот се во значајна позитивна корелација (r > 0,70).

Корелацијата меѓу должината и ширината на плодот може да варира зависно од типот на пиперката. Кај некои групи плодови (на пр., бабури или капии со подолги плодови), подолгиот плод честопати е и поширок, што би требало да резултира со позитивна корелација. Меѓутоа, при анализите на генетски различни колекции кои опфаќаат и долги тесни плодови и широки куси плодови, се забележуваат слаби негативни корелации помеѓу должината и дијаметарот на плодот. Ширината на плодот, покрај тоа што е корелирана со приносот, е силно позитивно корелирана и со масата на плодот (r = 0,635) и дебелината на перикарпот (r = 0,552). Освен тоа, таа е позитивно поврзана и со бројот на денови до цветање (r = 0,278). Ro et al. (2024) ја потврдуваат силната поврзаност помеѓу ширината, масата и дебелината на перикарпот (r = 0,86 - 0,89), а Khan et al. (2025) известуваат за позитивна корелација на ширината на плодот со приносот (r = 0,75).

Ortega Morales et al. (2025), при анализа на генотипови од видовите *C. chinense* и *C. annuum* со потекло од неколку земји, забележале слаба негативна корелација помеѓу должината на плодот и дебелината на перикарпот (r = -0,21), што е спротивно на резултатите добиени во ова истражување, каде помеѓу овие две својства е утврдена статистички значајна позитивна корелација (r = 0,424). Дополнително, спротивно на резултатите од оваа анализа, Nankar et al. (2020) констатирале значајни негативни корелации помеѓу должината на плодот, ширината на плодот и дебелината на перикарпот.

Од друга страна, бројот на плодови по растение е во највисока значајна негативна корелација со должината (r = 0,338) и ширината на плодот (r = 0,242), масата на плодот (r = 0,339) и дебелината на перикарпот (r = 0,289) (Табела 4, Графикон 34/46). Оваа поврзаност означува дека растенијата со поголем број плодови имаат тенденција да формираат помали плодови, што е важно да се има предвид при селекцијата за оптимален принос и квалитет. Ваквиот тренд е потврден и во истражувањето на Thakur et al., (2019), каде бројот на плодови по растение бил во негативна корелација со масата на плодот и дебелината на перикарпот. Waongo et al. (2021) забележале дека растенијата со интензивен вегетативен развој и поголем број плодови по растение имаат тенденција да продуцираат плодови со помали димензии.

5.2.3. Корелации помеѓу фенолошките и агроморфолошките својства

Покрај морфолошките детерминанти на приносот, од интерес за селекционерите се и корелациите помеѓу времето на цветање и плодоносење со останатите квантитативни својства (Табела 4, Графикон 2). Овие односи често ја индицираат рамнотежата меѓу вегетативниот раст и репродуктивниот развој. Бројот на денови до цветање е во негативна корелација со приносот (r = -0,245), но во позитивна со ширината на плодот (r = 0,230) и масата на плодот (r = 0,247). Бројот на денови до плодоносење е во силна позитивна поврзаност само со деновите до цветање (r = 0,842). Овие резултати се во согласност со наодите на Dolkar et al. (2015) и Awasthi et al. (2024), кои утврдиле дека раното цветање позитивно влијае врз приносот. Сепак, има и студии (Arti et al., 2024) каде корелацијата помеѓу времето на цветање и приносот била статистички незначајна, па дури и значајно статистички негативна (Dolkar et al., 2015), што посочува на тоа дека оваа поврзаност зависи и од условите на одгледување.

Резултатите од анализата на корелациите помеѓу квантитативните својства кај пиперката даваат важни насоки за селекциските програми насочени кон подобрување на приносот и својствата кои придонесуваат за денови до негова експресија. Позитивните корелации помеѓу приносот и неговите компоненти укажуваат на тоа дека директната или индиректна селекција може истовремено да подобри повеќе посакувани особини.

5.3. Анализа на главни компоненти кај квантитативните својства

Со цел идентификување на својствата коишто најмногу придонесуваат кон вкупната фенотипска варијабилност на испитуваната колекција, спроведена е анализа на главни компоненти (Principal Component Analysis - PCA) за сите квантитативни својства. Резултатите прикажани во Табела 5 покажуваат дека првите четири главни компоненти (со Eigen-вредност >1) објаснуваат 68,94 % од вкупната варијабилност, што укажува на изразена фенотипска разновидност во рамки на анализираната гермплазма.

Табела 5. Анализа на главни компоненти

Својства	PC1	PC2	PC3	PC4
Должина на плод	**0,7745**	-0,0133	-0,1167	-0,3393
Ширина на плод	**0,8119**	0,0325	0,1271	0,2051
Маса на плод	**0,9426**	0,0766	-0,0661	-0,0647
Дебелина на sид	**0,7426**	-0,0092	-0,1532	0,2087
Должина на дршка	**0,6066**	0,0789	-0,2432	0,1304
Број на комори	0,0776	-0,0235	0,4611	**0,7037**
Број на плодови по растение	-0,3442	**0,7227**	0,4069	0,0639
Принос по растение	0,5929	**0,6641**	0,2600	-0,0583
Денови до никнување	-0,0816	-0,0352	-0,5215	**0,5838**
Денови до цветање	0,3302	-0,5445	**0,5107**	-0,1288
Денови до плодоносење	0,1627	-0,5870	**0,3050**	0,0938
Eigen - вредност	3,6850	1,6196	1,1884	1,0909
% на варијабилност	33,5003	14,7235	10,8035	9,9169
% на кумулативна варијанса	33,5003	48,2238	59,0273	68,9442

Првата главна компонента (PC1) објаснува 33,5 % од вкупната варијабилност (Табела 5) и е силно позитивно поврзана со својствата маса на плод (0,94), ширина на плод (0,81), должина на плод (0,77), дебелина на sид (0,74) и должина на дршка (0,61). Овие својства се директно поврзани со големината и волуменот на плодот. Најсилна негативна поврзаност со оваа главна компонента покажува својството број на плодови по растение (-0,34), што имплицира дека генотиповите со поголеми и потешки плодови имаат помал број на плодови по растение.

Втората главна компонента (PC2) објаснува дополнителни 14,72 % од вкупната варијанса и е значајно поврзана со бројот на плодови по растение (0,72) и приносот по растение (0,66), како клучни својства кои придонесуваат за поголема економска исплатливост при производство на генотиповите кои имаат високи вредности за овие две карактеристики. Својствата денови до цветање (-0,54) и денови до плодоносење (-0,59) се во силна негативна корелација со PC2, што укажува дека генотиповите со пократка вегетација имаат тенденција за формирање поголем број на плодови и за поголем приносен потенцијал.

Третата главна компонента (PC3) учествува со 10,8 % во кумулативната варијанса и е поврзана со бројот на денови до цветање (0,51) и бројот на денови до плодоносење (0,31), односно со фенолошките фази на развој кај пиперката. Најзначајна негативна корелација со PC3 има својството денови до никнување (-0,52), како и речиси сите својства што имаат силна позитивна корелација со PC1 (Табела 5).

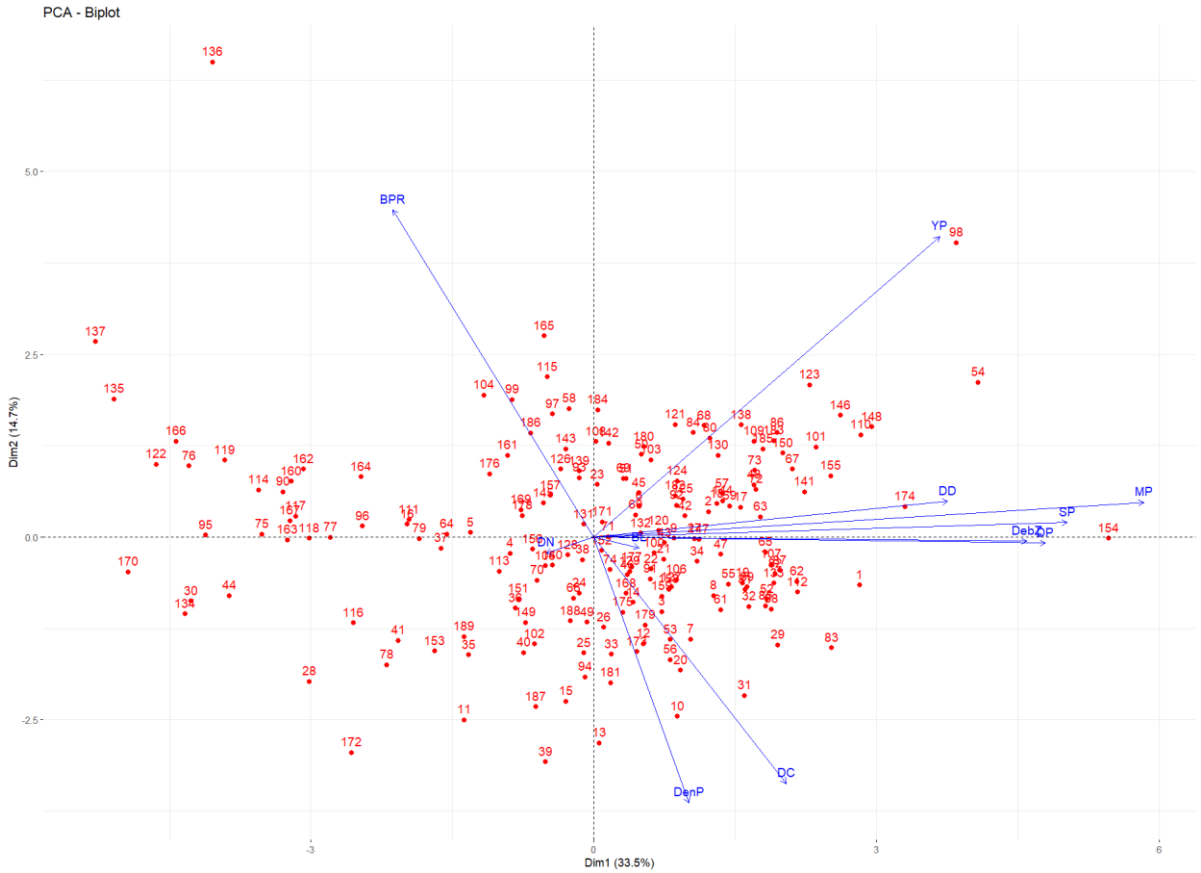
Четвртата главна компонента (PC4) објаснува 9,92 % од вкупната варијанса, што главно се должи на својствата број на комори (0,70) и денови до никнување (0,58). Должината на плодот е во највисока негативна корелација (-0,34) со PC4. Ваквите вредности сугерираат дека четвртата компонента претставува дополнителна морфолошка оска, која веројатно ги одразува суптилните разлики во пропорциите и анатомската структура

на плодот. Резултатите покажуваат дека својствата поврзани со плодот и приносот имаат најголем придонес кон вкупната фенотипска варијабилност на анализираните локални сорти везени пиперки, додека фенолошките својства (време на никнување, цветање и плодоносење) објаснуваат помал, но сепак значаен дел од варијансата.

Во повеќе истражувања на различни германплазми е добиен сличен процент на вкупна варијанса, но таа се распределува на различен број главни компоненти. Sandeva Atanasova et al., (2021), при анализа на генотипови везена пиперка врз основа на 6 морфолошки својства на плодовите, констатирале вкупна варијабилност од 68,14 % во првите две главни компоненти. Во ова истражување PC1 објаснила 50,62 % од кумулативната варијанса. При анализа на 101 примерок од локални македонски сорти пиперка, врз основа на 19 морфолошки и фенолошки својства, Дрвошанова (2023) воочила пет главни компоненти со вкупна варијанса од 69,79 %. Првата главна компонента објаснила 37,08 % од вкупната варијабилност и била највисоко корелирана со дебелината на ѕидот, ширината и масата на плодот, што е во согласност со резултатите добиени во ова истражување. Слични резултати за шест квантитативни својства на плодот добиле Drvoshanova et al. (2022), кои при анализа на 33 македонски локални сорти пиперка утврдиле две главни компоненти што објаснуваат 77,92 % од варијабилноста. Авторите заклучуваат дека ширината и масата на плодот, заедно со дебелината на ѕидот, најмногу корелирале со PC1, која објаснува 52,31 % од вкупната варијабилност, вредност којашто е речиси 20 % повисока од варијансата на PC1 добиена во ова истражување.

Во повеќето случаи, првите неколку компоненти најчесто ги опфаќаат морфолошките и приносните параметри, како главни извори на разлики меѓу генотиповите. Така, резултатите на Mladenović et al. (2024), покажуваат дека првите две главни компоненти објаснуваат 70,3 % од варијансата кај 15 автохтони сорти пиперка од Србија. Од друга страна, Liu et al. (2025) анализирале 50 генотипови според 33 фенотипски својства и преку PC анализа утврдиле дека првите три главни компоненти објаснуваат дури 92,73 % од вкупната варијабилност во колекцијата, со исклучително голем удел на првата главна компонента (86,66 %). Сличен тренд на доминација на првите компоненти се забележува и во истражувањето на Parvin et al. (2024), каде PC1 и PC2 објаснуваат 32,8 % и 18,3 % од варијансата, соодветно, при што големината на плодот (должина, дијаметар и маса) има највисока корелација со PC1. Спротивно на тоа, Ratna et al. (2024), при анализа на 40 генотипови во различни вегетациски сезони добиле пониска вкупна варијанса (PC1 = 25 - 30 %), што укажува на поголема фенотипска разновидност и помала доминација на една морфолошка оска. Истовремено, треба да се има предвид дека овие автори користеле 10 главни компоненти за да објаснат 100 % од варијабилноста во колекцијата, иако првите пет компоненти опфатиле повеќе од 80 % од вкупната варијанса.

Ballina-Gómez et al. (2013), при анализа на 18 генотипови според 47 морфолошки дескриптори, утврдиле 12 главни компоненти, кои објаснуваат 98 % од варијабилноста во колекцијата, при што првите четири главни компоненти опфаќаат 68,94 % од вкупната варијанса. Во истражувањето на Moon et al. (2023), извршена е анализа на 513 генотипови врз основа на морфолошки и фитохемиски својства, при што се добиени пет главни компоненти со вкупна варијанса од 77,13 %. И во ова истражување, дебелината на ѕидот е во корелација со првата главна компонента, во овој случај заедно со содржина на витамин C, дијаметарот на плодот и висината на главното стебло, што го потврдува значењето на овие морфолошки параметри како главни фактори на варијабилност.



Графикон 35. Дводимензионална (Биплот) мапа на фенотипската дивергентност кај генотиповите и нивна дистрибуција врз основа на квантитативните својства во однос на PC1 и PC2.

Фенотипската дивергентност на колекцијата од 189 генотипови везена пиперка и нивната дистрибуција врз основа на квантитативните својства, во однос на првите две главни компоненти, визуелно е претставена на дводимензионален (биплот) (Графикон 35). Дисперзираната поставеност на генотиповите низ сите квадранти укажува на висока морфолошка и агрономска разновидност во рамките на испитуваната колекција. Во десниот дел на графиконот се групирани генотиповите со највисоки вредности за својствата маса на плод (MP), ширина на плод (SP), должина на плод (DP) и дебелина на ѕид (DebZ), кои се значајно поврзани со првата компонента (PC1) и ја дефинираат димензионалната оска на големината на плодот. Векторите на овие својства се долги и речиси паралелни, што укажува на нивна висока меѓусебна позитивна корелација.

Во спротивната, лева, страна на графиконот е позициониран векторот на број на плодови по растение (BPR)**,** чија насока е спротивна од векторите на својствата кои ја дефинираат големината на плодот. Тоа укажува на негативна корелација помеѓу бројот на плодови и големината на плодот, што е забележано и во претходни истражувања (Ballina-Gómez et al., 2013; Ratna et al., 2024).

Втората главна компонента (PC2) ја претставува приносната и фенолошката оска, дефинирана преку број на плодови по растение (BPR) и принос по растение (YP), чии вектори се ориентирани кон горниот десен квадрант. Овие својства покажуваат висока

позитивна поврзаност и насочува на тоа дека генотиповите со поголем број на плодови, по правило, имаат и повисок приносен потенцијал (Drvoshanova et al., 2022; Mladenović et al., 2024). Во спротивна насока се ориентирани својствата денови до цветање (DC) и денови до плодоносење (DenP), означувајќи негативна корелација, односно генотиповите со пократка вегетација имаат тенденција кон повисока продуктивност (Parvin et al., 2024; Moon et al., 2023).

Векторот на должината на дршката (DD) е умерено насочен во ист правец со SP и MP, што покажува дека поголемите плодови најчесто имаат и подолга дршка**.** Својствата денови до никнување (DN) и број на комори (BL) се претставени со кратки вектори и се позиционирани блиску до центарот на координатниот систем, што сугерира дека нивниот придонес кон вкупната варијабилност на популацијата е мал и најверојатно се манифестира во следните оски (PC3 и PC4).

Генотиповите 98, 54 и 154, позиционирани во горниот десен квадрант, имаат највисока корелација со векторите MP, SP и YP. Тоа означува дека тие имале висок приносен потенцијал со крупни и тешки плодови, што ги прави овие генотипови погодни за свежа употреба или индустриска преработка. Наспроти нив, генотиповите 136, 135 и 137 се распоредени во горниот лев квадрант во кој доминираат параметрите за поголем број на плодови, но со помали димензии и маса. Во долниот десен дел се издвојува генотипот 174, за кој е карактеристично подоцно цветање и плодоносење, односно подолг вегетациски период.

Должината на векторите укажува на интензитетот на влијанието што секое својство го има врз вкупната варијабилност, додека аголот помеѓу нив ја прикажува јачината на корелацијата, односно колку е помал аголот, толку е посилна поврзаноста меѓу својствата. Генотиповите што се позиционирани поблиску до одреден вектор се карактеризираат со повисоки вредности за соодветното својство.

Преку распоредот на векторите на својствата и генотиповите на биплотот се потврдува дека првите две главни компоненти кај везената пиперка ја опишуваат интеракцијата меѓу морфолошката варијабилност и варијабилноста на приносот, како што е утврдено и во претходни студии (Khokhar et al., 2022; Parvin et al., 2024; Todorova et al., 2024; Liu et al., 2025).

5.4. Варијабилност на квалитативни својства

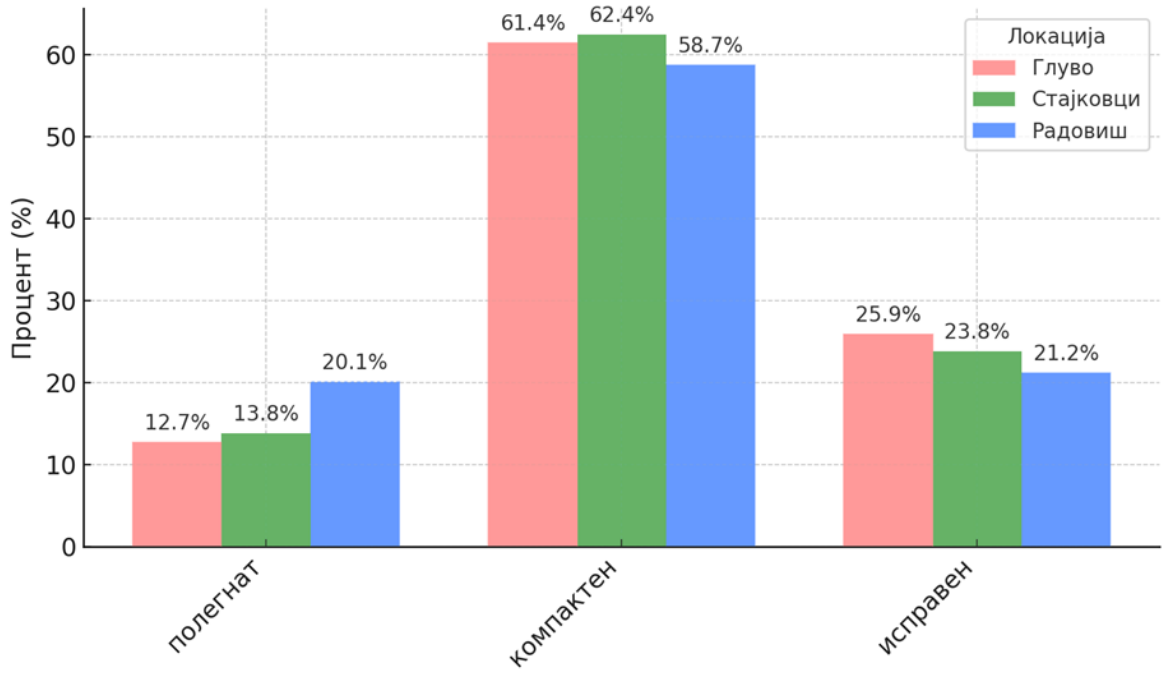
Квалитативните својства претставуваат значаен сегмент во морфолошката карактеризација на генотиповите од родот *Capsicum*, поради нивната висока наследност, стабилност при одгледување во различни агроеколошки услови и практична применливост во селекцијата, описот и препознавањето на сортите. Варијабилноста на квалитативните својства кај генотиповите везена пиперка вклучени во ова истражување е детално оценета преку дистрибуцијата на фреквенциите на фенотипските категории, за секое поединечно својство, на сите три локации. Преку ваквата анализа можат да се идентификуваат најзастапените фенотипски дескриптори, како и да се согледа влијанието на надворешната средина врз експресијата на квалитативните својства. Добиените резултати покажуваат дека кај најголем број од квалитативните својства постои значаен генетски диверзитет, што е во согласност со современите и опсежните истражувања за морфолошката и генетската хетерогеност на родот *Capsicum* (Paredes Andrade et al., 2020; Barboza et al., 2022). Резултатите се прикажани според анатомската

припадност на својствата. Истовремено, посебен акцент е ставен на оние својства кои се стабилни на сите локации, кои можат да бидат потенцијални морфолошки маркери во селекцијата на специфични сорти или пак се релевантни за селекциските програми.

5.4.1. Варијабилност на квалитативните својства на растенијата

Во согласност со дескрипторите на IPGRI за родот *Capsicum* (International Board for Plant Genetic Resources et al., 1995), хабитусот на растенијата се оценува кога приближно 50 % од плодовите на растението ќе достигнат зрелост. За истиот род постојат три категории, и тоа полегнат, компактен и исправен. Кај анализираните генотипови везени пиперки на сите три локации доминира компактен хабитус (61,4 % во Глуво, 62,4 % во Стајковци и 58,7 % во Радовиш). Најмалку се застапени генотиповите со полегнат хабитус, за кој фреквенциите се движат во рамките од 12,7 % во Глуво до 20,1 % во Радовиш. Генотиповите со исправен хабитус учествуваат со 21,2 % до 25,9 % во колекцијата и се најзастапени во Глуво (Графикон 36).

Ваквата дистрибуција укажува на умерена варијабилност во зависност од условите на одгледување, што е очекувана и типична за локалните сорти. Најголема застапеност на компактен хабитус (58,49 %) потврдиле и Datta и сор. (2013), по кој следи полегнатиот хабитус (35,85 %). Nankar & Todorova (2020), во балканската колекција од 180 примероци пиперка, која вклучува и 16 македонски генотипови, утврдиле доминантно присуство на исправен хабитус (62,8 %) во однос на компактниот и полегнатиот, што се совпаѓа со резултатите од истражувањето на Sahin et al. (2022).

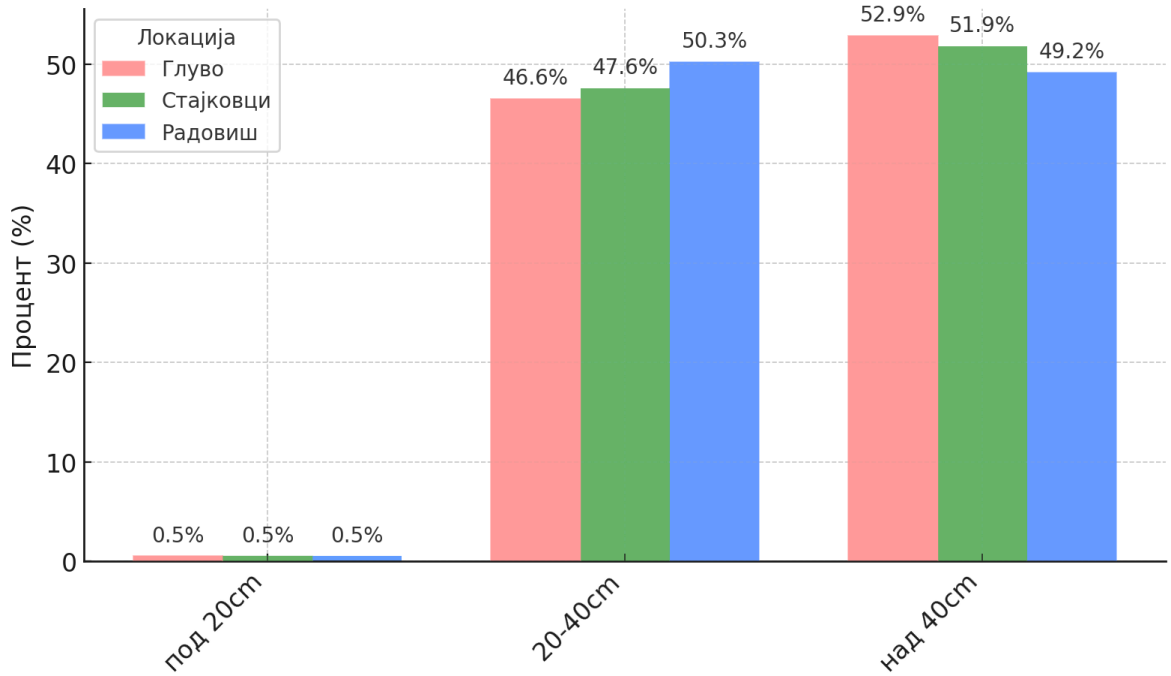


Графикон 36. Дистрибуција на фреквенции на хабитусот на растенијата

Според ширината на растенијата, примероците се распоредени главно во две категории: 20 - 40 cm и над 40 cm, додека во третата категорија (под 20 cm) припаѓаат само 0,5 % од примероците на сите три локации (Графикон 37). Најголема фреквенција на примероци со ширина над 40 cm е забележана во Глуво (52,9 %), а во Стајковци и Радовиш (51,9 % и 49,2 %, соодветно) ширината на растенијата е помала . Во Глуво, 46,6

% од генотиповите достигнале ширина од 20 cm до 40 cm, додека во Радовиш во оваа категорија припаднале 50,3 % од генотиповите, што упатува на релативна стабилност на својството.

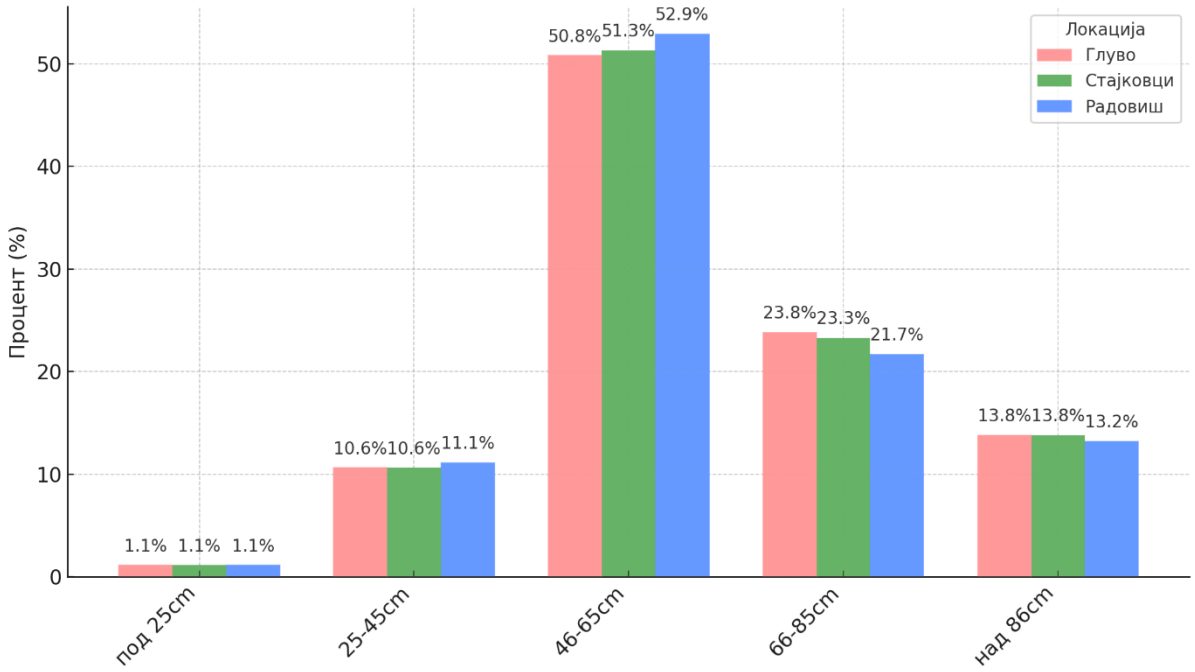
При карактеризација на различни германплазми од пиперка исто така е утврдено дека доминира категоријата на ширина на растението над 20 cm. Во испитувањата на Deshmukh et al. (2023), ширината се движела во интервал од 48 cm до 68 cm, кај Jayanth et al. (2024) од 34,7 cm до 56,1 cm, а слични резултати добиле и Zakir et al. (2024). Големо влијание врз варијабилноста на ова својство има видовата припадност на примероците од специфичните колекции, генетскитот фактор и условите на одгледување. Така, во колекцијата од *C. frutescens*, анализирана во истражувањето на Lima et al. (2017), ширината на растенијата варирала од 90 cm до 199 cm. Ова својство се покажало како важен дискриминирачки фактор, со значаен удел во генетска разновидност.



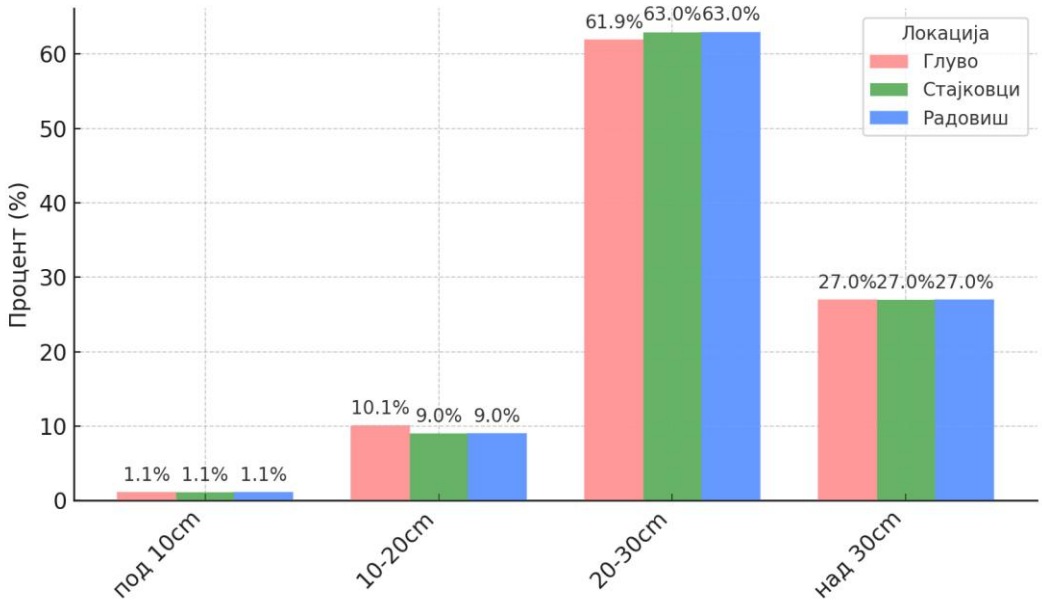
Графикон 37. Дистрибуција на фреквенции на ширината на растенијата

На Графикон 38 е прикажана дистрибуцијата на фреквенциите на висината на растенијата, распределена во 5 категории. Според ова својство, најголем дел од анализираната германплазма припаѓа во третата категорија (46 cm до 65 cm), кај кои висината се движи во рамките од 50,8 % до 52,9 % на трите локации. Со значајно пониска застапеност (21,7 % до 23,8 %) се примероците од четвртата категорија (66 cm до 85 cm). Околу 13 % од генотиповите се многу високи и се класифицирани во петтата категорија (над 86 cm). Во втората категорија (25 cm до 45 cm) припаднаа 10,6 % до 11,1 % од генотиповите, а само 1,1 % се пониски од 25 cm. Врз основа на ваквата дистрибуција, може да се заклучи дека анализираната колекција од везена пиперка главно ја сочинуваат генотипови со средно високи и високи растенија, додека помалку застапени се многу високите, ниските и многу ниските генотипови. Варијабилноста на висината на растенијата укажува на значајна генетска разновидност на анализираната германплазма. Добиените резултати соодветствуваат со резултатите на Kumari et al. (2017), во чие истражување висината на растенија варира од 33,37 cm до 66,50 cm, додека во

истражувањето на Shrestha (2023) висината на растенијата се движела во помал опсег, од 57 cm до 89,6 cm. Pawar et al. (2022) констатираат највисока вредност за висината на растенијата од 107,57 cm, што ја потврдува големата варијабилност во однос на ова својство кај родот *Capsicum*.



Графикон 38. Дистрибуција на фреквенции на висината на растенијата



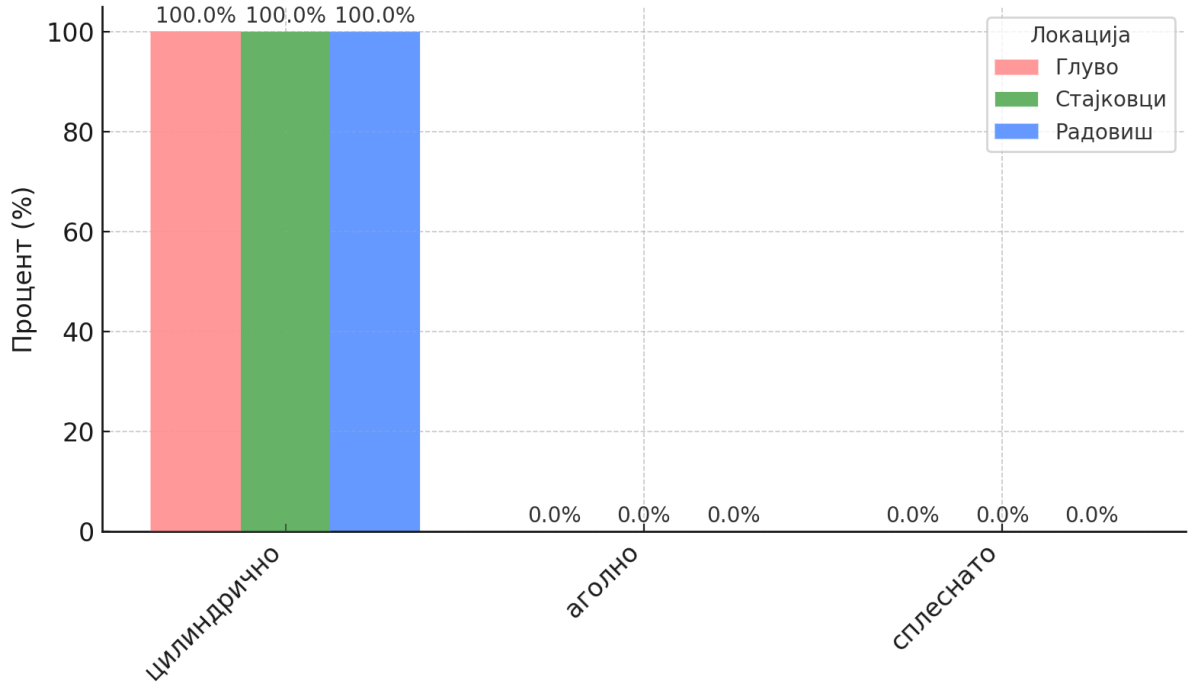
Графикон 39. Дистрибуција на фреквенции на висината на растенијата до првото разгранување

Резултатите за висината на растенијата до првото разгранување се претставени на Графикон 39. Најголем дел од примероците почнуваат да се разгрануваат во интервалот

од 20 cm до 30 cm, и тоа 63 % од генотиповите во Стајковци и Радовиш и 61,9 % во Глуво. На сите три локации по 27 % од примероците се разгрануваат на висина поголема од 30 cm. Генотиповите со мала висина до првото разгранување се ретко застапени во колекцијата, што соодветствува со дистрибуцијата на висината на самите растенија. Имено, во категоријата од 10 cm до 20 cm припаднаа 9 % до 10,1 %, а на помалку од 10 cm се разгрануваат само 1,1 % од генотиповите. Разликите за ова својство помеѓу трите локации се минимални, што укажува на стабилна архитектура на растенијата, која оди во прилог на механизирано производство и берба. Висината на растенијата до првото разгранување се движела околу 30 cm и во колекциите кои ги анализирале Quartey et al. (2014) и De la Cruz-Ricardez et al. (2023). Значајно пониска вредност за ова својство (8,54 cm) е констатирана во колекцијата од декоративни видови *Capsicum*, анализирана од Pessoa et al. (2018).

5.4.2. Варијабилност на квалитативните својства на стеблото

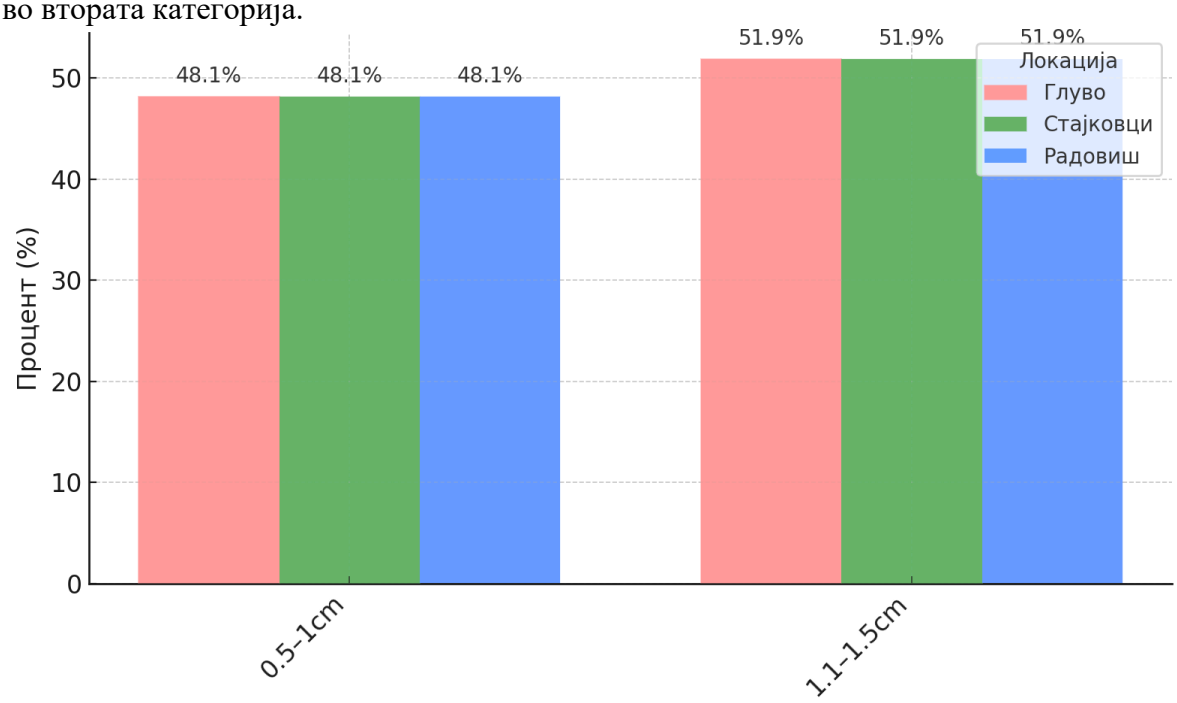
Кај сите примероци од колекцијата е констатирана цилиндрична форма на стебло (Графикон 40), исто како и кај Joshi et al. (2022). Спротивно, Drvoshanova et al. (2023) и Gurung et al. (2020) забележуваат растенија со цилиндрично и аглесто стебло, додека во истражувањето на Sonaniya & Singh (2022) се застапени сите три категории на форма на стебло.



Графикон 40. Дистрибуција на фреквенции на формата на стеблото

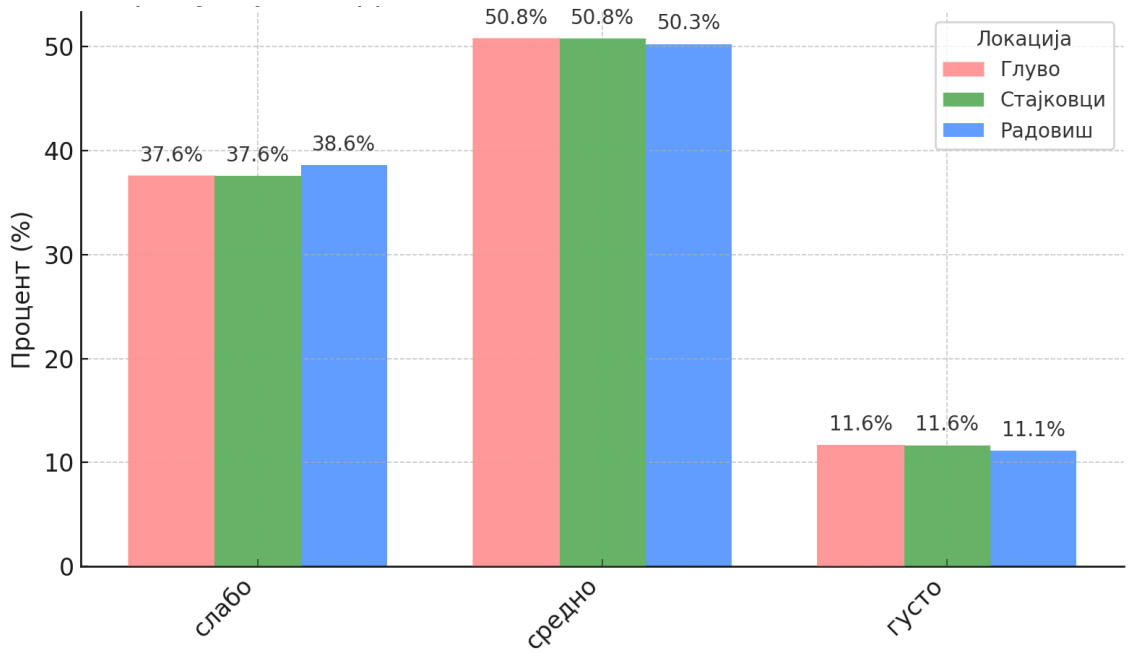
Вредностите за дијаметарот на стеблото (Графикон 41) се речиси еднакво распределени во двете категории на групирање, а помеѓу локациите не се утврдени разлики во дистрибуцијата на ова својство. При тоа, 48,1 % од генотиповите имаат дијаметар на стебло којшто се движи во рамките од 0,5 cm до 1 cm, додека останатите 51,9 % припаѓаат во групата со вредности од 1,1 cm до 1,5 cm. Во резултатите на Gurung et al. (2020) се забележува поголема варијабилност за ова својство, односно дијаметарот на стеблото варирал од 0,7 cm до 2,2 cm. Спротивно, сите примероци кои ги анализирале

Cabaleta & Pérez (2017) според дијаметарот на стеблото (1,2 cm до 1,6 cm) припаднале во втората категорија.



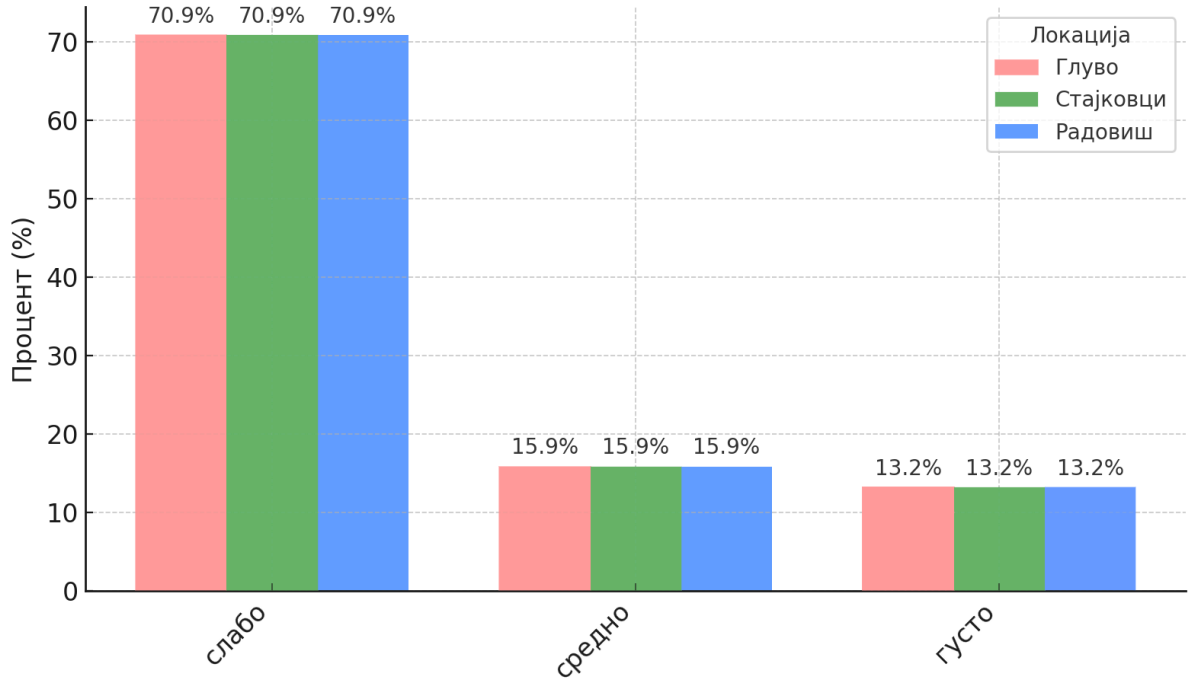
Графикон 41. Дистрибуција на фреквенции на дијаметарот на стеблото

Според степенот на разгранување на стеблото, се разликуваат три категории (слабо, средно и густо) (International Board for Plant Genetic Resources. et al., 1995). На сите три локации превладува средно разгранување (50,3 % до 50,8 %), потоа следува групата со слабо разгранување во која припаѓаат 37,6 % до 38,6 % од генотиповите, а најмалку (11,1 % - 11,6 %) се застапени примероците со густо разгранување (Графикон 42).



Графикон 42. Дистрибуција на фреквенции на разгранувањето на стеблото

Во однос на густината на братење, не се детектирани никакви разлики помеѓу локациите. Слабата густина на братење доминира на сите три локации (70,9 %), со средна густина се оценети 15,9 % од генотиповите, а силно братење имаат само 13,2 % (Графикон 43). Овие две својства ги анализирале и Islam et al. (2011), Misra et al. (2011), Parvin et al. (2024) и Khokhar et al. (2025), при што добиле различни резултати и потврдиле присуство на голем диверзитет во колекциите.



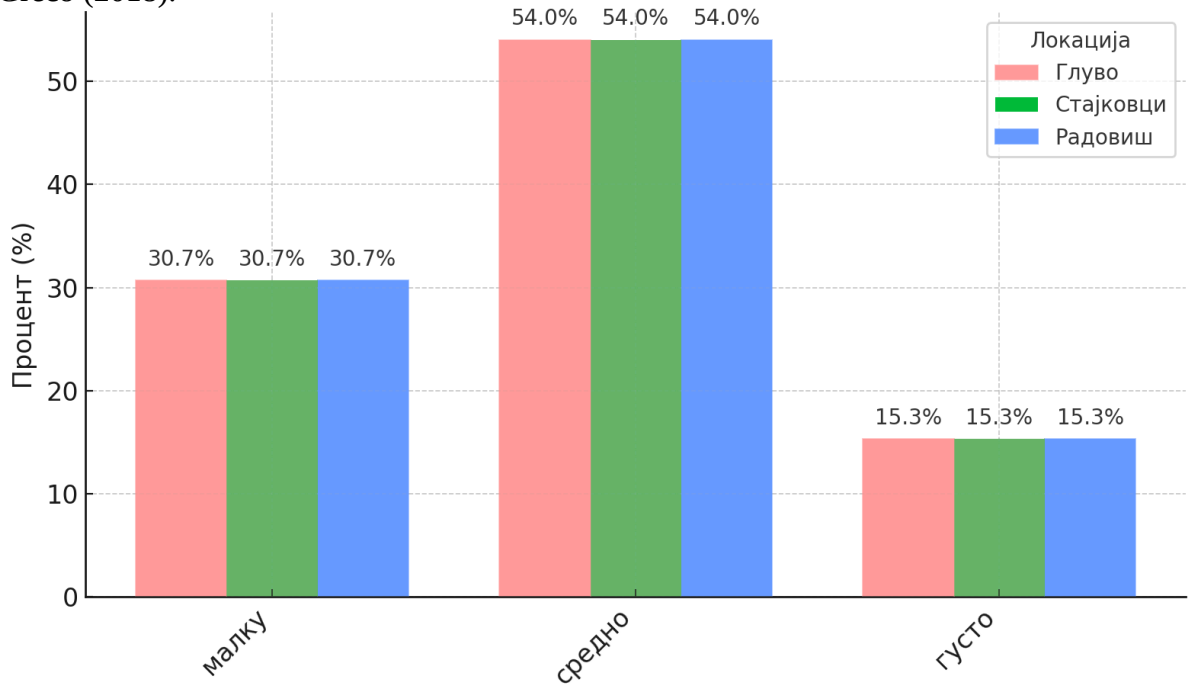
Графикон 43. Дистрибуција на фреквенции на густината на братење

Повеќе од половина од примероците имаат средна густа влакнавост на стеблото (54 %), 30,7 % од генотиповите се карактеризираат со мала густина на влакненцата, додека само 15,3 % се одликуваат со густи влакненца на стеблото (Графикон 44). Ова својство го испитувале Tripodi & Greco (2018) и утврдиле значајна варијабилност меѓу испитуваните видови, од целосно мазно и безвлакнесто стебло, до средно и многу влакнесто. Зависно од дивергентноста на материјалот во анализираните колекции, кај други автори се добиени поразлични резултати. Gurung et al. (2020) констатирале ретка влакнавост кај 74,1 % од примероците, додека останатите 25,9 % биле средно влакнави. Спротивно на ова, во колекцијата на Saleh et al. (2016) е утврдена целосна мономорфност во однос на ова својство, односно сите генотипови биле со слаба влакнавост на стеблото.

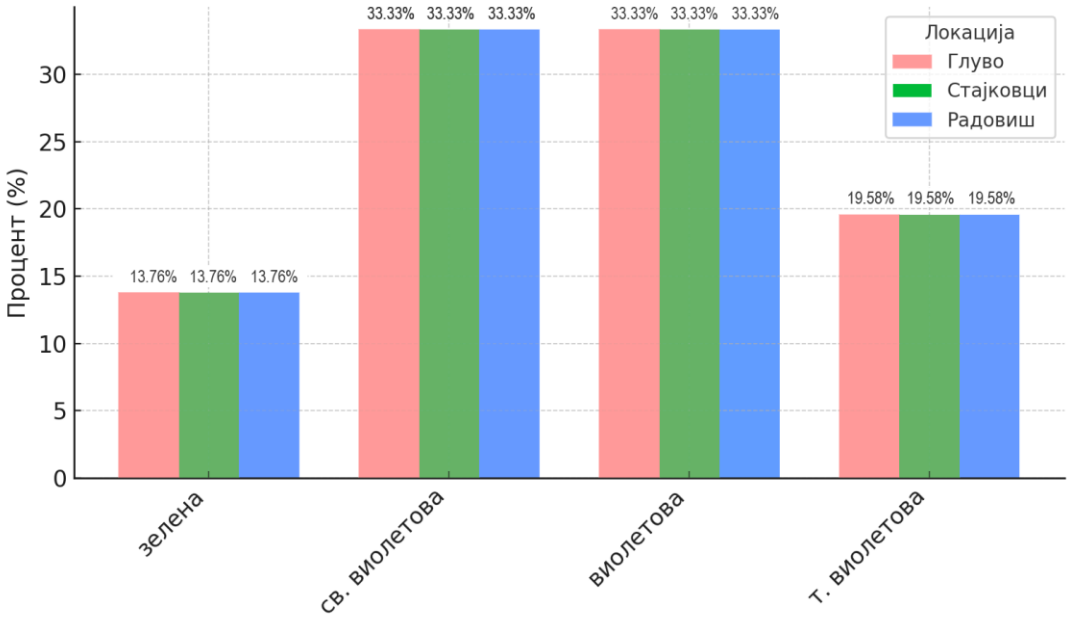
Антоцијани на нодиите не се забележени кај 13,8 % од генотиповите. Присуството на оваа карактеристика е оценето преку три степени на интензитет на антоцијаните, односно интензитет на виолетова боја (светловиолетова, виолетова и темновиолетова). Кај повеќе од 67 % од генотиповите е утврдено присуство на светловиолетова и виолетова боја на нодии (по 33,9 % за двете категории), додека темновиолетов пигмент е регистриран само кај 19,6 % од испитуваните примероци (Графикон 45).

Процентуалната застапеност по категории соодветствува со резултатите на Gurung et al. (2020), каде само 11,1 % од примероците немале антоцијани, светловиолетова боја на нодиите имале 44,4 % од генотиповите, додека темновиолетов пигмент на нодиите имале

29,6 % од примероците. Значаен диверзитет за ова својство е потврден и од Tripodi & Greco (2018).



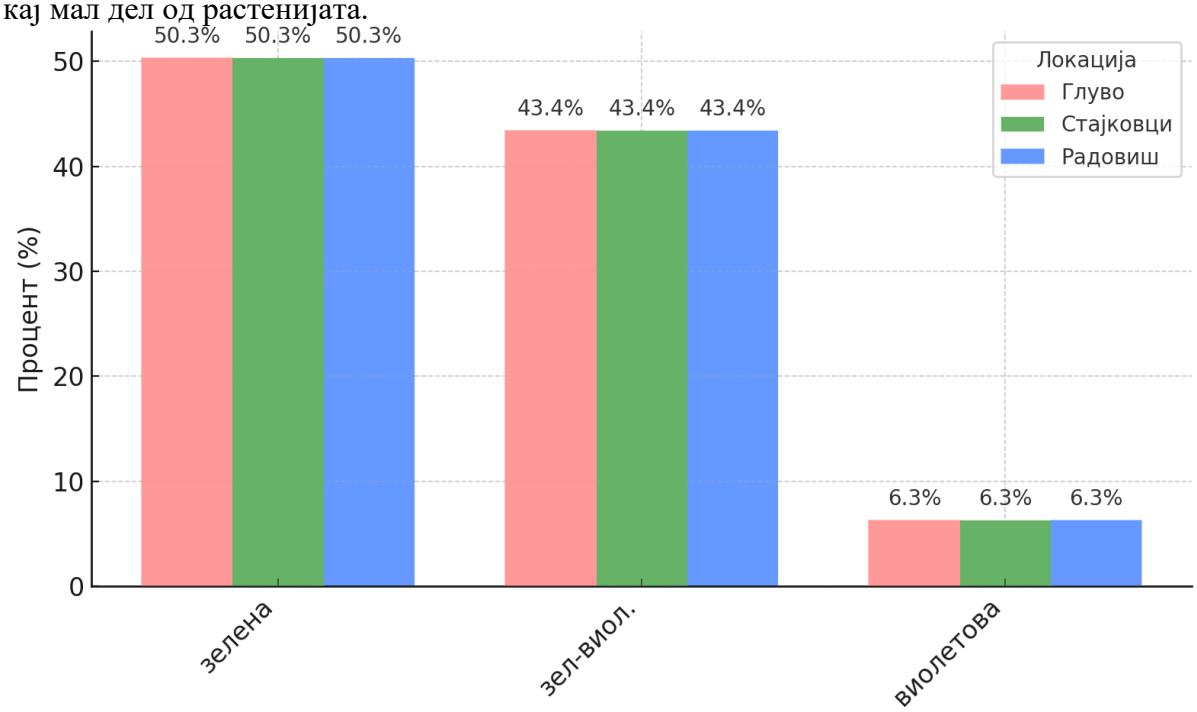
Графикон 44. Дистрибуција на фреквенции на влакнавост на стеблото



Графикон 45. Дистрибуција на фреквенции на антоцијани на нодиите

Кај анализираните генотипови везена пиперка најзастапени се зелената и зелено-виолетовата боја на стебло (50,3 % и 43,4 %, соодветно), додека целосно виолетово обојување на стеблото е редок фенотип, регистриран само кај 6,3 % од генотиповите (Графикон 46). Забележените варијации се конзистентни со фактот дека кај родот *Capsicum* стеблото најчесто е зелено, а виолетовата нијанса е последица на антоцијанска пигментација, чија акумулација е генетски контролирана и стимулирана при изложеност на абиотски стресови (Wang et al., 2023b). Доминантно присуство на зелена боја на стеблото утврдиле и Waongo et al. (2021) и Ratna et al. (2024). Следни по застапеност се

генотиповите со зелено стебло и виолетови линии, додека сите други нијанси се јавуваат кај мал дел од растенијата.

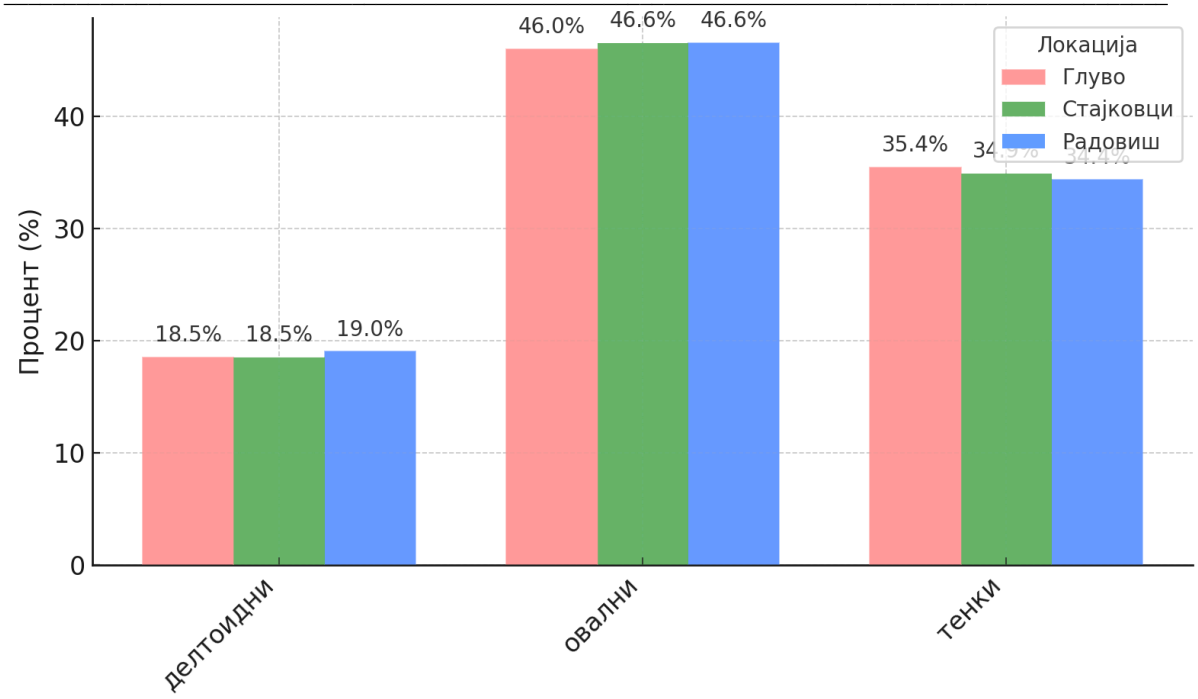


Графикон 46. Дистрибуција на фреквенции на боја на стеблото

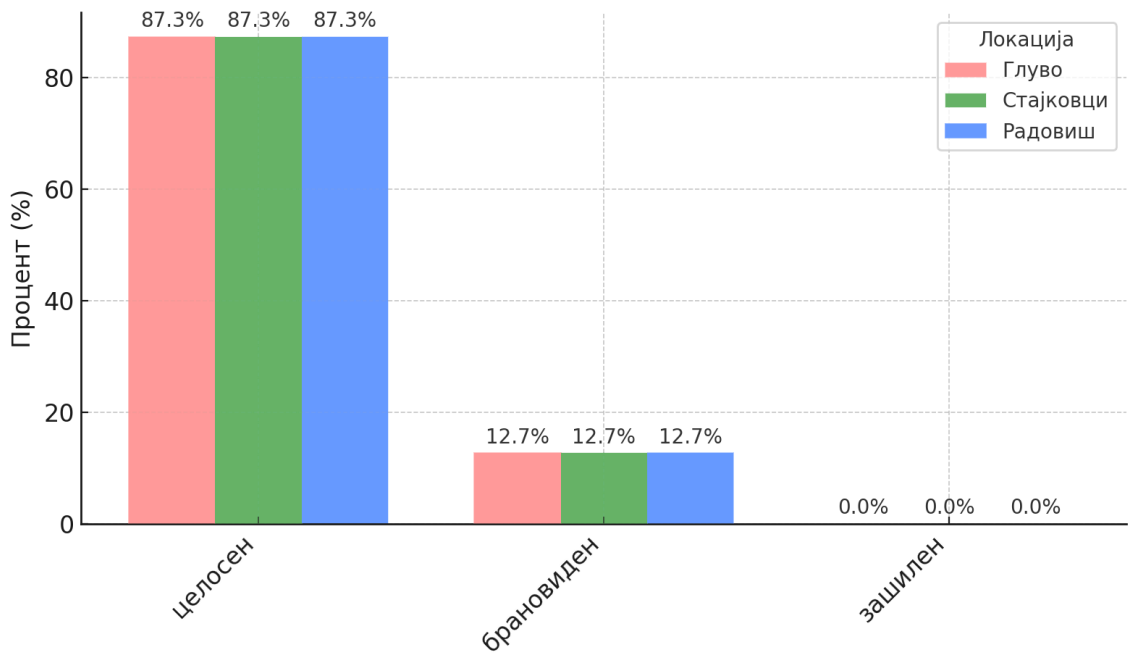
5.4.3. Варијабилност на квалитативните својства на листовите

Според утврдената форма на листовите, во колекцијата се среќаваат три категории, меѓу кои најбројна е онаа со овални листови, во која припаѓаат околу 46 % од примероците. Со тенки листови се оценети околу 35 %, а делтоидна форма на листовите имале околу 19 % од генотиповите (Графикон 47). Ratna et al. (2024) утврдиле дека кај 85 % од испитуваните генотипови во нивната колекција листовите биле издолжени, а овални листови биле детектирани кај 15 % од примероците. Ова својство го испитувале и други автори при карактеризација на други колекции и добиле различни резултати (Gurung et al., 2020; Waongo et al., 2021).

Во однос на формата на работ на лиската, во колекцијата од везени пиперки доминираат генотиповите со целосен раб на лиската (87,3 %), а кај останатите 12,7 % се забележани брановидни рабови (Графикон 48). Овие две варијанти на својството (целосен и брановиден раб) се типични за *Capsicum* spp. (Padma et al., 2017; Tripodi & Greco, 2018).

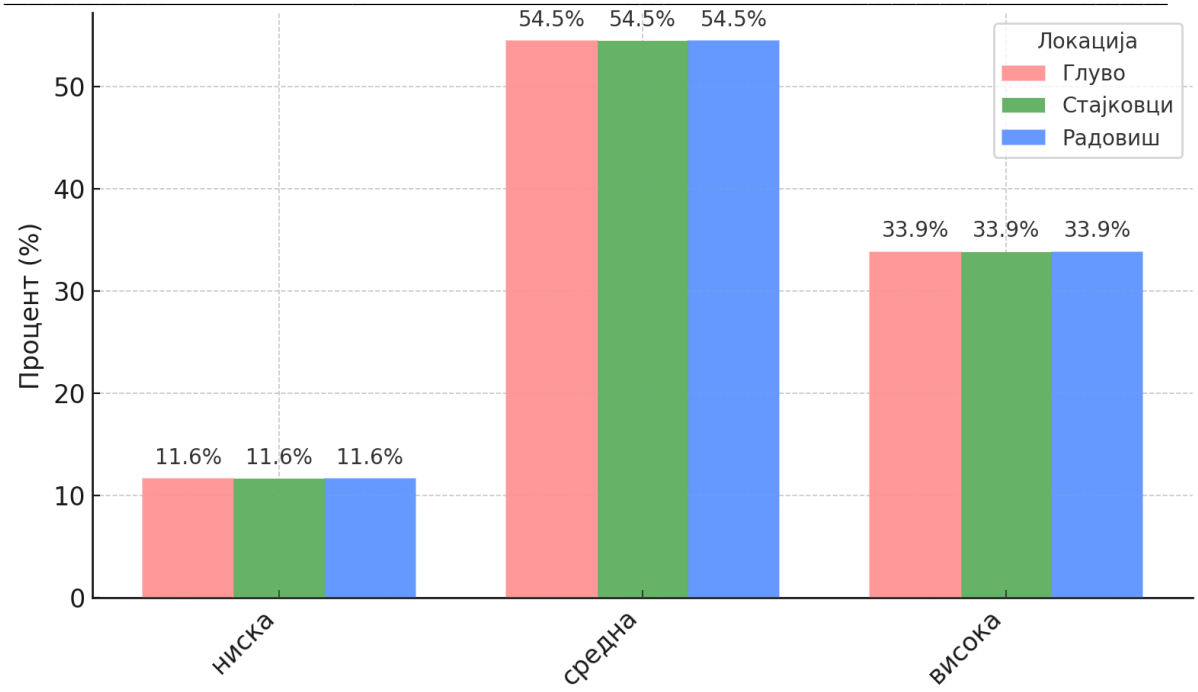


Графикон 47. Дистрибуција на фреквенции на форма на листовите

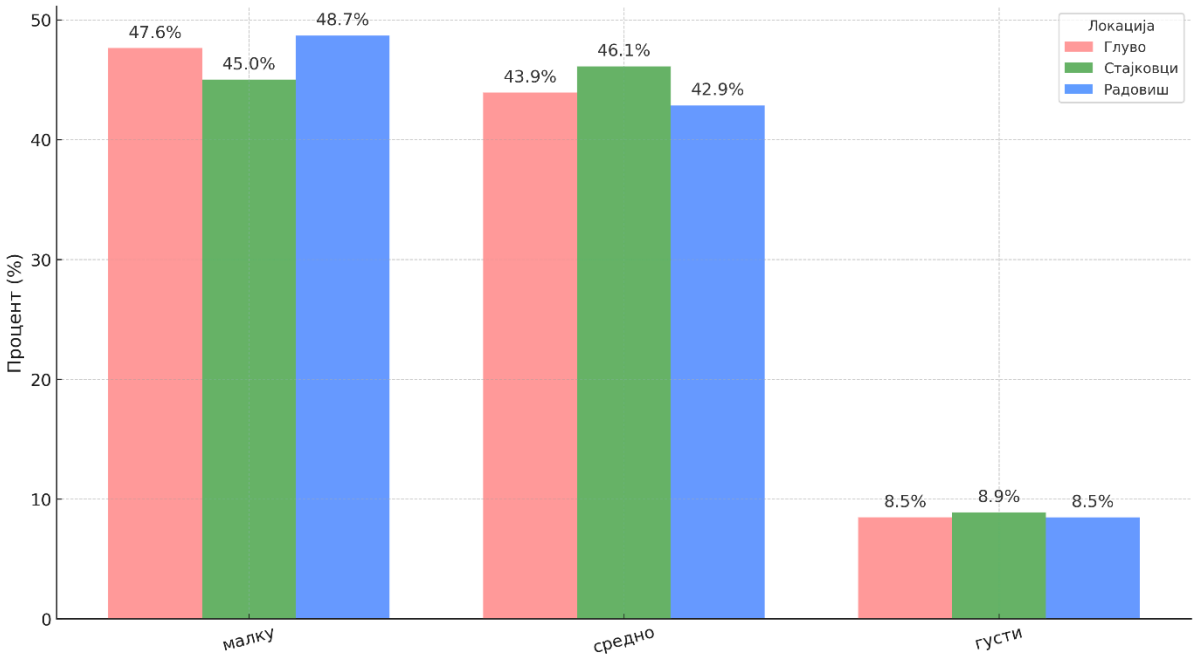


Графикон 48. Дистрибуција на фреквенции на облик на раб на листот

Густината на листовите кај пиперката се оценува како ниска, средна и висока. Според резултатите прикажани на Графикон 49, може да се констатира дека на сите три локации доминираат примероци со средна густина на листови (54,5 %), 33,9 % се генотипови со висока густина на листови, додека најмал е процентот на генотипови со ниска густина (11,6 %). Овој дескриптор го оценувале и Ratna et al. (2024), при што утврдиле дека 72,5 % од испитуваните примероци имале средна, 17,5 % многу висока и само 10 % ниска густина на листови.



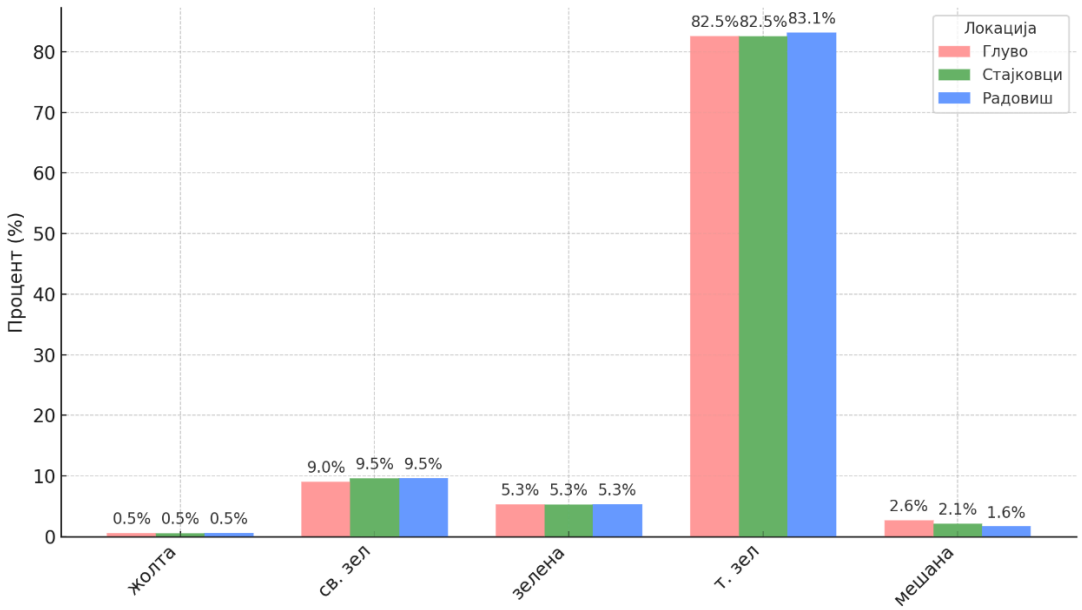
Графикон 49. Дистрибуција на фреквенции на густина на листовите



Графикон 50. Дистрибуција на фреквенции на густина на влакненца на листовите

Влакнавоста на листовите кај најголем дел од германплазмата е слаба (45 % до 48,3 %) до средна (42,9 % до 43,1 %), а најмал процент на генотипови (околу 8 %) покажале густа влакнавост. Разликите за ова својство помеѓу локациите се мали, но може да се констатира дека надворешната средина има влијание врз експресијата на ова својство (Графикон 50). Слична диструбуција на фреквенции добиле и Khan et al. (2020) при анализа на германплазма од 38 генотипови *Capsicum* со потекло од Пакистан, додека кај Ratna et al. (2024) доминирале генотиповите со слаба влакнавост на листот (77,5 %), а останатите имале средна влакнавост. За разлика од нив, Guo et al. (2023) утврдиле дека

72,9 % од селекциските линии немале влакненца, додека кај локалните популации влакнавоста била слабо застапена или отсутна.



Графикон 51. Дистрибуција на фреквенции на боја на листовите

Над 82 % од испитуваните генотипови имале темнозелена боја на лист, а другите нијанси како светлозелена, зелена, мешана (застапеност на повеќе нијанси на зелена боја) и жолтата боја се минимално застапени кај 0,5 % до 9,5 % од генотиповите (Графикон 51). Во анализираната колекција од локални и комерцијални кинески сорти, Guo et al. (2023) констатираат мала варијабилност за ова својство, имајќи предвид дека околу 90 % од генотиповите имале зелена боја на листови.

Квалитативните својства на листовите се дел од дескрипторите за карактеризација на пиперки од голем број колекции и истите се карактеризираат со голема дивергентност (Padma et al., 2017; Tripodi & Greco, 2018; Khan, 2020; Waongo et al., 2021; Ratna et al., 2024).

5.4.4. Варијабилност на квалитативните својства на цветовите

Резултатите од фенотипската карактеризација на цветовите на сите 189 генотипови вклучени во истражувањето не покажаа разлики во однос на нивните квалитативни својства (Табела 6). Кај сите генотипови е утврдена бела боја на королата (венечни ливчиња), без пигментација (дамка на королата). Формата на королата е ѕвончеста, а должината на самата корола е помала од 1,5 cm кај сите анализирани генотипови. Прашниците имаат виолетова боја, а прашниковиот конец има бела боја. Според висината, толчникот е на пониска позиција од прашниците, поради што може да се констатира дека анализираните везени пиперки имаат типична анатомија на цветот која е погодна за самооплодување. Карактеристиките на цветовите се главни дескриптори при одредување на филогенетското потекло и видовата припадност (Bosland & Votava, 2012). Според морфолошките карактеристики на цветовите, сите примероци во оваа колекција припаѓаат на родот *C. annuum*.

Во истражувањето на Paredes Andrade et al. (2020), токму својствата на цветот (боја на корола, боја на прашници и позиција на цвет) покажале највисока дискриминантна вредност и највисок асоцијативен коефициент (коефициент на групирање). И други автори укажуваат на ниска варијабилност на својствата на цветот (Pérez-Martínez et al., 2022; Guo et al., 2023; Edakkalathur et al., 2024), а некои од нив биле користени за соодветна диференцијација на различни видови *Capsicum*.

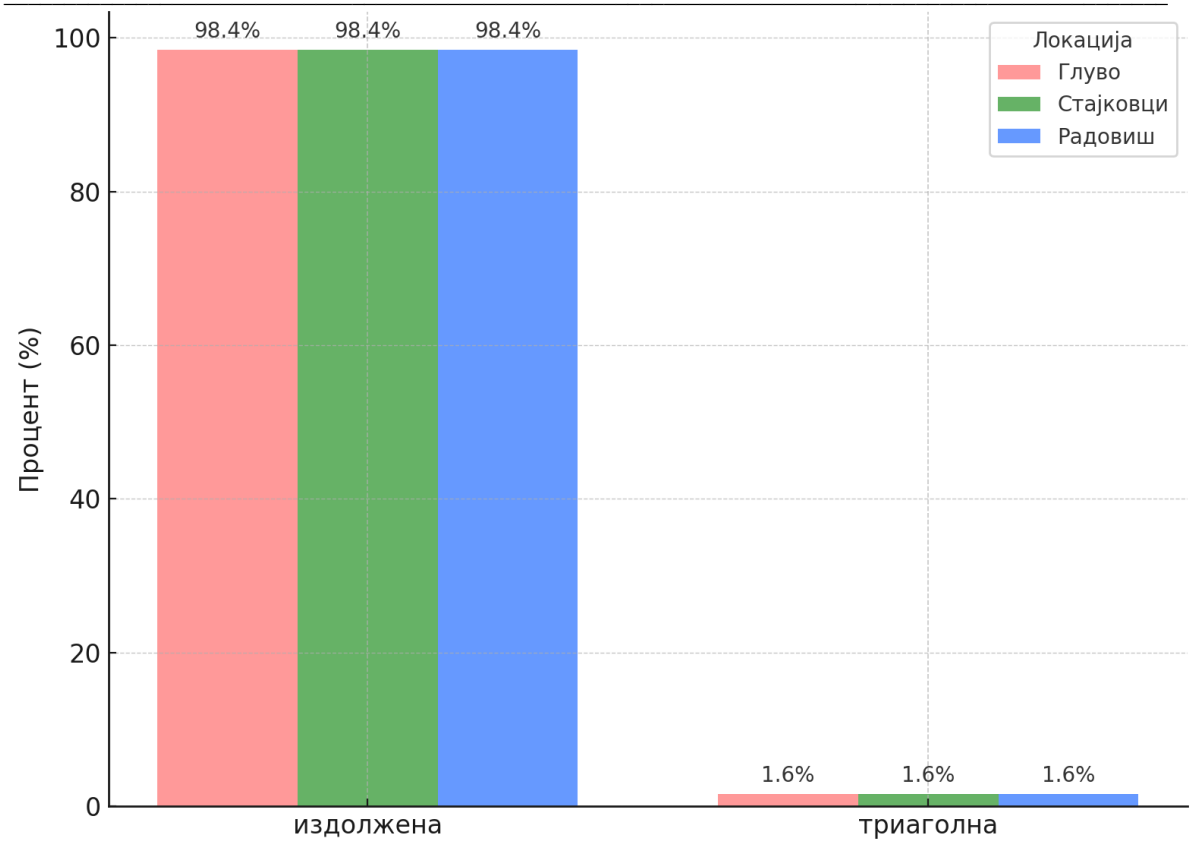
Табела 6. Квалитативни својства на цветовите од анализираната гермплазма

боја на корола	бела
боја на дамка на корола	бела
форма на корола	ѕвончеста
должина на корола	<1,5
боја на прашник	виолетова
боја на филамент	бела

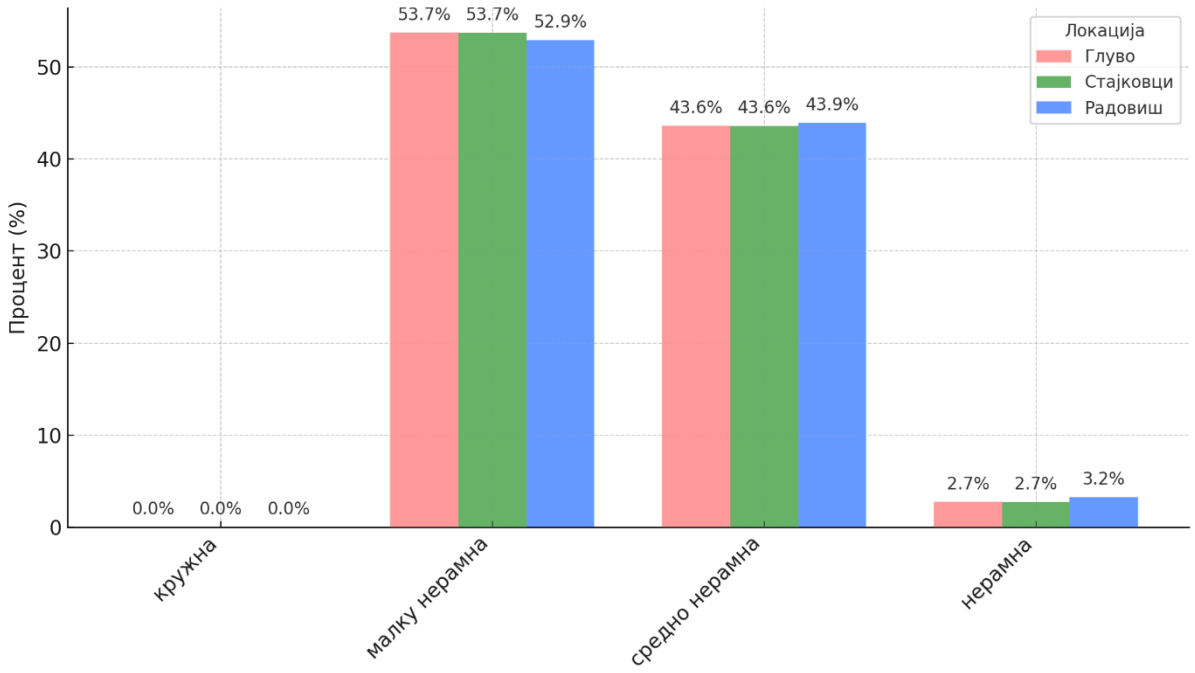
5.4.5. Варијабилност на квалитативните својства на плодовите

Анализираната колекција од везени пиперки е изразено хомогена во однос на формата на плодот. Издолжена форма на плод е застапена кај 98,4 % од генотиповите и истата е хомогено дистрибуирана на трите локации. Само 1,6 % од примероците имаат триаголна форма на плод (Графикон 52). Ваквите резултати се во согласност со констатацијата дека во балканските земји најмногу се одгледуваат морфотипови кои имаат издолжени и конусни плодови со шилест врв (Bosland & Votava, 2012). Во истражувањето на Baba et al. (2016), издолжена форма на плод е детектирана кај 59 % од анализираните примероци. Khokhar et al. (2022), анализирале 105 генотипови пиперка, при што утврдиле дека доминирале триаголни (конусни) морфотипови (59 %), веднаш по нив биле издолжените плодови (24 %), а плодовите со ѕвончеста (7 %) и кружна (10 %) форма биле најмалку застапени во колекцијата.

Во согласност со официјално прифатените дескриптори, формата на пресекот на плодовите може да биде кружна, малку нерамна, средно нерамна и нерамна (International Board for Plant Genetic Resources. et al., 1995). Во нашата колекција очигледно е отсуството на кружен пресек кај плодовите. Повеќе од половина од генотиповите се карактеризираат со малку нерамна форма на пресекот, додека 43 % од примероците имаат средно нерамна форма на пресекот на плодот. Минимално се застапени генотипови со нерамен пресек на плодот (Графикон 53).



Графикон 52. Дистрибуција на фреквенции на формата на плодовите

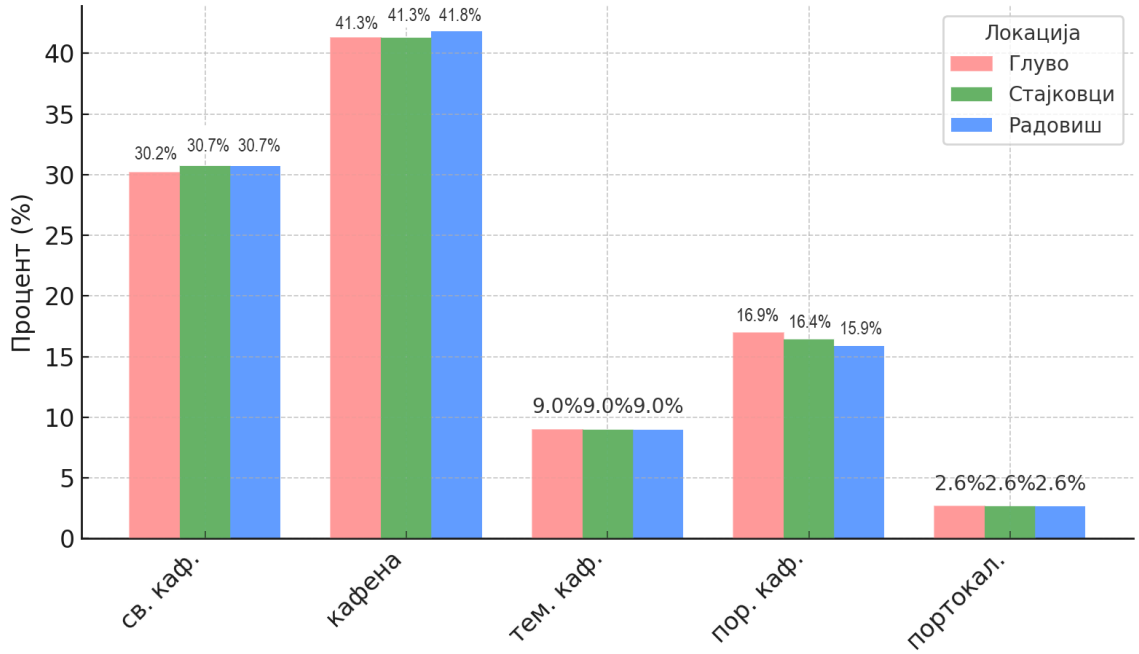


Графикон 53. Дистрибуција на фреквенции на формата на пресекот на плодот

Преодната боја на плодот на пиперката е една од клучните квалитативни карактеристики за утврдување на разновидноста. На Графикон 54 може да се забележи силна конзистентност на процентуалните удели за секоја варијанта на преодната боја на плодот меѓу трите локации (разлики помали од 1 %). Ова укажува на стабилна генетска

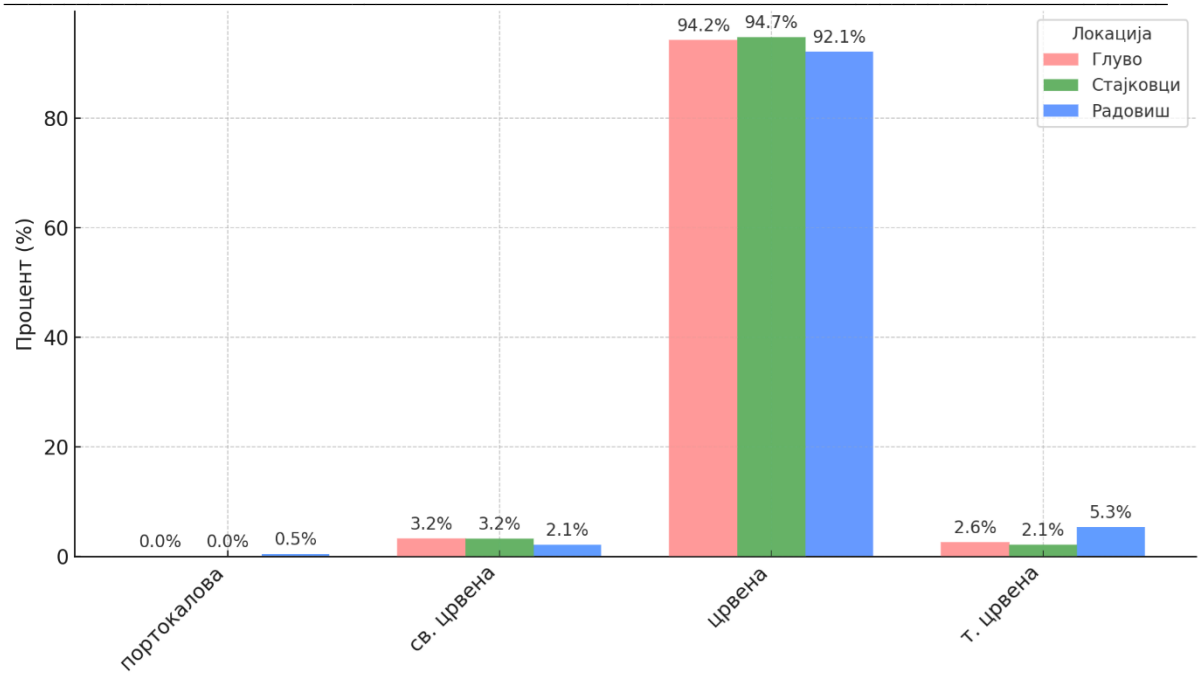
контрола на ова својство и минимално влијание на локацијата (надворешната средина) како фактор врз неговата експресија. Доминантно е присуството на кафена (над 41 %) и светло кафена (над 30 %) преодна боја кај плодовите. Иако во многу помал процент, во колекцијата се детерминирани и генотипови со портокалово-кафена, темнокафена и портокалова нијанса.

Според Wang et al. (2023), нецелосната деградација на хлоропластите доведува до суперпозиција на зелени и црвени пигменти, што генерира кафена боја кај плодовите. Генетската основа на оваа појава се поврзува со делеција кај генот *Ccs* што предизвикува намалување на црвените каротеноиди и дозволува зелените и жолто-портокаловите пигменти да создадат кафена боја (Omori & Sasanuma, 2022).



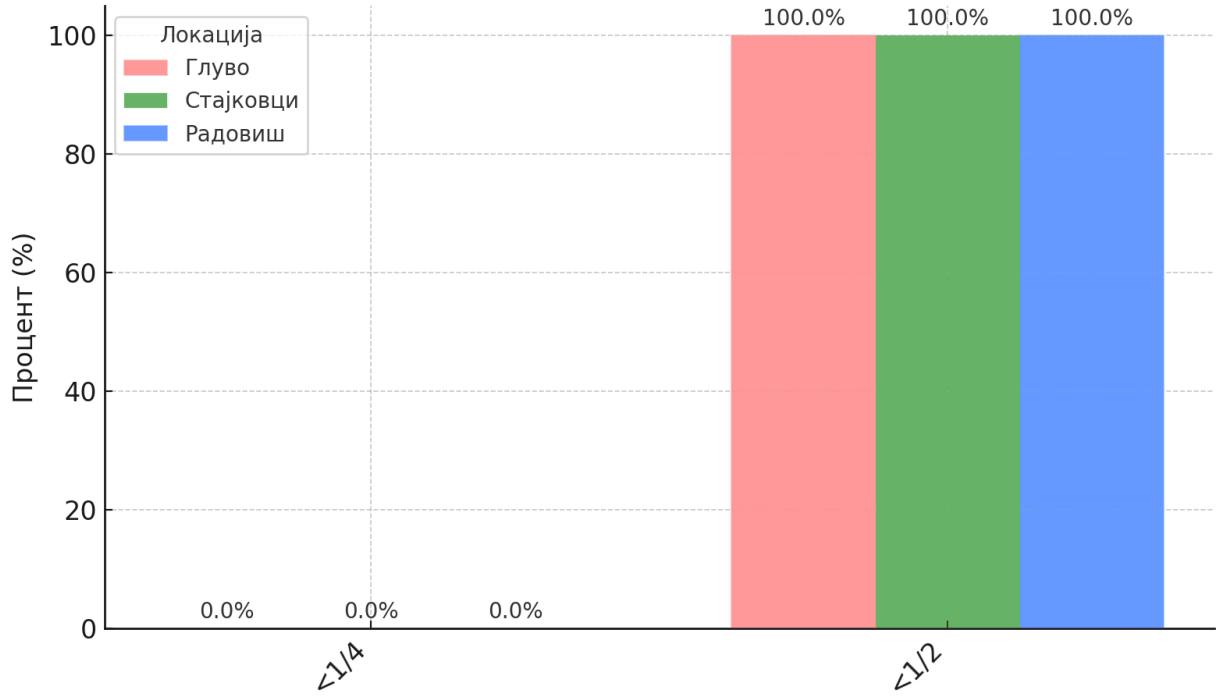
Графикон 54. Дистрибуција на фреквенции на преодната боја на плодовите

Од друга страна, во физиолошка зрелост, 92,1 % до 94,7 % од генотиповите имаат црвена боја на плодовите, во зависност од локацијата на која се одгледувани. Само околу 2 % до околу 5 % од генотиповите имаат светлоцрвена и темноцрвена боја. Забележана е изолирана појава на портокалова боја на плод на само една локација (Радовиш), што веројатно е резултат на влијанието на специфични надворешни услови (Графикон 55).



Графикон 55. Дистрибуција на фреквенции на бојата на плодот во физиолошка зрелост

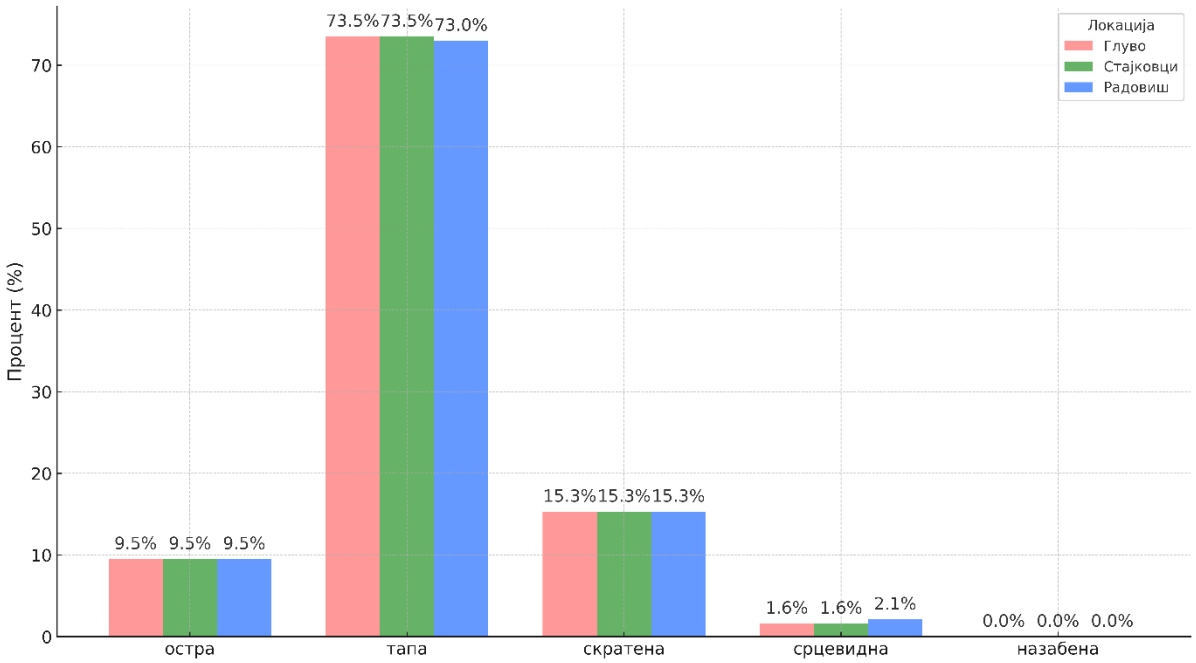
На Графикон 56 јасно е прикажано дека сите анализирани плодови на трите локации имаат плацента која покрива повеќе од половината (>½) од должината на плодот, што укажува на тоа дека локалните популации биле изразено хомогени за ова својство. Овој наод е во согласност со истражувања кои нотираат дека *C. annuum* и *C. frutescens* главно имаат обемно плацентално ткиво (Edakkalathur et al., 2024).



Графикон 56. Дистрибуција на фреквенции на должината на плацентата

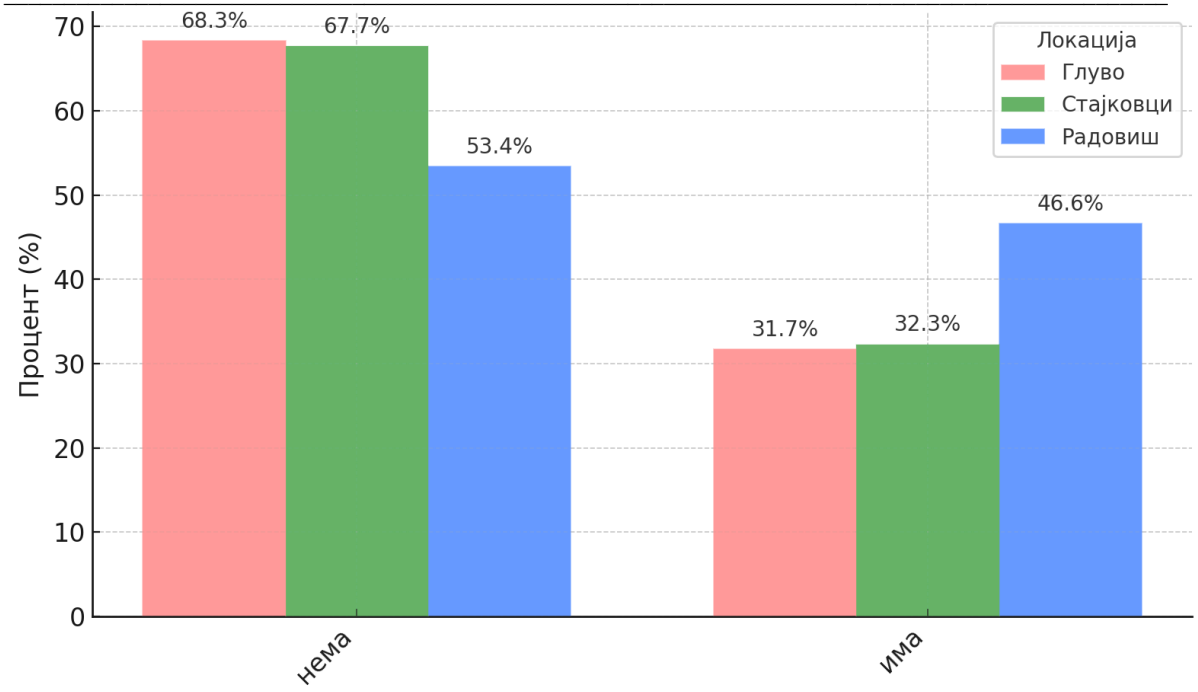
Формата на дршката, односно формата на делот од дршката со кој истата е прицврстена за плодот, е дистрибуирана во неколку категории. Оваа анатомска карактеристика е

особено важна за сортите наменети за сушење, каде припаѓаат и везените пиперки, бидејќи нижењето на плодовите се врши на конец кој се провлекува директно низ плодната дршка. На Графикон 57 е прикажана дистрибуцијата на фреквенции за ова својство, при што се забележува дека тапата форма доминира на сите три локации (од 73,5 % до 73,9 %). Ваквата висока морфолошка конзистентност помеѓу популациите укажува на доминантен генетски фактор кој влијае врз експресијата на ова својство, како и на долгогодишна примена на селекциски практики кои ги фаворизираат ваквите морфотипови. Назабена форма воопшто не е детектирана. Срцевидната форма е многу малку застапена (1,6 - 2,1 %). Останатите две форми (остра и скратена/вдлабната) се констатирани кај 9,5 %, односно 15,3 - 15,5 % од популациите, соодветно.

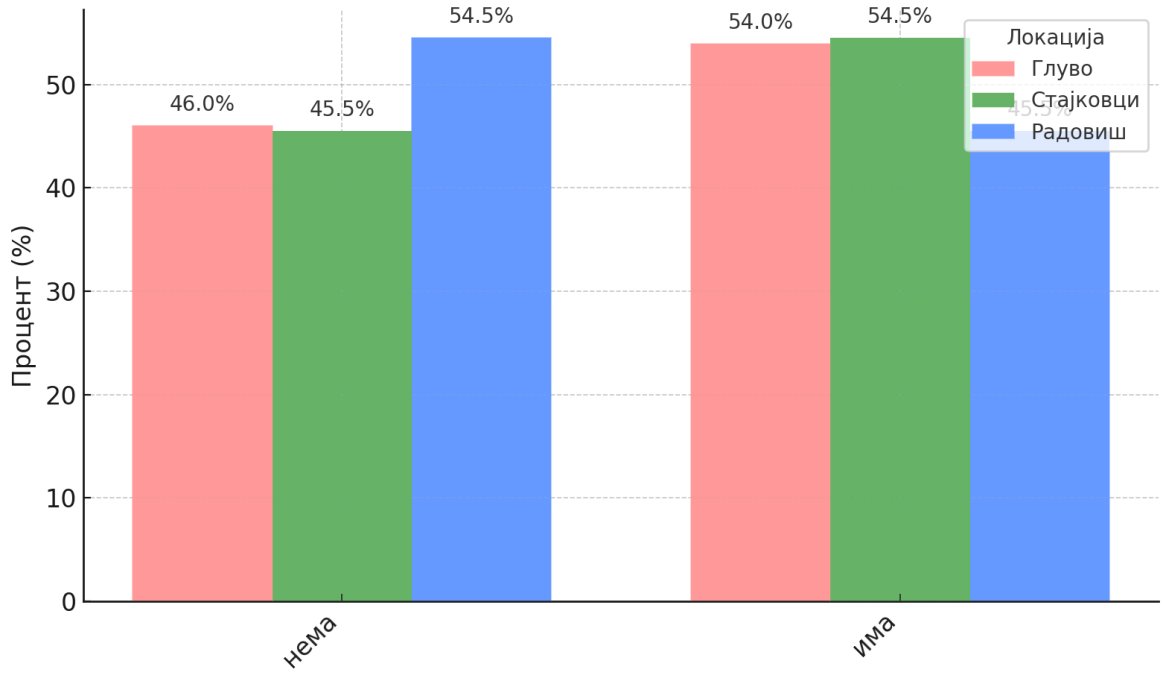


Графикон 57. Дистрибуција на фреквенции на формата на дршката на плодот

Во анализираниот генофонд од везена пиперка доминираат примероци без врат на основата на плодот. Во Глуво и Стајковци нивната фреквенција е речиси идентична (приближно 68 %). Во Радовиш истата е пониска (53,4 %), но на оваа локација повеќе се застапени примероци со врат на основата (46,6 %), во споредба со другите две локации (Графикон 58). Ова сугерира дека иако својството е генерално стабилно, може да варира зависно од условите на надворешната средина во која се одгледуваат генотиповите. Ова својство е анализирано од Joshi et al. (2021), во чие истражување ниту еден од анализираните примероци немал врат на основата на плодот. Во анализата спроведена од Gurung et al. (2020), кај 19 примероци е детектирано отсуство, а кај 8 примероци е забележано присуство на врат на основата.



Графикон 58. Дистрибуција на фреквенции на вратот на основата на плодовите

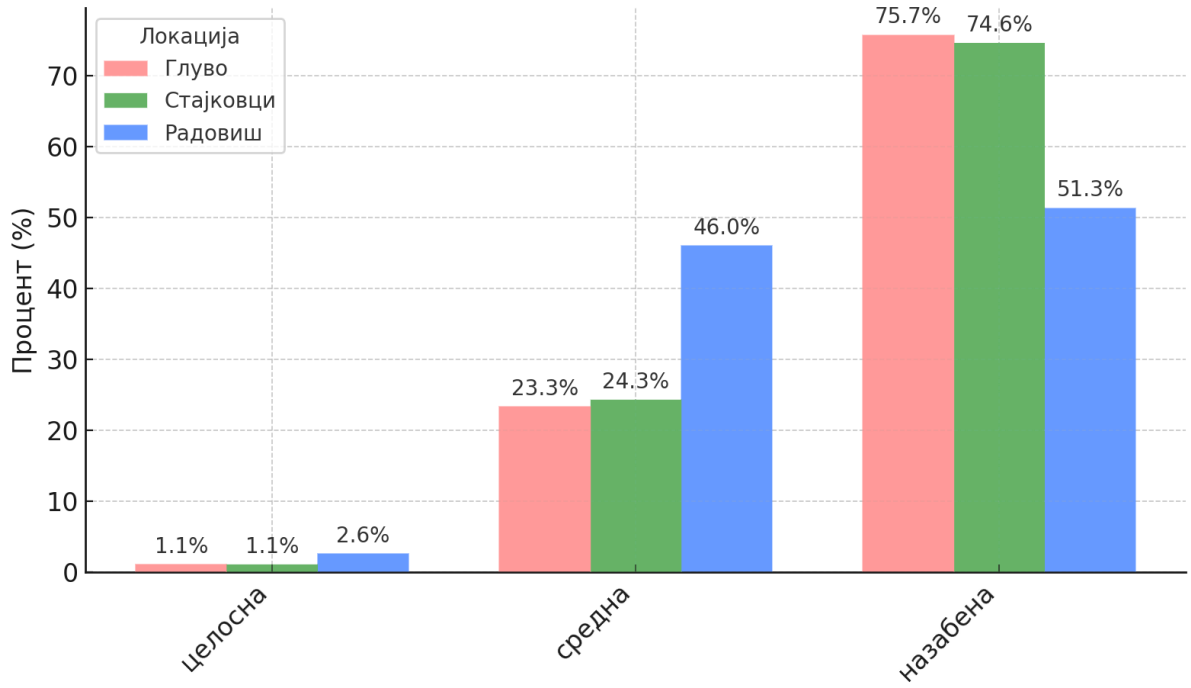


Графикон 59. Дистрибуција на фреквенции на констрикцијата на каликсот

Според резултатите прикажани на Графикон 59, може да се заклучи дека речиси половина од испитуваните примероци (54,0 % до 54,5 %) имаат констрикција на каликсот (чашката), додека другата половина (45,5 % до 46,0 %) нема ваква особина. Во однос на ова својство се забележани мали варијации меѓу локациите Глуво и Стајковци, додека експресијата на својството во Радовиш е различна во однос на другите две локации. Ова укажува на генетска и морфолошка хетерогеност, но и на потенцијално стабилна сегрегација на својството кај локалните сорти везена пиперка. Дисперзијата на оваа карактеристика може да има таксономска и селекциска вредност, имајќи предвид дека констрикцијата на каликсот е карактеристична за припадници на видот *C. chinense*,

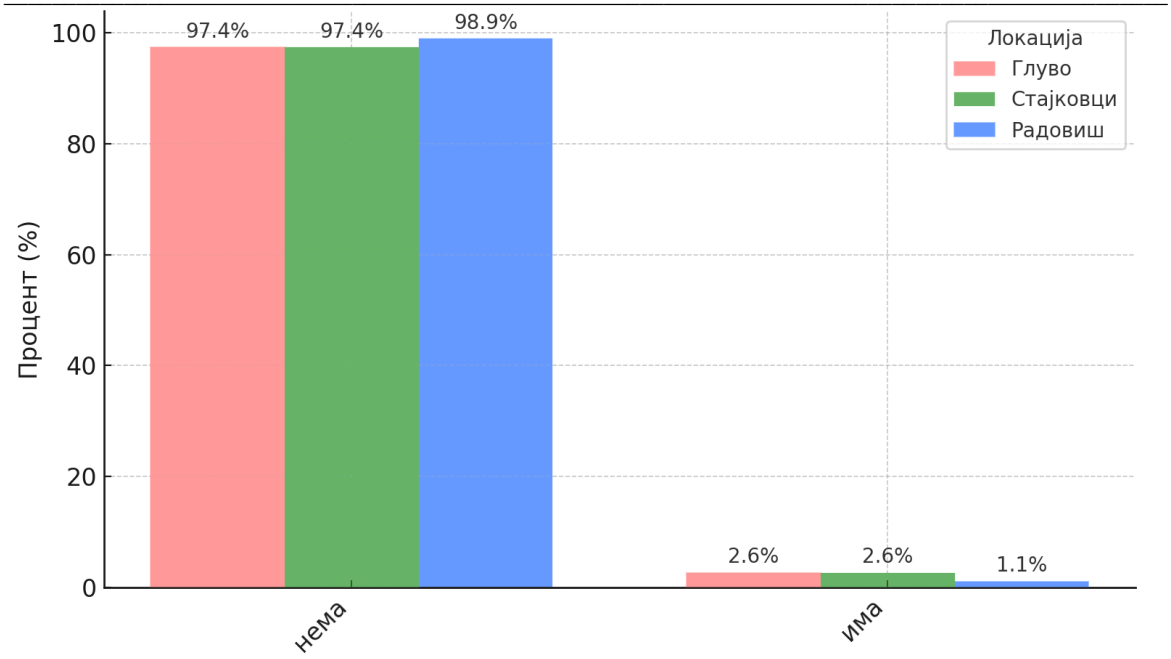
за разлика од другите видови кај кои ова својство не се манифестира (Pickersgill, 1980). Joshi et al. (2021) фенотипски карактеризирале 15 генотипови од *Capsicum* sp., при што кај ниту еден примерок не е утврдена констрикција на каликсот, исто како и во гермплазмата анализирана од Gurung et al. (2020). Фактот дека оваа карактеристика е присутна во анализираната колекција од везени пиперки, која морфолошки, особено според својствата на цветот, е типична за видот *C. annuum*, претставува силен показател за можна меѓувидова хибридизација во минатото или интрогресија на гени од друг вид.

На Графикон 60 се забележува дека на сите три локации доминира назабена маргина на каликсот која ја имаат 75,7 % од примероците во Глуво, 74,6 % во Стајковци и 51,3 % во Радовиш. Со средно назабена маргина се карактеризираат 46 % од испитуваните примероци во Радовиш, додека во Глуво и Стајковци овој тип маргина е застапен кај 23,3 % и 24,3 % од примероците, соодветно, што е приближно двојно помалку од Радовиш. Целосната (рамна) маргина на каликс на сите три локации се јавува кај многу мал број генотипови (1,1 % до 2,6 %).



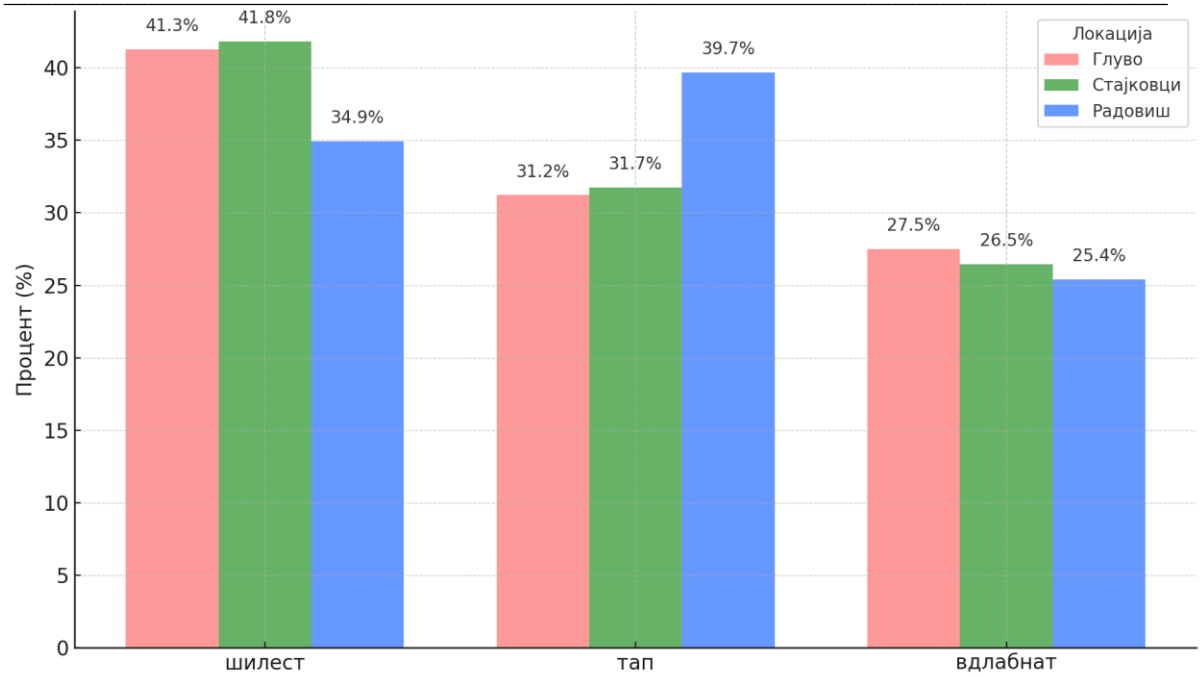
Графикон 60. Дистрибуција на фреквенции на формата на маргината на каликсот

Фреквенциите за присуството на пигмент на каликсот (Графикон 61) покажуваат дека 97,4 % до 98,9 % од анализираните генотипови немаат пигмент, додека присуството на пигмент е исклучително ретко (1,1 % до 2,6 %). Резултатите се во согласност со податоците за повеќето култивирани сорти од родот *Capsicum*, каде што зелениот, непигментиран каликс се смета за стандард, додека пигментацијата е почеста кај диви типови или специфични форми.

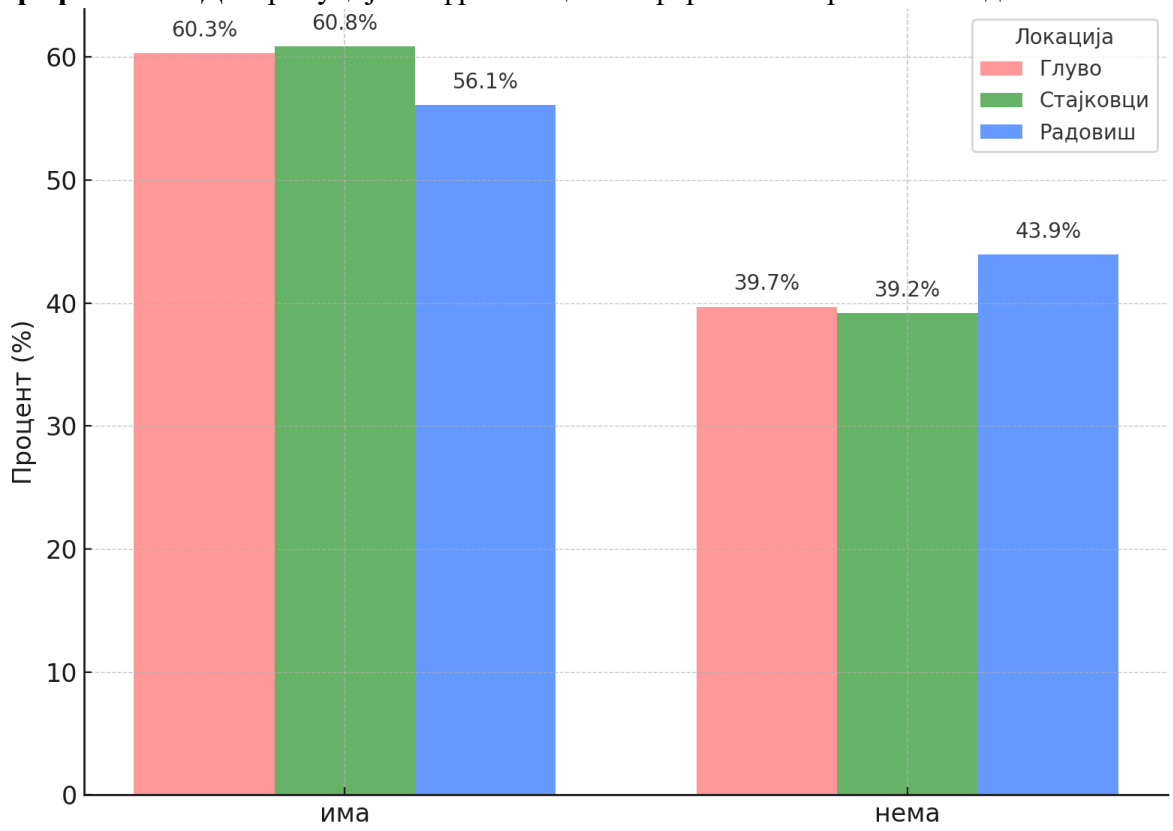


Графикон 61. Дистрибуција на фреквенции за присуство на пигмент на каликсот

Формата на врвот на плодот покажува умерена локациска варијабилност. Присуството на примероци со шилест врв на плодот е доминантно во Глуво (41,3 %) и Стајковци (41,8 %)**,** додека во Радовиш оваа категорија е помалку застапена (34,9 %), на сметка на повисоката фреквенција на плодови со тап врв (39,7 %). Фреквенцијата на примероци со вдлабнат врв на плодот е најстабилна меѓу локациите, со тесен опсег на варирање, од приближно 25 % до 28 % (Графикон 62). Ваквите резултати се јасен одраз на ефектот од интеракцијата помеѓу генотипот и надворешната средина, која е најсилно изразена во Радовиш. Според Paredes Andrade et al. (2020), зашилениот врв е најчест кај видовите *C. annuum* и *C. frutescens*, додека кај *C. chinense* превладуваат вдлабнати или тапи врвови. Hernández et al. (2021) укажуваат дека формата на врвот на плодот има висока дискриминирачка вредност и може да служи како критериум за разликување на локалните популации. Sampaio et al. (2023), при анализа на 23 генотипови од *Capsicum* sp., утврдиле значајна морфолошка разновидност во поглед на ова својство, а најзастапена била зашилената форма на врв.



Графикон 62. Дистрибуција на фреквенции на формата на врвот на плодот



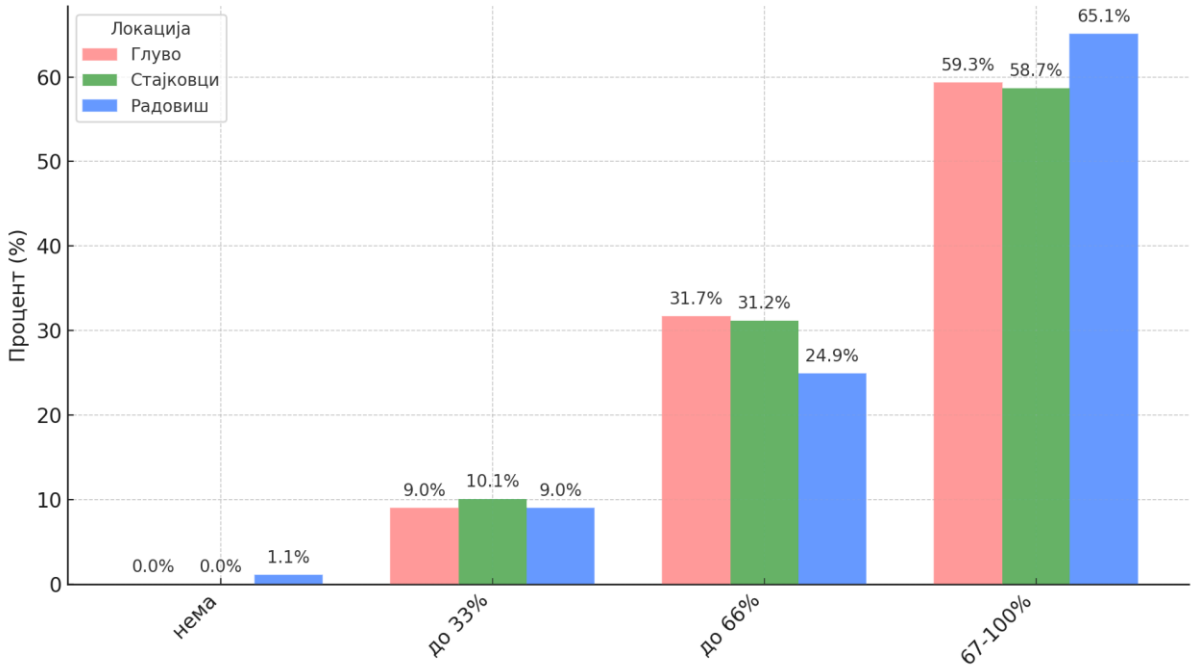
Графикон 63. Дистрибуција на фреквенции на остаток од цвет на врвот на плодот

На сите три локации превладува присуството на остаток од цвет на врвот на плодот на везените пиперки (Графикон 63). Во Глуво и Стајковци фреквенцијата е речиси идентична (60,3 % - 60,8 %, соодветно), додека во Радовиш е малку пониска (56,1 %). Истовремено, застапеноста на примероци без остаток од цвет на врвот од плодот е повисока во Радовиш, споредено со останатите две локации. Ова укажува дека својството е релативно стабилно, со умерена локациска варијабилност. Во

истражувањето на Edakkalathur et al. (2024), плодовите на примероците од видовите *C. annuum* и *C. frutescens* немале остаток од цвет на врвот, додека ова својство го регистрирале кај 51,6 % од примероците на видот *C. chinense*. Целосно отсуство на остаток на цвет на плодот кај примероците од *C. annuum* утврдиле и Sonaniya and Singh (2022), додека Agapie et al. (2021) во анализираната колекција од *Capsicum* констатирале дека 26,6 % од генотиповите го поседуваат ова својство.

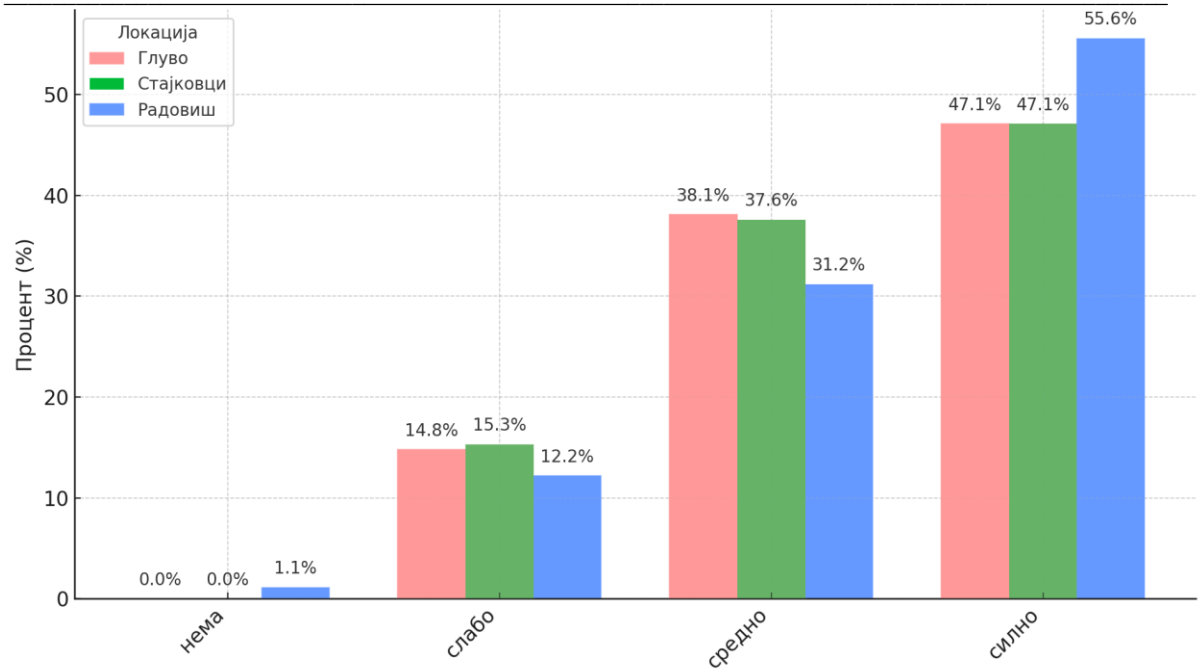
Везеноста по површината на плодот е уникатно својство кое ја дефинира анализираната колекција од пиперки. Врз основа на утврдената варијабилност на генотиповите врз основа на ова својство, формирани се неколку дополнителни дескриптори со цел да се оформи подетален опис на гермплазмата. Везеноста на плодовите е карактеризирана според процентот на покриеност на плодовите со црти, изразеноста на цртите и правецот во кој се протегаат истите.

Дистрибуцијата на везеноста по површината на плодот (Графикон 64, Слика 3) покажа дека кај повеќе од половина од анализираните генотипови (58,7 % во Стајковци до 65,1 % во Радовиш) везеноста зафаќа 67 % - 100 % од површината на плодот. Кај околу 30 % од генотиповите цртите покриваат до 66 % од површината на плодовите, а само кај околу 10 % од генотиповите зафаќаат една третина од плодот.

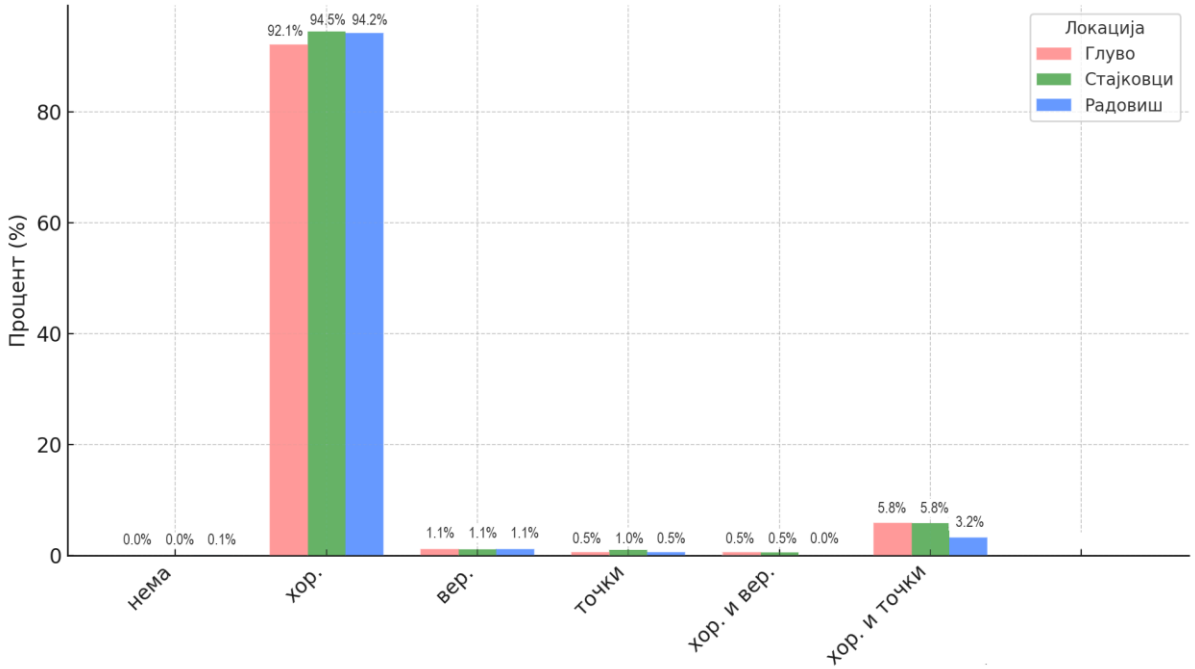


Графикон 64. Дистрибуција на фреквенции на процентуалната застапеност на везеноста на плодовите

Кај речиси половина од примероците во колекцијата (47,1 % - 55,6 %), изразеноста или интензитетот на везеноста е проценета како силна, со највисока фреквенција во Радовиш. Кај повеќе од 35 % од генотиповите е детектирана средна изразеност на цртите, а околу 15 % од примероците се класифицирани како слабо везени (Графикон 65). Само во Радовиш, кај 1,1 % од анализираните генотипови не е забележана везеност на плодовите.



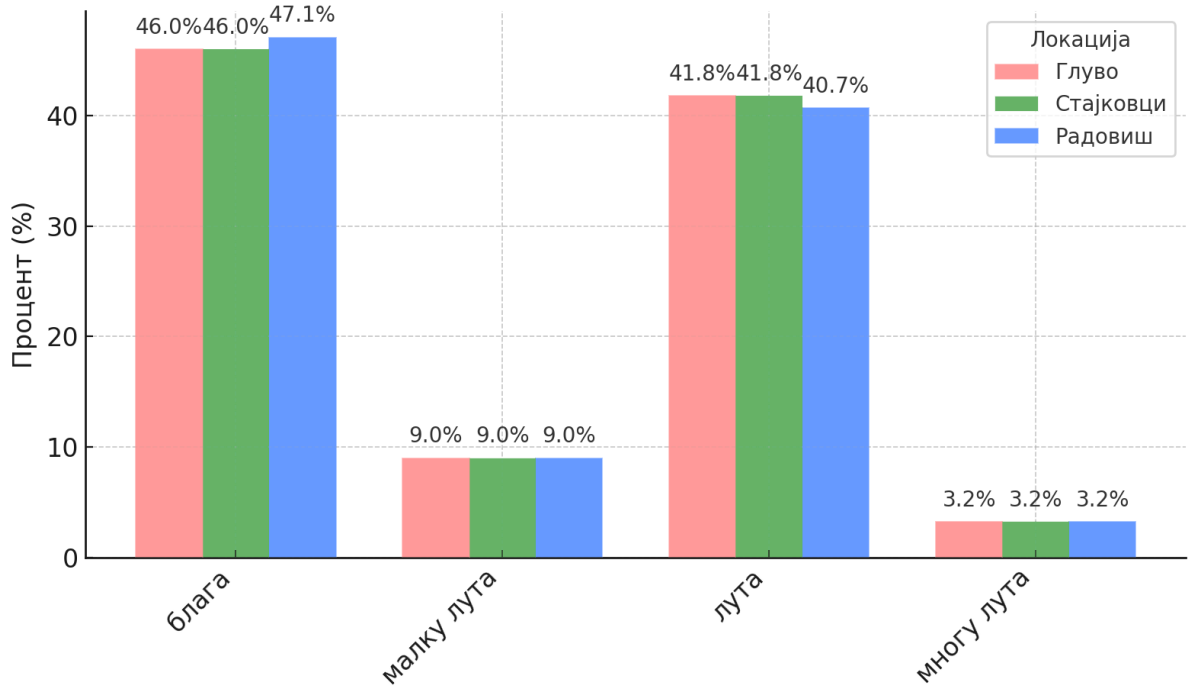
Графикон 65. Дистрибуција на фреквенции на изразеноста на цртите на плодовите



Графикон 66. Дистрибуција на фреквенции на правецот на цртите на плодовите

Според правецот на цртите на површината на плодовите, над 90 % од генотиповите имаат хоризонтални црти на плодовите, додека кај околу 5 % од генотиповите се јавува комбинација од хоризонтална везеност со точки. Сите останати варијанти на поставеност на цртите (вертикална ориентација, вертикална ориентација со точки, само точки) се застапени во занемарлив процент (Графикон 66, Слика 2). Ваквите резултати укажуваат на значајна морфолошка разновидност во однос на оваа карактеристика, особено под влијание на условите на надворешната средина во која се одгледувани.

Имајќи предвид дека везената пиперка главно се користи како зачин и додаток во голем број традиционални специјалитети, лутината беше едно од поважните својства при карактеризација на гермплазмата. Лутината се јавува главно како резултат на присуството на алкалоиди од групата капсаициноиди (капсаицин, дихидрокапсаицин, нордихидрокапсаицин и др.) кои се синтетизираат во капсаицинските жлезди лоцирани во епидермалното ткиво на плацентата, 20 - 40 дена по цветањето (Bosland & Votava, 2012; Zhang et al., 2016). Синтезата на капсаициноидите е под влијание на генетската експресија на гените CS (*csy1*) и Pun 1. Отсуството на лутина се поврзува со генетски мутации, најчесто од типот на делеции во регионот кој го покрива генот Pun 1, лоциран на хромозомот 2. Различните структурни промени во овој регион предизвикуваат дисфункција на генот, што води до отсуство или варијации во интензитетот на лутината кај пиперката (Stewart et al., 2007; Stellari et al., 2010; Kirii et al., 2017; Yamaguchi et al., 2024). Kondo et al. (2023) детектирале два главни QTL, (Shql3 и Shql7), кои објаснуваат 39,8 % и 19,7 % од генетската варијанса за ова својство, соодветно.



Графикон 67. Дистрибуција на фреквенции на лутината на плодовите

Постојат неколку методи за одредување на степенот на лутина: органолептички, колориметриски, хроматографија на тенок слој од ткивото, гасна хроматографија и течна хроматографија (Bosland & Votava, 2012). Присуството на лутина кај нашите примероци беше оценувано органолептички, преку сензорно тестирање од страна на неформални дегустатори, кои преку директен контакт ги проценуваа присуството и интензитетот на лутината. Кај повеќе од половина од примероците (46 - 47,1 %) беше потврдено отсуство на лутина и тие беа оценети како благи. Втора најзастапена категорија се лутите примероци, со фреквенција од 40,7 % до 41,8 %, додека примероците со малку лути (9 %) и многу лути (3,2 %) плодови се значително поретко застапени (Графикон 67).

Лутината кај пиперката се зголемува пропорционално со физиолошката зрелост. Содржината на капсаицинот кај зрелите црвени плодови може да биде до три пати повисока отколку кај зелените плодови. Кај различни видови од родот *Capsicum*, особено кај типовите кои се одгледуваат за сушење, периодот на берба и начинот на

сушење имаат значајно влијание врз степенот на лутина кај крајниот производ (Yaldiz et al., 2010). Лутината како својство е предмет на анализа во голем број истражувања, при што се користени различни методи и се добиени различни резултати, зависно од испитуваната гермплазма (Sanatombi & Sharma, 2008; Othman et al., 2011).

Анализата на квалитативните својства на колекцијата од везена пиперка потврдува постоење на богата морфолошка и генетска разновидност. Сепак, добиените резултати откриваат и јасна диференцијација помеѓу својствата кои покажуваат висока генетска стабилност и оние кои се подложни на влијание на надворешната средина. Така, својствата како што се форма на стеблото (цилиндрична), форма на королата (ѕвончеста), боја на королата (бела) и форма на плодот (издолжена) покажуваат многу висока конзистентност низ сите локации. Ваквата хомогеност укажува на доминантна генетска контрола и ниска фенотипска пластичност, што ги прави овие карактеристики сигурни морфолошки маркери. Стабилноста на својствата е особено важна за одржување на автентичноста на локалните сорти. Од друга страна, голем број од анализираните својства покажуваат умерена варијабилност меѓу локациите. Добиените резултати за повеќето квалитативни својства го рефлектираат значајниот генетски диверзитет во рамките на анализираната колекција од везени пиперки. Оваа пластичност е клучна за опстанокот и адаптацијата на локалните сорти бидејќи придонесува тие да бидат поотпорни на климатските варијации од комерцијалните, генетски униформни хибриди. Присуството на ретки фенотипови претставува потенцијал за нивно вклучување во селекциските програми и за зачувување на уникатен растителен материјал.

Варијабилноста на квалитативните и квантитативните својства на плодовите кај дел од испитуваните генотипови везена пиперка се прикажани на Слика 1.



Слика 1. Фенотипска варијабилност кај плодовите од различни генотипови везена пиперка



Слика 2. Правец на црти кај везените пиперки

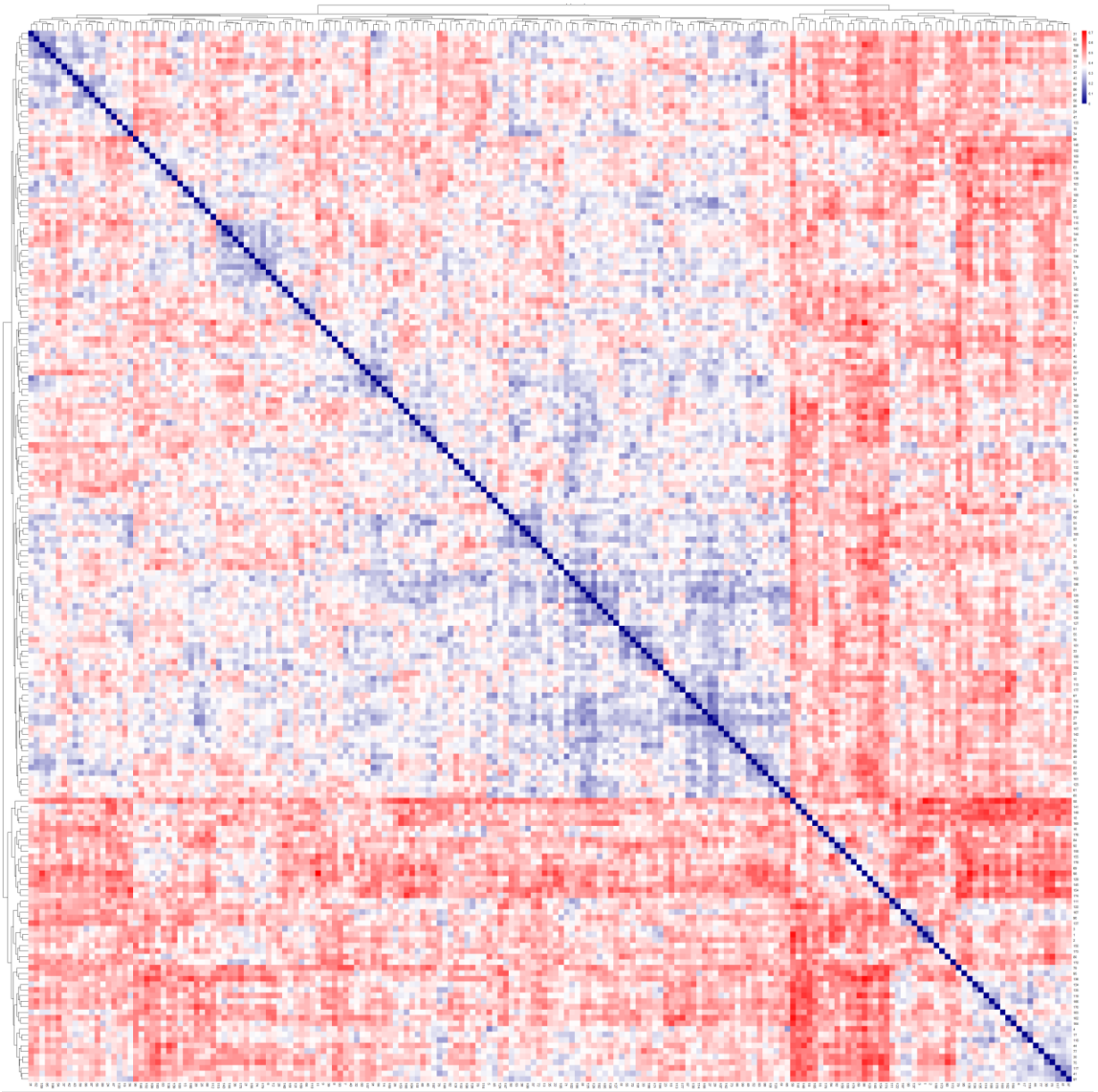


Слика 3. Различна застапеност на црти кај везените пиперки

5.5. Оцена на диверзитетот врз основа на фенотипската и генотипската карактеризација

5.5.1. Анализа на фенотипска дистанца

За да се оцени степенот и структурата на фенотипската варијабилност кај анализираните 189 генотипови везена пиперка, беше извршена анализа на фенотипска дистанца врз основа на испитуваните квантитативни и квалитативни својства. Дистанцата беше пресметана со примена на Говеров коефициент, кој овозможува сеопфатна споредба на податоци од различен тип, опфаќајќи мерливи и номинални променливи (Gower, 1971; Mohammadi & Prasanna, 2003; Moura et al., 2010; Sudré et al., 2010; Copati et al., 2022).



Графикон 68. Топлинска мапа (heatmap) на фенотипската дистанца кај генотиповите пресметана со Говеров коефициент.

Матрицата од Говеровата дистанца/утврдениот диверзитет беше графички прикажана преку топлинска мапа (heatmap) на Графикон 68, која го илустрира образецот на фенотипска сличност меѓу испитаните генотипови. Дијагоналата (прикажана со темносина нијанса) го означува совпаѓањето на секој генотип со самиот себе, додека градацијата на боите (од сина кон црвена) ја рефлектира варијацијата во фенотипската дистанца, при што посините полиња укажуваат на висок степен на сличност, а поцрвените полиња укажуваат на поголема различност. Очигледно е дека генотиповите формираат јасно дефинирани подгрупи (поткласи) со различен степен на внатрешна хомогеност, што укажува на постоење на структурирана фенотипска варијабилност во рамките на анализираната гермплазма. Најниска дистанца од 0,075 е утврдена кај генотиповите 27 и 29 кои покажале најголема меѓусебна сличност врз основа на фенотипската карактеризација. Други генотипови со висока меѓусебна сличност се 125 со 126, 38 со 100, 143 со 144, и 43 со 59, со дистанца од 0,118 до 0,142. Највисока фенотипска дистанца со вредност од 0,715 покажале генотиповите 11 и 98. Според морфолошките дескриптори, овие генотипови меѓусебно најмногу се разликуваат, а веднаш по нив со нешто пониска, но сепак високо значајна дистанца се генотиповите 58 и 162, 1 и 58, 98 и 136, и 58 и 170. Кај нив дистанцата се движи од 0,693 до 0,659.

Широк распон на фенотипска дистанца е добиен и во други истражувања. Конкретно во истражувањето на Tsonev et al. (2017), Говеровите коефициенти се движат од 0,052 до 0,763, со просек 0,414, што исто така укажува на коегзистенција на многу блиски и многу дивергентни генотипови. Сличен образец на висока фенотипска дивергентност е опишан и во колекцијата од локални македонски сорти пиперка за сушење (Drvošanova et al., 2023), како и во истражувањата на de Almeida et al., (2022) и Paredes-Andrade et al., (2020) во кои е потврдена широка фенотипска варијабилност. Значително пониска фенотипска дивергентност е утврдена во колекцијата од украсни генотипови на Capsicum на Pimenta et al. (2020), како и во други истражувања (Costa et al., 2016; Olatunji & Afolayan, 2019).

5.5.2. Кластер-анализа врз основа на фенотипски својства

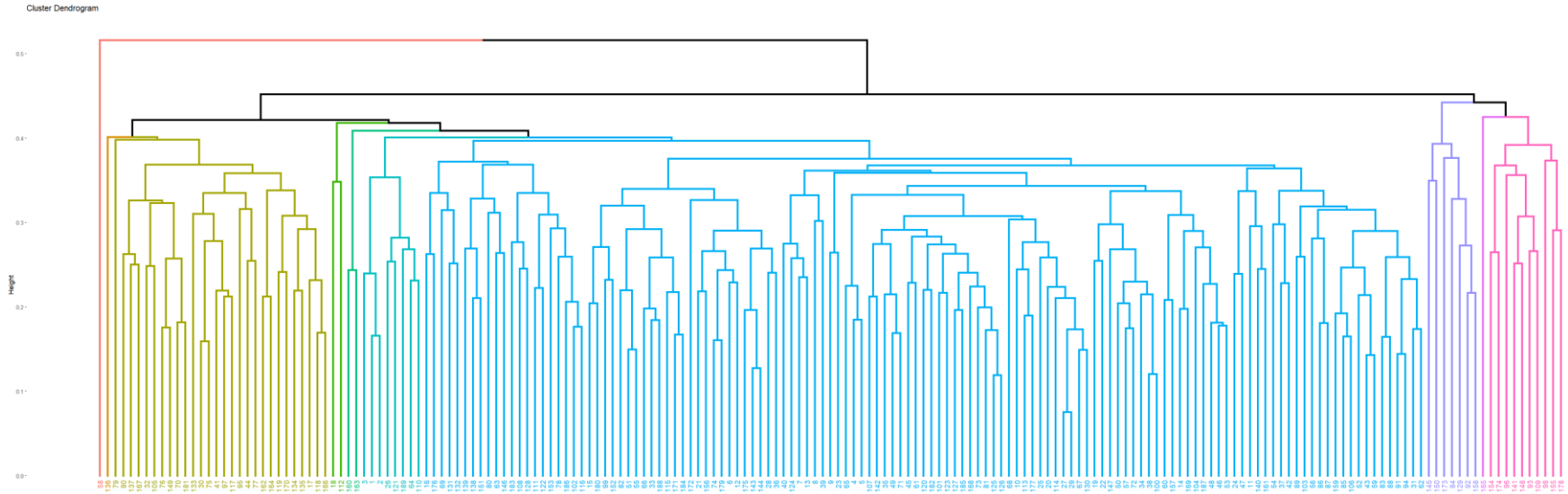
Паралелно, врз основа на истата матрица на фенотипска дистанца беше спроведена хиерархиска кластер-анализа според UPGMA-методот (Unweighted Pair Group Method with Arithmetic Mean), при што добиениот дендрограм (Графикон 69) дополнително го потврдува постоењето на повеќе јасно разграничени кластери. На дендрограмот генотиповите се групирани во 10 главни кластери, означени со различни бои, кои се разликуваат по бројност, фенотипски состав и степен на внатрешна варијабилност. Се забележува една поголема група што ги опфаќа најголемиот дел од генотиповите, како и неколку помали, периферни кластери со поголема меѓусебна оддалеченост, што е во согласност со шемата на групирање прикажана на топлинската мапа. Очекувано, генотиповите со најниска меѓусебна дистанца (27 и 29, како и паровите 125-126, 38-100, 143-144 и 43-59) се групирани во исти или непосредно соседни поткласи, додека генотиповите со највисока фенотипска дистанца се распоредени во оддалечени гранки на дендрограмот, што ја отсликува нивната изразена фенотипска дивергентност.

Самото формирање на десет кластери укажува на широка и структурирана фенотипска варијабилност во анализираната колекција. Распределбата на генотиповите покажува дека фенотипската сличност не следи јасен географски или еколошки образец, што упатува на тоа дека варијабилноста е резултат на комбинирано влијание на генетските фактори, адаптацијата и човековата селекција. Фактот што неколку кластери содржат генотипови со екстремни вредности за одделни својства, укажува на потенцијални

донори на специфични својства. Овие резултати ја потврдуваат богатата фенотипска основа на колекцијата од македонска везена пиперка, која претставува суштински генетски ресурс за селекција и одржливо подобрување на сортите.

Во поновите истражувања кои се однесуваат на диверзитет кај родот *Capsicum* сè почесто се применува Говеровата дистанца во комбинација со хиерархиска кластер-анализа, особено кога се работи со комбинирани квантитативни и квалитативни дескриптори. Така, Almeida et al. (2022) извршиле морфолошка карактеризација на колекција од 21 примерок од родот *Capsicum* (најголем дел локални бразилски сорти) од BAGC-UFPI, користејќи седум квантитативни и тринаесет квалитативни својства на растението, цветот и плодот. Со утврдената Говерова дистанца и методот на хеирархиско подредување добиле дендрограм со јасно разграничени групи во кои примероците се групирани главно според различни типови на плод (форма, големина и боја), додека високиот коефициент ($r \approx 0,82$) укажува на добра структурна стабилност во кластерот и значителна интра- и интерспецифична варијабилност. Сличен пристап, но на многу поголема гермплазма, применile Paredes-Andrade et al. (2020), кои анализирале 192 примероци од *Capsicum spp.* по потекло од 21 земја, одржувани во ген-банката CATIE, комбинирајќи 57 морфолошки и агрономски дескриптори со сензорни и хемиски параметри. За интегрирана анализа на податоци од различен тип и тие користеле Говерова дистанца, а кластеризацијата ја спровеле со Вардов хиерархиски метод, при што идентификувале девет главни групи - една голема група што ги опфаќа примероците од *C. annuum* и неколку групи составени претежно од *C. frutescens, C. baccatum, C. chinense* и *C. pubescens*. Кластерите се јасно диференцирани според видот, типот на плод и степенот на лутина, што дополнително ја потврдува погодноста на Говеровата дистанца за интегрирано групирање на сложени морфолошко-сензорни профили кај големи колекции.

Дополнително, Gomes et al. (2019) систематски тестирале различни комбинации на метрики и алгоритми за кластеризација кај 56 примероци од пиперка со морфолошко-агрономска карактеризација и покажале дека токму комбинацијата Gower + UPGMA обезбедува највисок кофенетички коефициент и најдобра биолошка интерпретабилност на кластерите во споредба со Еуклидиската дистанца и Менхетен-дистанцата во комбинација со UPGMA, Вардов и други методи. Во овој контекст, резултатите од нашата кластер-анализа, врз основа на Говеровата дистанца и UPGMA-дендрограмот, со формирање на повеќе јасно разграничени кластери со различен фенотипски состав и степен на внатрешна варијабилност, се целосно конзистентни со претходни истражувања и ја потврдуваат применливоста на овој методолошки пристап за карактеризација на локални гермплазми од пиперка.



Графикон 69. Дендрограм од кластер-анализа врз основа на анализираните морфолошки својства.

5.5.3. Генетска дивергентност врз основа на SSR-маркери

Генетската дивергентност на анализираната колекција беше оценета со употреба на SSR-маркери, а присуството, односно отсуството на продукт за секој алел беше оценето со 1 и 0, соодветно. Поради тоа што кај одредени локуси беа детектирани повеќе алели по генотип, анализата беше спроведена на ниво на локус, при што вооченатa хетерозиготност (Ho) беше дефинирана како пропорција на генотипови со два или повеќе алели, додека очекуваната хетерозиготност (He) и индексот на полиморфизам (PIC) беа пресметани врз основа на алелните фреквенции во целата популација. Ваквиот пристап е во согласност со претходни студии за примена на SSR-маркери кај родот *Capsicum*, особено при анализа на локални сорти и генетски хетерогени популации (Dhaliwal et al. 2013; Rai et al., 2013; Di Dato et al., 2015; Haque et al., 2021; Molla et al., 2022; Gálvez-Muñoz et al. 2024; Khan et al. 2025).

Табела 7. Параметри на генетскиот диверзитет на 10 микросателитски локуси кај пиперката

Локус	Ho	He	PIC	Na	Mis	Ab	Mb
CAMS-065	0,529	0,798	0,766	5	0	1,677	4
CAMS-117	0,524	0,799	0,767	5	0	1,635	3
CAMS-336	0,497	0,665	0,591	3	0	1,614	3
CAMS-405	0,360	0,662	0,589	3	0	1,402	3
CAMS-647	0,466	0,906	0,898	11	0	1,598	5
CAMS-838	0,386	0,499	0,374	2	0	1,386	2
CAMS-844	0,466	0,662	0,588	3	0	1,513	3
CAMS-864	0,444	0,831	0,807	6	0,529	1,540	3
CAMS-885	0,413	0,798	0,766	5	0	1,481	3
HpmsCaSIG19	0,376	0,499	0,375	2	0,529	1,370	2

*Ho - воочена хетерозиготност, He - очекувана хеторозиготност, PIC - индекс на полиморфизам, Na - број на детектирани алели, Mis - процент на генотипови без детектирани алели во локус, Ab - просечен број на алели, Mb - максимален број на алели

SSR-локусот CAMS-065 покажа висок степен на полиморфизам, со детектирани пет алели (Na = 5). Просечниот број на алели по генотип изнесуваше 1,677, при што кај поединечни генотипови беа регистрирани до четири алели, што укажува на сложени мултиалелни профили (Табела 7). Вооченатa хетерозиготност (Ho = 0,529) укажува дека повеќе од половина од генотиповите поседуваат два или повеќе алели во овој локус. Очекуваната хетерозиготност (He = 0,798) и високата вредност на PIC (0,766) го класифицираат CAMS-065 како високо информативен SSR-маркер. И во други истражувања овој маркер покажал умерен до висок полиморфизам: кај Molla et al. (2022) се пријавени Na = 4, He = 0,519 и PIC = 0,451, додека кај Haque et al. (2021), маркерот CAMS-065 покажал присуство на 4 алели и PIC = 0,634, со очекувана хетерозиготност ≈0,643. И во двата случаи е утврдена пониска алелна разновидност од онаа утврдена во колекцијата од везена пиперка.

Локусот CAMS-117 во оваа колекција се издвојува како високо информативен SSR-маркер бидејќи комбинира релативно висок број на алели (Na = 5) со високи параметри за очекувана хетерозиготност (He = 0,799) и индекс на полиморфизам (PIC = 0,767)

(Табела 7). Вакви вредности се во согласност со општите карактеристики на SSR-маркерите кај родот Capsicum (кодоминантност, висока варијабилност и висока информативна вредност мерена преку PIC), што ги прави погодни за анализи поврзани со оцена на дивергентноста во популациите (Lee et al., 2004). Отсуството на екстремно мултиалелни комбинации (Mb = 3) укажува на поедноставен алелен профил во овој локус. Дополнително, фактот што повеќето SSR-локуси се дефинирани со уникатен пар прајмери ја олеснува споредливоста и размената на податоци меѓу лаборатории (Lee et al., 2004). Во споредба со Molla et al. (2022), каде за CAMS-117 се пријавени 6 детектирани алели, но со пониски вредности за He = 0,633, PIC = 0,750 и Ho = 0,000, воочената висока хетерозиготност во ова истражување (Ho = 0,524) укажува на поголема реална хетерозиготност и внатрепопулациска хетерогеност во локалниот материјал.

Маркерот CAMS-336 се манифестира како умерено полиморфен локус (Na = 3), при што He = 0,665 и PIC = 0,591 укажуваат на средно ниво на генетска дивергентност и информативност - очекуван профил за SSR-локуси со ограничен број на алели (Табела 7). За овој маркер, Lee et al. (2004) утврдиле просечен индекс на полиморфизам околу 0,57 (со распон приближно 0,36 - 0,91), што ја позиционира PIC-вредноста за CAMS-336 во оваа гермплазма околу/над просечното ниво на информативност. Во истражувањето на Molla et al. (2022), за CAMS-336 се добиени пониски вредности за овие параметри (Na = 3, Ho = 0,000, He = 0,401 и PIC = 0,398), додека во колекцијата од везена пиперка се регистрирани повисоки He и PIC (0,665 и 0,591) и значајно повисока Ho (0,497), што упатува дека локусот е поразновиден и помалку фиксиран во колекцијата од везена пиперка, веројатно поради поширока генетска основа и/или поголема внатрепопулациска варијабилност на традиционалниот материјал.

Сличен профил како CAMS-336 покажа локусот CAMS-405 (Na = 3), но со поизразен дефицит на хетерозиготи (Ho = 0,360 наспроти He = 0,662), што може да укажува на одредена популациска структура, неслучајно вкрстување/самоопрашување или селекција која фаворизирала доминантни алелни фреквенции (Табела 7). Сепак, умерените He и PIC (0,589) потврдуваат дека маркерот останува практично корисен како комплементарен локус во мултилокусни анализи. Во Molla et al. (2022), CAMS-405 има Na = 3, но повторно со Ho = 0,000, He = 0,574 и PIC = 0,571, што значи дека нашата колекција покажува благо повисока очекувана разновидност и слична PIC-вредност, а истовремено и повисока реална хетерозиготност, што е конзистентно со поголема хетерогеност кај локалните популации во споредба со постабилните култивари.

Највисока генетска дивергентност беше регистрирана кај маркерот CAMS-647, каде беа детектирани 11 алели (Na = 11), со исклучително високи He = 0,906 и PIC = 0,898, што го издвојува овој локус како најинформативен во анализираниот сет (Табела 7). Во литературата, PIC-вредности > 0,50 се сметаат за информативни, а > 0,85 за високо информативни SSR-маркери, што значи дека CAMS-647 во оваа колекција припаѓа на категоријата „високо информативни“ и има силна дискриминаторна моќ за детекција, структура и разликување на блиски генотипови (Guzmán et al., 2020).Иако Ho = 0,466 беше пониска од He, ваков дефицит на хетерозиготи е чест и најчесто се поврзува со популациска супструктура/мешање на потпопулации (Wahlund effect) или со самоопрашување/инбридинг (Waples, 2015). Сепак, тоа не ја намалува информативноста на локусот бидејќи PIC ја квантифицира информациската содржина на маркерот, а кај SSR-маркерите високата варијабилност и кодоминантност носат висока информациска вредност (Lee et al., 2004.) Во истражувањето на Haque et al. (2021) овој маркер покажал пониска алелна разновидност (Na = 5) и понизок PIC (0,735), што дополнително ја

потенцира богатата алелна разновидност и локална специфичност на нашата анализирана гермплазма.

Локусите CAMS-838 и HpmsCaSIG19 покажаа низок степен на полиморфизам (Na = 2), со He ≈ 0,499 и PIC ≈ 0,374 - 0,375 (Табела 7), што укажува на ограничена дискриминаторна моќ - очекувано за бивалентни SSR-локуси. За маркерот CAMS-838, Molla et al. (2022) докажале дека во нивната колекција истиот локус има значително пониски вредности (He = 0,171; PIC = 0,170; Ho = 0,000), што значи дека во колекцијата од везена пиперка двата алели се порамномерно распределени и маркерот е поинформативен отколку во посоченото истражување.

За HpmsCaSIG19, Lee et al. (2004) наведуваат дека микросателитни мотиви во гени/интрони (како CaSIG19) можат да се користат за мапирање и пресметка на PIC, што го оправдува нивното задржување во панелот како стабилни, комплементарни локуси, иако со пониска информативност.

SSR-маркерот CAMS-844 покажа умерена дивергентност (Na = 3; He = 0,662; PIC = 0,588; Ho = 0,466), што упатува на релативно балансирана алелна распределба и стабилен профил на амплификација (Табела). Кај Molla et al. (2022) за CAMS-844 се пријавени He = 0,633 и PIC = 0,630 (со Ho = 0,000), што е блиску до нашите вредности за He/PIC, но со изразено пониска реална хетерозиготност во нивниот материјал.

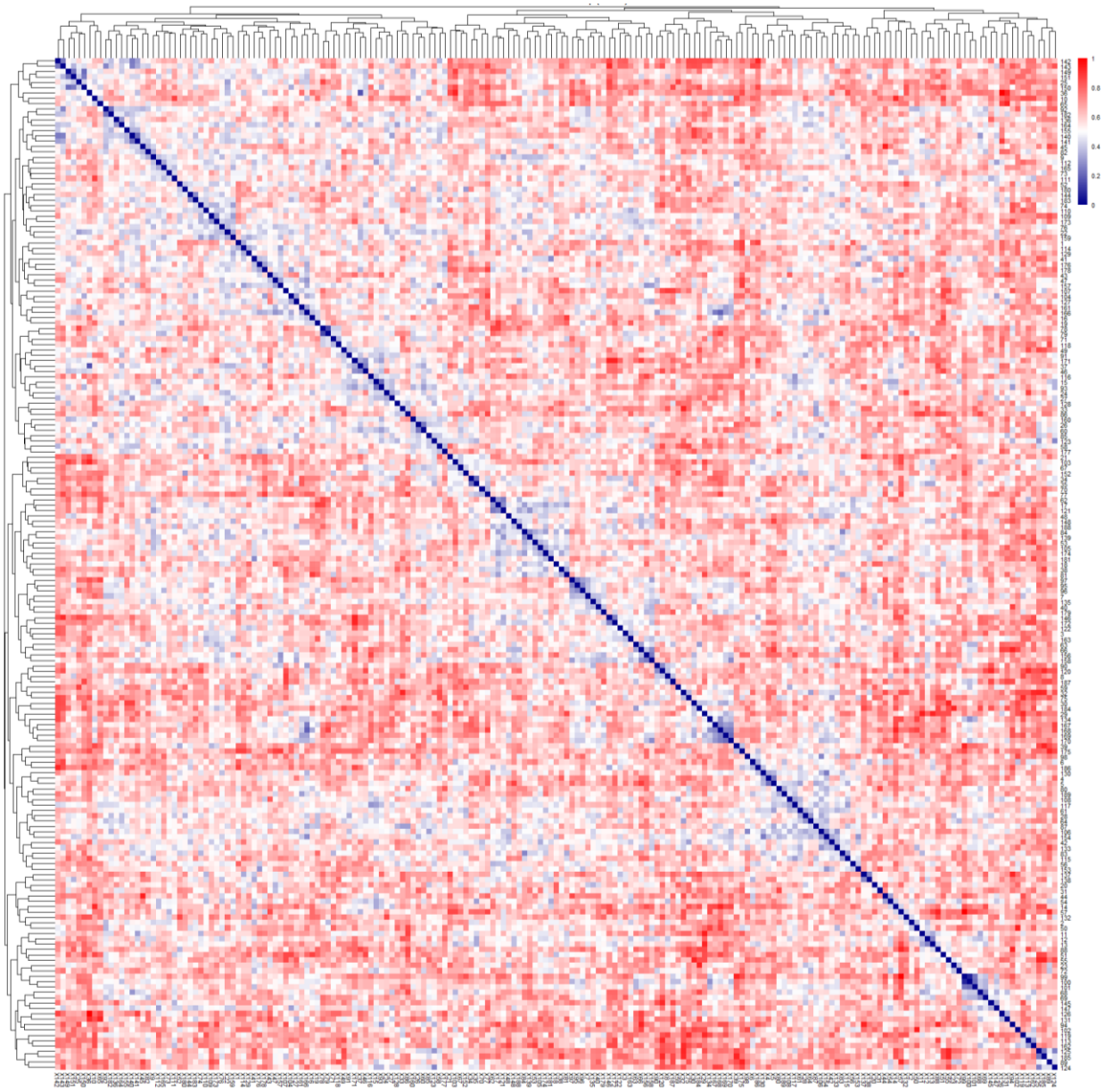
Локусот CAMS-864 се издвојува со Na = 6 и високи He = 0,831 и PIC = 0,807, што и овде укажува на значајна генетска дивергентност (Табела 7). Во истражувањето на Molla et al. (2022), CAMS-864 покажува понизок диверзитет (Na = 4; He = 0,649; PIC = 0,645; Ho = 0,000), а во Haque et al. (2021) уште понизок профил (Na = 3; He = 0,613; PIC = 0,605), со што се докажува повисоката алелна дивергентност во колекцијата од везена пиперка. Маркерот CAMS-885 покажа висока информативност (Na = 5; He = 0,798; PIC = 0,766; Ho = 0,413) (Табела 7). Во Molla et al. (2022) CAMS-885 има Na = 4 и пониски He = 0,713 и PIC = 0,683 (со Ho = 0,000), а во Haque et al. (2021) уште понизок PIC (0,543) и He (0,550) при Na = 3, што потврдува дека во анализираната колекција во оваа дисертација, локусот пофаќа поширока алелна разновидност и има поголема дискриминаторна моќ.

Во согласност со критериумите за информативност (PIC > 0,50 како информативни, и >0,85 како високо информативни), CAMS-885 спаѓа во групата информативни маркери и е особено корисен во комбинација со најполиморфните локуси за идентификација на дупликати и фино разграничување на сродни генотипови (Guzmán et al., 2020).

Анализираниот SSR-панел покажува широк спектар на генетска дивергентност, од слабо до исклучително полиморфни локуси. Маркерите CAMS-117, CAMS-647, CAMS-864 и CAMS-885 се издвојуваат како најинформативни (со високи вредности за He и PIC), што обезбедува силна основа за процена на генетската структура, разликување генотипови и планирање стратегии за конзервација и селекција на локалните популации. Овие резултати покажуваат широк распон на PIC (со просечни вредности околу 0,57 во панели од повеќе маркери) а највисоките PIC-вредности се поврзани со маркери со висока алелна бројност - параметар што во ова истражување е најизразен кај маркерите CAMS-647 и CAMS-864.

5.5.4. Анализа на генетска дистанца врз основа на молекуларни маркери

За да се оцени степенот на генетска сличност меѓу анализираните генотипови, беше спроведена анализа на генетска дистанца врз основа на молекуларната карактеризација со SSR-маркери. Матрицата на генетските растојанија беше пресметана со коефициентот на Nei и Li (1979), при што вредностите на растојанијата варираа од 0 (идентични генотипови) до 1 (целосно различни генотипови). Оваа анализа овозможува квантитативна проценка на генетската варијабилност и групирање на генотиповите според нивната ДНК-полиморфност поради што често се применува и во понови истражувања за процена на генетскиот диверзитет на различни гермплазми од родот Capsicum (Shirasawa et al., 2013; Niklas и Olszewska, 2021; Olszewska et al., 2021; Khan et al., 2025).



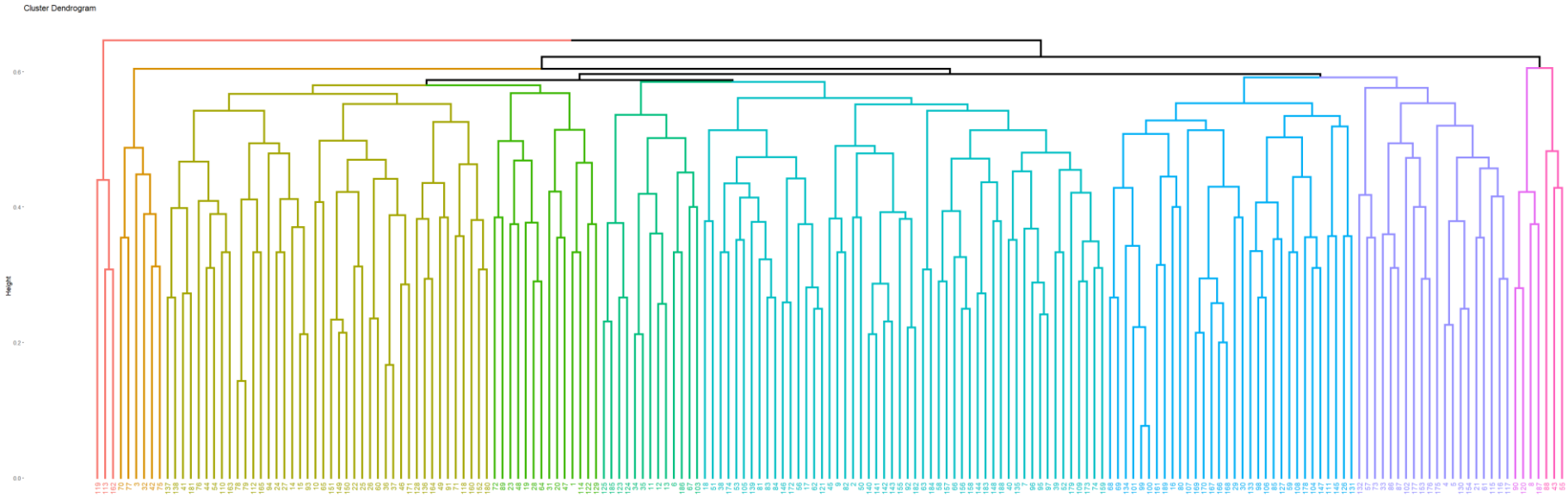
Графикон 70. Топлинска мапа (heatmap) на генетската дистанца врз основа на молекуларната карактеризација со SSR-маркери

На топлинска мапа (Графикон 70) јасно е прикажана структурата на генетската сличност помеѓу сите анализирани генотипови. Дијагоналата (темносина линија) го претставува совпаѓањето на секој генотип со самиот себе, додека нијансите од сино кон црвено ја означуваат променливоста на генетското растојание. Како што може да се забележи, најголемиот дел од вредностите се концентрирани околу средниот опсег на растојанија (0,4-0,7), што укажува на умерена генетска дистанца во рамки на колекцијата. Поголемите црвени полиња во долниот и горниот дел на мапата ги претставуваат генотиповите со висока генетска дистанца, додека сините зони претставуваат кластери на блиско сродни генотипови. Овие шеми ја потврдуваат постоечката полиморфност во SSR-локусите и присуството на генетски потструктури во рамки на материјалот. Минимална генетска дистанца од 0,077 беше утврдена меѓу генотиповите 99 и 100, кои врз основа на SSR-профилот покажуваат најголема меѓусебна сличност и може да се сметаат за тесно сродни. Висок степен на генетска сличност беше констатиран и кај паровите 78-79, 36-37, 166-168 и 34-35, со вредности на дистанцата во интервал од 0,143 до 0,212, што укажува на постоење подгрупи од генотипови со речиси идентични алелни комбинации. На спротивниот крај од скалата, кај паровите 57-99 и 36-126 беше утврдена максимална генетска дистанца со вредност 1,000, што имплицира целосно отсуство на заеднички алели според анализираните SSR-маркери и укажува на екстремна генетска дивергентност. Многу високи вредности на дистанца (0,93) се забележани и кај паровите 44-45, 11-29 и 50-102, што дополнително го потврдува присуството на генотипови со силно разграничени генетски профили во рамките на колекцијата. Овие резултати заеднички укажуваат на широк распон на генетска варијабилност - од речиси идентични до целосно дивергентни генотипови - што е во согласност со констатираната структурираност на гермплазмата и ја потврдува нејзината потенцијална вредност за селекциски програми.

5.5.5. Кластер-анализа врз основа на генетската дистанца

Врз основа на утврдената генетска дистанца, преку методот на хиерархиско групирање, беше конструктиран дендрограм (Графикон 71) на кој се забележува поделба на генотиповите во десет јасно дефинирани кластери, со различен степен на внатрешна хомогеност и меѓукластерска оддалеченост.

Првите два и последните два кластери содржат од 3 до 7 генотипови со речиси идентична алелна комбинација по кластер. Преостанатите 6 кластери претставуваат поголеми групи од генотипови со изразена поделба на потскластери, зависно од утврдената генетска дистанца. Образецот на генетска варијабилност јасно укажува на коегзистенција на тесно сродни и екстремно дивергентни генотипови во рамки на анализираната гермплазма. Ваквиот широк спектар на генетски растојанија е во согласност со резултатите од понови студии, каде исто така се формирани и компактни групи со висока сличност и генотипови со силно разграничени алелни профили (Guzmán et al., 2020; Christov et al., 2021; Dantas et al., 2022; Adeyemo et al., 2023).

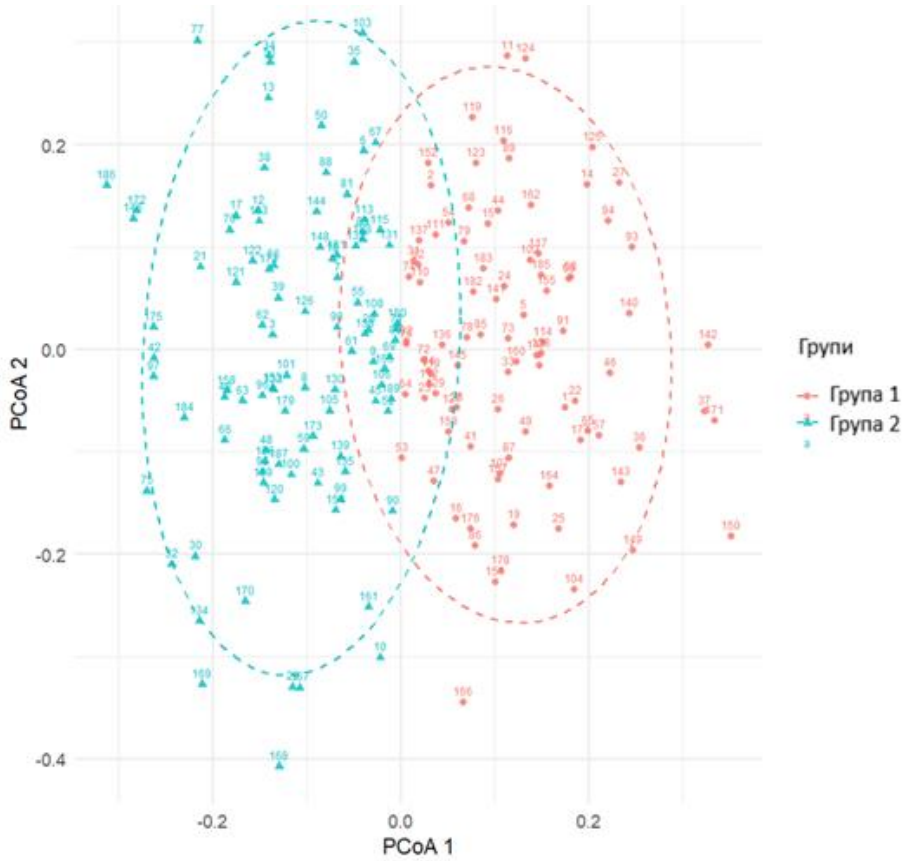


Графикон 71. Дендрограм од кластер-анализа врз основа на генетска карактеризација

5.5.6. Анализа на главни координати

Со цел дополнително да се потврди структурата на кластерите, беше извршена анализа на главни координати (Principal Coordinates Analysis, PCoA) врз основа на утврдената Nei-Li дистанца. Првите две координати (PCoA1 и PCoA2) објаснуваат значаен дел од варијабилноста во податоците и овозможуваат дводимензионална визуализација на генетските односи меѓу генотиповите (Графикон 72). Генотиповите се групираат во две главни области (Група1 и Група 2), со делумно преклопување, што укажува на умерена, но присутна генетска потструктура. Групата 1 (црвена) ги опфаќа генотиповите со повисока Nei-Li дистанца, кои се генетски поразновидни, додека групата 2 (сино-зелена) ги претставува генотиповите со поголема сличност и генетска кохерентност.

Овие резултати се во согласност со структурата на дендрограмот, што потврдува дека самата кластеризација е стабилна и биолошки релевантна. Анализа на главни координати досега е спроведувана и во други истражувања во кои се добиени различни резултати зависно од дивергентноста на колекцијата (González-Pérez et al., 2014; Lee et al., 2016; López-Castilla et al., 2019; Pereira-Dias et al., 2019; Solomon et al., 2019; Verma et al., 2024). Утврдената потструктура во колекцијата од македонска везена пиперка (две главни групи со делумно преклопување) е типична за генетски богати, но хетерогени колекции од локални сорти, обликувани со долготрајна селекција и интродукција на генотипови (Verma et al., 2024).

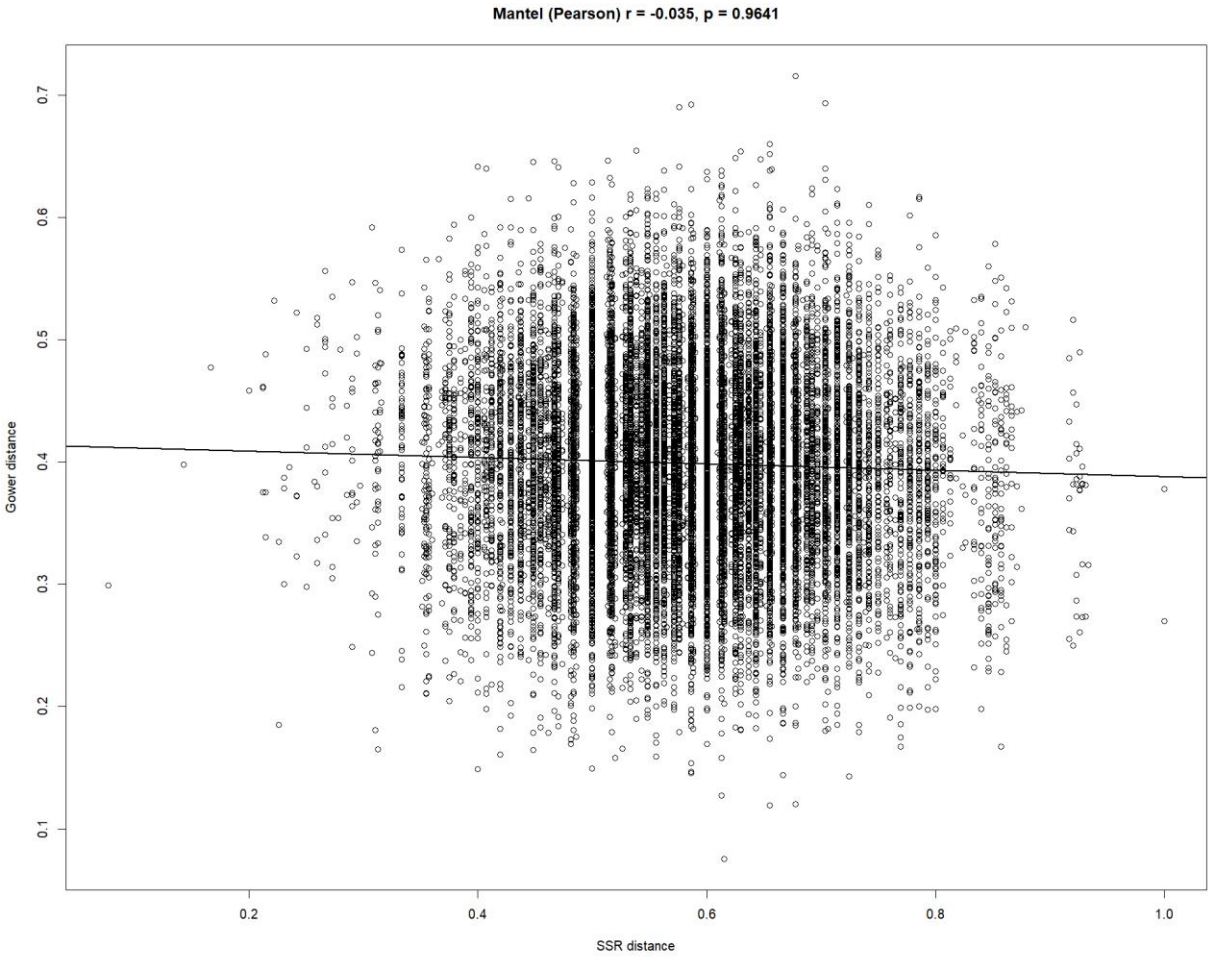


Графикон 72. Анализа на главни координати (Principal Coordinates Analysis, PCoA) врз основа на утврдената Nei-Li дистанца.

5.5.7. Корелација помеѓу фенотипската и генетската дистанца (Мантел тест)

Со цел да се оцени степенот на поврзаност меѓу генотипската и фенотипската варијабилност кај испитуваните генотипови, беше применет Мантел тест за корелација на две матрици на дистанци: генетската дистанца, добиена врз основа на SSR-маркери (D1) и фенотипската дистанца, пресметана врз основа на квантитативни и квалитативни својства (D2) (Графикон 73). Овој пристап овозможува интегрирано споредување на два независни извора на информации - фенотипски и генотипски, преку проценка на нивната меѓусебна (линеарна) зависност (Williams et al., 2016). Анализата беше изведена со 9999 пермутации, при што се доби Мантелов коефициент r = −0,035 и p = 0,964, што укажува на отсуство на статистички значајна корелација меѓу двете матрици.

Ниската и негативна вредност на r (≈ 0) имплицира дека фенотипската сличност не се совпаѓа со генетската сличност утврдена со SSR-маркерите, односно генотиповите кои се блиски според морфолошките својства не мора да бидат генетски блиски и обратно, што го оправдува едновременото користење на двата метода за валоризација на генетските ресурси.



Графикон 73. Резултати од спроведен Мантел тест

Добиената корелација меѓу матриците на фенотипска и генотипска дистанца во ова истражување од спроведениот Мантел тест е многу слаба, односно статистички незначајна и е во согласност со резултатите од други студии во кои е оценувана поврзаноста меѓу фенотипската и генотипската дистанца (Baba et al., 2016, Nogueira et al. 2021). Во двата труда авторите потенцираат дека фенотипската пластичност, силното влијание на надворешната средина и фактот што AFLP/SSR-маркерите се претежно неутрални и ги опишуваат регионите од геномот кои не се директно поврзани со мерливи својства, лесно водат до низок или отсутен Мантелов корелациски сигнал меѓу фенотипската и генотипската матрица. Сево ова укажува на тоа дека морфолошката и молекуларната карактеризација (конкретно со SSR-маркери) се комплементарни, но не секогаш меѓусебно конзистентни и не можат да се заменат една со друга.

Од друга страна, постојат и примери каде корелацијата меѓу фенотипската и генотипската дистанца е умерена или релативно висока (Blanca et al., 2012; Franić et al., 2021; Sood et al., 2023). Овие примери покажуваат дека тестот Мантел може да детектира поконзистентна врска меѓу фенотипската и молекуларната структура кога фенотипските својства се релативно јасно генетски контролирани, одбраниот сет на маркери има добра геномска покриеност и експерименталните услови се внимателно стандардизирани. Овие услови не се секогаш целосно исполнети, особено кај обемни и хетерогени колекции како гермплазма од везена пиперка која е анализирана во ова истражување.

Добиените резултати потврдуваат дека SSR-маркерите, според нивните главни карактеристики - кодоминантност, мултиалелност, добра репродуцибилност и релативно рамномерна распределба во геномот, претставуваат робустен и економичен метод за првична процена на генетскиот диверзитет, структуирање на популациите и избор на родителски комбинации за селекција на пиперката и други градинарски култури (Shirasawa et al., 2012; Nicolaï et al., 2013; Vilanova et al., 2014).

Сепак, токму нивната природа - фактот дека голем дел од SSR-локусите се наоѓаат во некодирачки, функционално неутрални региони и не се директно врзани со гени или локуси за квантитативни својства (QTL) за испитуваните агрономски и морфолошки својства, доведува до тоа генотипската дистанца утврдена врз основа на SSR-маркерите да не ја следи секогаш фенотипската дистанца, особено кај комплексни и полигенски својства врз кои силно влијае надворешната средина. Ова јасно се рефлектира и врз вредностите од анализата со Мантел тест, каде добиената многу ниска и статистички незнајачна корелација ($r \approx -0{,}035$; $p = 0{,}964$) меѓу матриците на фенотипска и генетска дистанца укажува на тоа дека морфолошката сличност не е конзистентно паралелна со SSR-профилите. Овој наод е во согласност со претходни истражувања на пиперка каде AFLP/SSR-маркери покажувале слаба или отсутна корелација со морфолошките матрици (Baba et al., 2016; Constantino et al., 2020).

Од друга страна, поновите студии (Taranto et al, 2016; Pereira-Dias et al., 2019; Solomon et al., 2019; Pavan et al., 2020; Tripodi et al., 2022) јасно демонстрираат дека SNP-маркери со висока густина, добиени преку GBS, RAD/ddRAD или таргетирано секвенционирање, нудат значително поголема геномска покриеност, подобра резолуција на популациската структура и поголема веројатност да се наоѓаат во

близина или во рамките на гените и на функционалните региони кои се поврзани со мерените својства, што овозможува пореална процена на врската помеѓу генотипот и фенотипот.

Кога анализите базираат на SNP-маркери често се добива статистички значајна, иако умерена позитивна Мантелова корелација помеѓу фенотипските и генетските матрици, особено кога својствата се добро генетски контролирани и експерименталните услови се стандардизирани.

Во овој контекст, резултатите од нашата SSR-анализа можат да се сметаат за цврста основа за карактеризација и грубо структуирање на германплазмата од македонска везена пиперка, но во иднина логичен и неопходен чекор е да се примени SNP-генотипизација (на пр. GBS или ddRAD) за да се добие пофина дисекција на генетската потструктура, подобро усогласување на молекуларните и фенотипските обрасци и да се идентификуваат кандидат-генски региони што се релевантни за селекција и одржливо управување со оваа вредна локална германплазма.

6. ЗАКЛУЧОЦИ

Во оваа докторска дисертација, кај анализираната колекција од 189 генотипови македонска везена пиперка беше потврдена изразена фенотипска и генотипска варијабилност, што ги нагласува националното значење и вредност на оваа автохтона гермплазма како ресурс за конзервација, селекција и одржливо управување.

Фенотипската карактеризација на квантитативните својства покажа дека фенотипскиот (морфолошкиот) израз кај речиси сите анализирани параметри е статистички значајно условен од генотипот, локацијата и нивната интеракција (генотип × локација) ($p < 0,05$), со што се потврдува силното влијание на надворешната средина врз варијабилноста на морфолошките дескриптори и потребата од мултилокациски пристап при оценување на локални популации.

Во рамки на фенолошките својства, бројот на денови до никнување се издвои како релативно стабилен дескриптор, што е конзистентно со стандардизираните услови на производство на расад, додека деновите до цветање и плодоносење покажаа поголема варијабилност, што укажува на постоење материјал со потенцијал за селекција на раностасност, но со потреба од дополнителна проверка на стабилноста во различни агроеколошки услови.

Морфолошките својства на плодот (должина, ширина, маса и дебелина на перикарп), како и должината на дршката се потврдија како високо информативни дескриптори за диференцијација на морфотипови и имаат директна селекциска и технолошка релевантност за свежа употреба и традиционална преработка (нижење/сушење), иако нивниот фенотипски израз е делумно модифициран од условите на средината. За разлика од нив, бројот на комори се потврди како претежно генотипски условен дескриптор со минимален ефект на локацијата, што го позиционира како релативно стабилен морфолошки маркер со висока вредност за идентификација. Компонентите на продуктивноста, бројот на плодови и приносот по растение, се покажаа како најчувствителни на локацијата и ја рефлектираат специфичната адаптација на одредени генотипови, што имплицира дека селекцијата и препораките за производство треба да се темелат на мултилокациска евалуација, особено кога целта е стабилен принос во варијабилни услови.

Корелациската анализа потврди дека приносот по растение е комплексна особина, која е најсилно позитивно поврзана со масата на плодот, а потоа со ширината и должината на плодот и со бројот на плодови по растение, што укажува дека продуктивноста може да се подобрува преку различни селекциски патеки зависно од целта (крупен плод/квалитет наспроти плодност). Морфолошките својства на плодот се меѓусебно тесно поврзани, поради што селекцијата насочена кон една комерцијално значајна карактеристика може индиректно да придонесе за подобрување и на други својства важни за квалитет и преработка. Истовремено, јасно е изразен компромисот меѓу бројот на плодови по растение и големината/меснатоста на плодот, што налага оптимизација на селекциските цели за да се постигне поволен однос помеѓу приносот и квалитетот. Во однос на фенологијата, приносот не покажа конзистентна зависност од деновите до цветање, но бројот на плодови по растение

има тенденција да биде повисок кај пораните генотипови, а деновите до цветање и плодоносење се синхронизирани преку позитивна поврзаност.
Анализата на главни компоненти (PCA) овозможи да се идентификуваат својствата кои најмногу придонесуваат кон вкупната фенотипска варијабилност, при што првите четири компоненти (Eigen-вредност > 1) објаснуваат 68,94 % од вкупната варијанса и ја потврдуваат изразената фенотипска разновидност и дискриминативната моќ на применетите квантитативни дескриптори. Првата компонента (PC1; 33,5 %) ја дефинира морфолошката „оска на големина на плод“ преку позитивна поврзаност со масата, ширината и должината на плодот, дебелината на перикарпот и должината на дршката, при негативен придонес на бројот на плодови, што дополнително ја потврдува селекциската противтежа помеѓу бројноста и големината на плодовите. Втората компонента (PC2; 14,72 %) претставува приносно-фенолошка оска позитивно дефинирана од приносот и бројот на плодови, а негативно од деновите до цветање и плодоносење, што укажува на тоа дека генотиповите со пократка вегетација имаат тенденција кон повисока продуктивност и претставуваат важен материјал за селекција на раностасни и високоприносни типови. Биплотот (PC1 × PC2) ја потврди високата дивергентност и овозможи практична диференцијација на генотиповите во групи со крупни плодови наспроти групи со повисока плодност, при што се издвојуваат генотипови со висок приносен потенцијал и крупни плодови (98, 54 и 154) и генотипови со доминантна плодност (136, 135 и 137) како перспективни за различни селекциски насоки, а генотипот 174 како фенолошки специфичен материјал што заслужува дополнителна евалуација.

Квалитативната карактеризација потврди значајна морфолошка разновидност и јасна диференцијација меѓу својства со висока генетска стабилност и својства со умерена фенотипска пластичност под влијание на локацијата, при што растителната архитектура најчесто се карактеризира со компактен хабитус и доминација на средно високи генотипови, што укажува на потенцијал за селекција според архитектурата на растението. Кај стеблото беше утврдена целосна мономорфност за цилиндричната форма, додека антоцијанската пигментација на нодиите и влакнавоста покажаа варијабилност што може да има адаптивно значење. Кај цветовите беше регистрирана целосна мономорфност (бела корола без дамка, ѕвончеста форма, мали цветови, виолетови прашници и бели филаменти, толчник под прашниците), што ја потврдува таксономската конзистентност и видовата припадност на целата колекција на C. annuum и упатува на морфологија погодна за самооплодување. Кај плодовите се потврди морфотипска конзистентност во однос на издолжената форма, стабилност на преодната боја со доминација на кафени нијанси и доминација на црвената боја во физиолошка зрелост, како и целосна хомогеност на должината на плацентата (> половина од плодот), додека одредени дескриптори (врат на основата, маргина и констрикција на каликсот, врв на плодот) покажаа умерена локациска варијабилност што ја рефлектира интеракцијата генотип × средина. Доминацијата на тапа дршка, во комбинација со типичната морфологија на плодовите, укажува на долгорочна човекова селекција насочена кон морфотипови погодни за традиционално нижење и сушење, а појавата на констрикција на каликсот кај дел од примероците може да упатува на историски интрогресии, што дополнително ја зголемува научната и селекциската вредност на материјалот. Везеноста се потврди како клучна, уникатна и високо варијабилна карактеристика. Изразена е доминацијата на генотипови со висока покриеност на плодот (67-100 %) со рецки, среден до силен интензитет и претежно хоризонтална ориентација на рецките, што создава основа за развој на

подетални морфолошки дескриптори и идентификација на линии со специфичен тип и степен на везеност. Лутината, оценета органолептички, покажува широка фенотипска распределба со доминација на благи и лути генотипови, во однос на малку лути и многу лути генотипови, што ја потенцира практичната вредност на колекцијата за селекција според намената на производот.

Интегрираната оцена на диверзитетот преку фенотипска дистанца (Gower; 0,075-0,715) и UPGMA-кластеризација идентификуваше 10 фенотипски кластери, со јасно издвоени најслични и најконтрастни парови како референтни точки за фенотипски контраст.

Анализираниот SSR-панел откри широк спектар на генетска дивергентност кај колекцијата, со локуси кои варираат од слабо до исклучително полиморфни. Како најинформативни се издвојуваат CAMS-117, CAMS-647, CAMS-864 и CAMS-885, кои се карактеризираат со високи вредности на очекувана хетерозиготност (He) и индекс на полиморфизам (PIC), обезбедувајќи сигурна основа за разликување на генотипови, процена на генетската структура и поддршка на стратегии за конзервација и селекција. Во рамки на панелот, PIC-вредностите покажуваат широк распон, при што највисоките вредности се поврзани со локуси со поголема алелна бројност, особено CAMS-647 (PIC = 0,898) и CAMS-864, што ја потврдува нивната висока дискриминаторна моќ во анализираниот материјал.

Анализата на генетската дистанца (Nei-Li) и PCoA укажаа на умерена популациска потструктура, при што во колекцијата коегзистираат генотипови со висока генетска сличност и генотипови со целосна генетска дивергентност, што е карактеристично за локални популации со сложена историја на селекција и одржување.

Хиерархиската кластер-анализа резултираше со 10 јасно дефинирани кластери со различна бројност: првите два и последните два кластера содржат 3-7 генотипови со речиси идентични алелни комбинации, додека преостанатите 6 кластери се поголеми групи со изразени подкластери. Севкупно, резултатите потврдуваат широк распон на генетска варијабилност - од речиси идентични до целосно дивергентни генотипови - што ја нагласува високата конзервациска и селекциска вредност на колекцијата.

Тестот Мантел не покажа статистички значајна корелација меѓу фенотипската и генотипската матрица ($r = -0,035$; $p = 0,964$), што укажува на тоа дека морфолошката сличност не соодветствува со генетската сличност која во овој случај базира на SSR-маркери. Овој наод ја потврдува комплементарноста на фенотипската и молекуларната карактеризација и ја нагласува практичната улога на SSR-анализата за детекција на тесно сродни генотипови/потенцијални дупликати и за дефинирање на приоритети за долгорочна конзервација.

Заклучно, добиените резултати обезбедуваат научно заснована рамка за зачувување и валоризација на македонската везена пиперка како автохтона гермплазма. За пофина резолуција на структурата во популациите и подлабока дисекција на односот генотип-фенотип, во идни истражувања е оправдана примена на SNP-генотипизација со висока густина (на пр. GBS/ddRAD), со цел да се идентификуваат геномски региони кои се релевантни за селекција и да се унапредат стратегиите за одржливо управување со овој генетски ресурс.

7. КОРИСТЕНА ЛИТЕРАТУРА

1. Abrham, S. (2019). Genetic variability and heritability study of hot pepper (Capsicum annuum L.) genotypes in Wolaita, Southern Ethiopia. Global Journal of Science Frontier Research: D Agriculture and Veterinary, 19(D4), 31-36.

2. Adeyemo, O. A., Akinleye, O. K., Akinbode, M. O., Bhadmus, O. A., Olowodahunsi, T. R., Owonaro, P. L., Olorunosebi, D. O., Openiyi, T. O., Gabriel, E. O., Oredola, S. Y., Akpan, M. L., Abayomi, K. T., & Nnama, C. D. (2023). Genetic diversity and population structure of a pepper (Capsicum spp.) collection revealed by SSR markers and fruit morphology. African Scientist, 24(3), 388-403. Society for Experimental Biology of Nigeria.

3. Agapie, E., Rotaru, L., Draghici, M., Stanciu, I. A., Costea, C. F., Danciu, A. N., & Oprea, I. R. (2021). Morphological, genetic and phytochemical diversity of pepper (Capsicum spp.) genotypes grown in Romania. Horticulturae, 7(12), 527.

4. Agapie, O. L., & Barcanu, E. (2024). A brief description of cultivated chili peppers. Scientific Papers. Series B, Horticulture, LXVIII(1). University of Agronomic Sciences and Veterinary Medicine of Bucharest.

5. Aguilar-Meléndez, A., Morrell, P. L., Roose, M. L., & Kim, S. C. (2009). Genetic diversity and structure in semiwild and domesticated chiles (Capsicum annuum; Solanaceae) from Mexico. American journal of botany, 96(6), 1190-1202.

6. Albrecht, E., Zhang, D., Saftner, R. A., & Stommel, J. R. (2012). Genetic diversity and population structure of Capsicum baccatum genetic resources. Genetic Resources and Crop Evolution, 59(4), 517-538.

7. Almeida, B. M., Feitoza, L. de L., Celis de Almeida Lopes, Â., Gomes, R. L. F., Almeida, R. da C., Martins, L. do V., & Silva, V. B. (2022). Morphological diversity among Brazilian Capsicum peppers. Ciência Rural, 53(1), Article e20210559.

8. Al-Samarai, F. R., & Al-Kazaz, A. A. (2015). Molecular markers: An introduction and applications. European Journal of Molecular Biotechnology, 9(3), 118-130.

9. Amiteye, S. (2021). Basic concepts and methodologies of DNA marker systems in plant molecular breeding. Heliyon, 7(10), e08093.

10. Anani, P. Y., Bayor, H., Karikari, B., Amegbor, I. K., Nyarko, G., Hudu, A. R., & Labuschagne, M. (2024). Exploring morphological variation and stability in hot pepper (Capsicum annuum) germplasm collection from the northern region of Ghana. Scientia Horticulturae, 337, 113509.

11. Antonio, A. S., Wiedemann, L. S. M., & Veiga Junior, V. F. (2018). The genus Capsicum: A phytochemical review of bioactive secondary metabolites. RSC Advances, 8(45), 25767-25784.

12. Anuradha and Sood S. (2022). Variability and association studies for yield and quality characters among bacterial wilt tolerant advanced breeding lines of bell pepper (Capsicum annuum L.). Ann. Plant Soil Res.24: 447-51.

13. Arjun, K.; Dhaliwal, M.S.; Jindal, S.K.; Fakrudin, B. (2018). Mapping of fruit length related QTLs in interspecific cross (Capsicum annuum L. × Capsicum galapagoense Hunz.) of chilli. Breed. Sci., 68, 219-226.

14. Arpaci, B.B., Erol, U.H. (2024). Relationship between Fruit Maturation, Phytochemical Content, Pungency, and Pun1 Gene Expression in Capsicum Species (Capsicum spp.). Russ J Plant Physiol 71, 177.

15. Arti, D., Mehta, D. K., Vikram, A., Dogra, R., Kumar, R., & Shraddha. (2024). Estimates of genetic variability, correlation and path analysis for yield and yield contributing traits in bell pepper. Indian Journal of Horticulture, 81(4), 379-384.

16. Awasthi, A. (2024). Correlation studies in chili (Capsicum annuum L.) under different nitrogen levels. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 13(4), 178-185.

17. Baba, S. A., Saini, P., Wani, S. H., & Mohiddin, M. A. (2016). Assessment of genetic diversity in different genotypes of chili (Capsicum annuum L.) grown in North Kashmir, India. Journal of Applied and Natural Science, 8(2), 794-798.

18. Baenas, N., Belović, M., Ilic, N., Moreno, D. A., & García-Viguera, C. (2019). Industrial use of pepper (Capsicum annum L.) derived products: Technological benefits and biological advantages. Food chemistry, 274, 872-885.

19. Ballina-Gómez, H.S., Latournerie-Moreno, L., Ruíz-Sánchez, E., Pérez-Gutiérrez, A., & Rosado-Lugo, G. (2013). Morphological characterization of Capsicum annuum L. accessions from southern Mexico and their response to the Bemisia tabaci-Begomovirus complex. Chilean Journal of Agricultural Research, 73, 329-338.

20. Barboza G. E, Carrizo García C, Leiva González S, Scaldaferro M, Reyes X (2019) Four new species of Capsicum (Solanaceae) from the tropical Andes and an update on the phylogeny of the genus. PLOS ONE 14(1): e0209792.

21. Barboza, G. E., García, C. C., de Bem, L., Bianchetti, M. V., & Romero, M. S. (2022). Monograph of wild and cultivated chili peppers (Capsicum L., Solanaceae). PhytoKeys, 200, 1-423.

22. Barchi, L., Lefebvre, V., Sage-Palloix, A.-M., Lantery, S., and Palloix, A. (2009). QTL analysis of plant development and fruit traits in pepper and performance of selective phenotyping. Theor. Appl. Genet. 118, 1157-1171.

23. Batiha, G. E., Alqahtani, A., Ojo, O. A., Shaheen, H. M., Wasef, L., Elzeiny, M., Ismail, M., Shalaby, M., Murata, T., Zaragoza-Bastida, A., Rivero-Perez, N., Magdy Beshbishy, A., Kasozi, K. I., Jeandet, P., & Hetta, H. F. (2020). Biological Properties, Bioactive Constituents, and Pharmacokinetics of Some Capsicum spp. and Capsaicinoids. International journal of molecular sciences, 21(15), 5179.

24. Benson, D. A., Cavanaugh, M., Clark, K., Karsch-Mizrachi, I., Ostell, J., Pruitt, K. D., & Sayers, E. W. (2018). GenBank. Nucleic Acids Research, 46(D1), D41-D47.

25. Bhattarai, A., Nimmakayala, P., Davenport, B., Natarajan, P., Tonapi, K., Kadiyala, S. S., Lopez-Ortiz, C., Ibarra-Muñoz, L., Chakrabarti, M., Benedito, V., Adjeroh, D. A., Balagurusamy, N., & Reddy, U. K. (2024). Genetic tapestry of Capsicum fruit colors: A comparative analysis of four cultivated species. Theoretical and Applied Genetics, 137, Article 130.

26. Bianchi, P. A., da Silva, L. R. A., da Silva Alencar, A. A., Araújo Diniz Santos, P. H., Pimenta, S., Sudré, C. P., … Rodrigues, R. (2020). Biomorphological characterization of Brazilian Capsicum chinense Jacq. Germplasm. Agronomy, 10(3).

27. Bidyananda, N., Jamir, I., Nowakowska, K., Varte, V., Vendrame, W. A., Devi, R. S., & Nongdam, P. (2024). Plant Genetic Diversity Studies: Insights from DNA Marker Analyses. International Journal of Plant Biology, 15(3), 607-640.

28. Blanca, J., Cañizares, J., Cordero, L., Pascual, L., Diez, M. J., & Nuez, F. (2012). Variation revealed by SNP genotyping and morphology provides insight into the origin of the tomato. PLOS ONE, 7(10), e48198.

29. Blümel, M., Dally, N., & Jung, C. (2015). Flowering time regulation in crops - What did we learn from Arabidopsis? Current Opinion in Biotechnology, 32, 121-129.

30. Bobadilla-Larios, V., Esparza-Ibarra, E., Delgadillo-Ruiz, L., Gallegos-Flores, P., & Ayala-Luján, J. L. (2017). Varieties of Chile (Capsicum annuum L.) identified by RAPD markers. Tropical and Subtropical Agroecosystems, 20(3), 465-473.

31. Borovsky, Y., Paran, I. (2008). Chlorophyll breakdown during pepper fruit ripening in the chlorophyll retainer mutation is impaired at the homolog of the senescence-inducible stay-green gene. Theor Appl Genet 117, 235-240.

32. Borovsky, Y., Raz, A., Doron-Faigenboim, A., Zemach, H., Karavani, E., & Paran, I. (2022). Pepper fruit elongation is controlled by Capsicum annuum ovate family protein 20. Frontiers in Plant Science, 12, 815589.

33. Bosland PW, Votava E (2000) Peppers: Vegetable and spice capsicums. Oxford, Wallingford: Cabi.

34. Bosland, P. W., & Votava, E. J. (2012). Peppers: vegetable and spice Capsicums (2nd ed.).

35. Botstein, D., White, R. L., Skolnick, M., & Davis, R. W. (1980). Construction of a genetic linkage map in man using restriction fragment length polymorphisms. American journal of human genetics, 32(3), 314-331.

36. Brilhante, B. D. G., Santos, T. O., Santos, P. H. A. D., Kamphorst, S. H., Neto, J. D. S., Rangel, L. H., Valadares, F. V., Almeida, R. N., Rodrigues, R., Júnior, A. C. S., & Moulin, M. M. (2021). Phenotypic and molecular characterization of Brazilian Capsicum germplasm. Agronomy, 11(5), 854.

37. Bukhari, T., Rana, R.M., Khan, A.I. et al. (2024). Validation of SSR markers for identification of high-yielding and Phytophthora Capsici root rot resistant chilli genotypes. Sci Rep 14, 28569.

38. Cabaleta, E., & Pérez, J. E. (2017). Caracterización morfológica de 15 genotipos de pimiento (Capsicum annuum) cultivados bajo invernadero en Costa Rica. InterSedes, 18(37).

39. Caetano-Anollés, G., & Gresshoff, P. M. (1991). Plant genetic control of nodulation. Annual Review of Microbiology, 45, 345-382.

40. Carrizo García, C., Barfuss, M.H., Sehr, E.M. et al. (2016). Phylogenetic relationships, diversification and expansion of chili peppers (Capsicum, Solanaceae). Molecular Phylogenetics and Evolution, 102, 201-211.

41. Carvalho Lemos, V., Reimer, J. J., & Wormit, A. (2019). Color for Life: Biosynthesis and Distribution of Phenolic Compounds in Pepper (Capsicum annuum). Agriculture, 9(4), 81.

42. Chaim, A.B., Borovsky. Y., Rao, G.U., Tanyolac, B., and Paran, I. (2003). fs3.1: a major fruit shape QTL conserved in Capsicum. Genome. 46(1): 1-9.

43. Chaim, A.B.; Paran, I.; Grube, R.C.; Jahn, M.; Van Wijk, R.; Peleman, J. (2001). QTL mapping of fruit-related traits in pepper (Capsicum annuum). Theor. Appl. Genet. 102, 1016-1028.

44. Chapa-Oliver, A. M., & Mejía-Teniente, L. (2016). Capsaicin: From Plants to a Cancer-Suppressing Agent. Molecules (Basel, Switzerland), 21(8), 931.

45. Cheng, J., Qin, C., Tang, X. et al. (2016). Development of a SNP array and its application to genetic mapping and diversity assessment in pepper (Capsicum spp.). Sci Rep 6, 33293.

46. Cheng, G.-X., Li, R.-J., Wang, M., Huang, L.-J., Khan, A., Ali, M., & Gong, Z.-H. (2018). Variation in leaf color and combine effect of pigments on physiology and resistance to whitefly of pepper (Capsicum annuum L.). Scientia Horticulturae, 229, 215–225.

47. Chesnokov, Y. V. (2018). Genetic markers: Comparative classification of molecular markers. Ovoschi Rossii, 3, 11-15.

48. Chhapekar, S. S., Brahma, V., Rawoof, A., Kumar, N., Gaur, R., Jaiswal, V., Kumar, A., Yadava, S. K., Kumar, R., Sharma, V., & Ramchiary, N. (2020). Transcriptome profiling, simple sequence repeat markers development and genetic diversity analysis of potential industrial crops Capsicum chinense and Capsicum frutescens of Northeast India. Industrial Crops and Products, 154, 112687.

49. Cho, L. H., Yoon, J., & An, G. (2017). The control of flowering time by environmental factors. The Plant journal : for cell and molecular biology, 90(4), 708-719.

50. Choi H., Back Seungki , Kim Geon Woo , Lee Kyeongseok , Venkatesh Jelli , Lee Hyo Beom , Kwon Jin-Kyung , Kang Byoung-Cheorl (2023). Development of a speed breeding protocol with flowering gene investigation in pepper (Capsicum annuum). Frontiers in Plant Science, Volume 14, https://www.frontiersin.org/journals/plant-science/articles/10.3389/fpls.2023.1151765.

51. Christov, N. K., Tsonev, S., Todorova, V., & Todorovska, E. G. (2021). Genetic diversity and population structure analysis - a prerequisite for constructing a mini core collection of Balkan Capsicum annuum germplasm. Biotechnology & Biotechnological Equipment, 35(1), 1010-1023.

52. Chunthawodtiporn, J., Hill, T., Stoffel, K., & Van Deynze, A. (2018). Quantitative trait loci controlling fruit size and other horticultural traits in bell pepper (Capsicum annuum). Plant Genome, 11(1), 160125.

53. Clark, R. & Lee, S.-H. (2016). Anticancer properties of capsaicin against human cancer. Anticancer Research, 36(3), 837-844.

54. Cohen, O., Borovsky, Y., David-Schwartz, R., Paran, I. (2012). CaJOINTLESS is a MADS-box gene involved in suppression of vegetative growth in all shoot meristems in pepper. J. Exp. Bot. 63 (13), 4947-4957.

55. Copati, M., Torres, L., Dariva, F., Pessoa, H., Almeida, G., Nascimento, A. C., & Nascimento, M. (2022). Combining quantitative and qualitative descriptors to predict genetic diversity in Capsicum. Asian Journal of Crop Science, 16(06), 706-801.

56. Corte, A. D., Moda-Cirino, V., & Destro, D. (2002). Adaptability and phenotypic stability in early common bean cultivars and lines. Crop Breeding and Applied Biotechnology, 2, 35-42.

57. Costa, M. P. S. D., do Rêgo, M. M., da Silva, A. P. G., do Rêgo, E. R., & Barroso, P. A. (2016). Characterization and genetic diversity of pepper (Capsicum spp.) parents and interspecific hybrids using morphological and molecular markers. Genetics and Molecular Research, 15(2), gmr.15027652.

58. da Veiga, V. F., Jr., Wiedemann, L. S. M., Araujo, C. P. D., Jr., & Antonio, A. D. S. (2022). Chemistry and nutritional effects of Capsicum. The Royal Society of Chemistry.

59. Danojević, D., & Medic-Pap, S. (2018). Different multivariate analysis for fruit traits in sweet pepper breeding.

60. Dantas, A.P. Quemel, J.S. Romero, J.O. Santos, A.D. Lopes (2022). Genetic diversity among pepper (Capsicum spp.) accessions estimated by microsatellite markers. Genet. Mol. Res. 21(1): GMR18953.

61. Datta, A., Mondal, S., & Bairagi, P. (2013). Morphological characterization of fifty-five chili (Capsicum annuum L.) genotypes. Journal of Crop and Weed, 9(2), 273-277.

62. de Azevedo-Meleiro, C. H., & Rodriguez-Amaya, D. B. (2009). Qualitative and quantitative differences in the carotenoid composition of yellow and red peppers determined by HPLC-DAD-MS. Journal of Separation Science, 32(21), 3652-3658.

63. de la Cruz-Ricardez, D., Lagunes-Espinoza, L. del C., Ortiz-García, C. F., Hernández-Nataren, E., Soto- Perez, R. M., & Acosta-Pech, R. G. (2023). Phenology, yield, and phytochemicals of Capsicum spp. in response to shading. Botanical Sciences, 101(3), 865-882.

64. Dhaliwal, M. S., Jindal, S. K., Gaikwad, A. K., & Singh, K. (2013). Genetic Diversity Analysis and DNA Fingerprinting of Elite Chilli Pepper Lines Using SSR Markers. International Journal of Vegetable Science, 19(3), 207-216.

65. Di Dato, F., Parisi, M., Cardi, T. et al. (2015). Genetic diversity and assessment of markers linked to resistance and pungency genes in Capsicum germplasm. Euphytica 204, 103-119.

66. Ding, Y., Shi, Y., & Yang, S. (2020). Molecular regulation of plant responses to environmental temperatures. Molecular Plant, 13(4), 544-564.

67. do Nascimento, A. M. M., Ruiz-Gonzalez, R., Martínez-Martínez, V., Medeiros, A. M., Santos, F. S. d., Rêgo, E. R. d., Pimenta, S., Sudré, C. P., Bento, C. d. S., Cambra, C., & Barroso, P. A. (2025). Ornamental potential classification and prediction for pepper plants (Capsicum spp.): A comparison using morphological measurements and RGB images as data source. Applied Sciences, 15(14), 7801.

68. Dolkar, D., Sharma, M., & Verma, S. (2015). Genetic variability and correlation studies in Capsicum. Journal of Hill Agriculture, 6(2), 152-157.

69. Dong, Z., Hao, Y., Zhao, Y., Tang, W., Wang, X., Li, J., Wang, L., Hu, Y., Guan, X., Gu, F., Liu, Z., & Zhang, Z. (2024). Genome-Wide Analysis of the TCP Transcription Factor Gene Family in Pepper (Capsicum annuum L.). Plants (Basel, Switzerland), 13(5), 641.

70. Drvoshanova, B., Ivanovska, S., Jankulovska, M., & Popsimonova, G. (2022). Variation of fruit morphological traits in Capsicum annuum L. germplasm collection from North Macedonia. Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences, 76(1), 26-33.

71. Drvoshanova, B., Ivanovska, S., Jankulovska, M., & Popsimonova, G. (2023). Phenotypic diversity of local pepper (Capsicum annuum L.) varieties intended for dehydration. Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences, 77(2), 16-25.

72. Du H.Yang J.Chen B.Zhang X.Zhang J.Yang K. (2019). Target sequencing reveals genetic diversity, population structure, core-SNP markers, and fruit shape-associated loci in pepper. BMC Plant Biol.19:578.

73. Dulloo, M. E., Thormann, I., Fiorino, E., De Felice, S., Rao, V. R., & Snook, L. (2013). Trends in research using plant genetic resources from germplasm collections: From 1996 to 2006. Crop Science, 53(4), 1217-1227.

74. Dulloo, M.E. (2021). Plant genetic resources: A review of current research and future needs (1st ed.). Burleigh Dodds Science Publishing.

75. Duranova, H., Valkova, V. & Gabriny, L. (2022). Chili peppers (Capsicum spp.): the spice not only for cuisine purposes: an update on current knowledge. Phytochem Rev 21, 1379-1413.

76. Echave, J., Pereira, A. G., Carpena, M., Prieto, M. Á., & Simal-Gándara, J. (2020). Capsicum seeds as a source of bioactive compounds: Biological properties, extraction systems, and industrial application. In A. Dekebo (Ed.), Capsicum. IntechOpen.

77. Edakkalathur, E., Kuriakose, N., & Varghese, J. (2024). Morphological characterization of hot pepper (Capsicum spp.) accessions from Kerala, India. International Journal of Plant Sciences, 19(1), 19-24.

78. Espley, R. V., & Jaakola, L. (2023). The role of environmental stress in fruit pigmentation. Plant, Cell & Environment, 46(12), 3663-3679.

79. Egan, A. N., Moore, S., Stellari, G. M., Kang, B.-C., & Jahn, M. M. (2019). Tandem gene duplication and recombination at the AT3 locus in the Solanaceae, a gene essential for capsaicinoid biosynthesis in Capsicum. PLoS ONE, 14(1), e0210510.

80. EURISCO Catalogue, https://eurisco.ipk-gatersleben.de/apex/eurisco/r/eurisco/eurisco-download-by-ni (2025-12-20)]

81. FAO. 2023. World Food and Agriculture - Statistical Yearbook 2023. Rome.

82. FAO. 2024. World Food and Agriculture - Statistical Yearbook 2024. Rome.

83. Filyushin, M.A., Dzhos, E.A., Shchennikova, A.V. et al. (2020). Dependence of Pepper Fruit Colour on Basic Pigments Ratio and Expression Pattern of Carotenoid and Anthocyanin Biosynthesis Genes. Russ J Plant Physiol 67, 1054-1062.

84. Filyushin, M.A., Shchennikova, A.V. & Kochieva, E.Z. (2023). The Relationship between the Anthocyanin Content with the Expression Level of the Anthocyanin Biosynthesis Pathway Regulatory and Structural Genes in Pepper Capsicum L. Species. Russ J Genet 59, 900-910.

85. Food and Agriculture Organization of the United Nations (FAO), International Fund for Agricultural Development (IFAD), United Nations Children's Fund (UNICEF), World Food Programme (WFP), & World Health Organization (WHO). (2024). The state of food security and nutrition in the world 2024: Financing to end hunger, food insecurity and malnutrition in all its forms. FAO.

86. Food and Agriculture Organization of the United Nations. (2019). World Food and Agriculture - Statistical Pocketbook 2019. Rome, Italy: FAO.

87. Fortunato, F. L. G., do Rêgo, E. R., de Carvalho, M. G., dos Santos, C. A. P., & do Rêgo, M. M. (2019). Genetic diversity in ornamental pepper plants. Comunicata Scientiae, 10(3), 364-375.

88. Francini, A.; Romano, D.; Toscano, S.; Ferrante, A. (2022). The Contribution of Ornamental Plants to Urban Ecosystem Services. Earth 2022, 3, 1258-1274.

89. Franić, M., Poljuha, D., Žižić, M., & Grubišić, D. (2021). Morphological and genetic diversity of Istrian garlic ecotypes. Acta Horticulturae, 1301, 41-48.

90. Gálvez-Muñoz, Y. A., Cea-Migenes, M. E., Ruíz Salazar, R., Castañón-Nájera, G., Latournerie-Moreno, L., & Ramírez-Meraz, M. (2024). Genetic differences and population structure of Capsicum spp. populations with simple sequences repets markers (SSRs). Bioagro, 36(1), 27-36.

91. Gomes, G. P., Baba, V. Y., Santos, O. P., Sudré, C. P., Bento, C. S., Rodrigues, R., & Gonçalves, L. S. A. (2019). Combinations of distance measures and clustering algorithms in pepper germplasm characterization. Horticultura Brasileira, 37(2), 172-179.

92. González-Pérez, S., Garcés-Claver, A., Mallor, C., Sáenz de Miera, L. E., Fayos, O., Pomar, F., Merino, F., & Silvar, C. (2014). New insights into Capsicum spp. relatedness and the diversification process of Capsicum annuum in Spain. PLOS ONE, 9(12), e116276.

93. Gower, J. C. (1971). A general coefficient of similarity and some of its properties. Biometrics, 27(4), 857-871.

94. Grand View Research. (2023). Global capsicum market size, share & trends analysis report. Retrieved February 29, 2025, from https://www.grandviewresearch.com/industry-analysis/capsicum-market-report

95. GRIN-Global. (2025). Descriptor detail (ID 116016). U.S. Department of Agriculture, National Plant Germplasm System. Retrieved February 25, 2025, from https://npgsweb.ars-grin.gov/gringlobal/descriptordetail?id=116016

96. Gruber Karl. (2017). The living library. Nature, 544.

97. Grünig, N., Horz, J. M., & Pucker, B. (2025). Diversity and ecological functions of anthocyanins. BMC Plant Biology, 26, 146.

98. Guan, C., Jin, Y., Zhang, Z., Cao, Y., Wu, H., Zhou, D., Shao, W., Yang, C., Ban, G., Ma, L., Wen, X., Chen, L., Cheng, S., Deng, Q., Yu, H., & Wang, L. (2024). Fine Mapping and Candidate Gene Analysis of Two Major Quantitative Trait Loci, qFW2.1 and qFW3.1, Controlling Fruit Weight in Pepper (Capsicum annuum). Genes, 15(8), 1097.

99. Guimarães, M. E. da S., Freire, A. I., Oliveira, A. C. R. de, Pereira, A. M., Gonçalves, D. N., & Finger, F. L. (2021). Genetic diversity of pepper genotypes for use as ornamental plants. Comunicata Scientiae, 12, e3693.

100. Guo, G., Pan, B., Yi, X., Khan, A., Zhu, X., Ge, W., Liu, J., Diao, W., & Wang, S. (2023). Genetic diversity between local landraces and current breeding lines of pepper in China. Scientific Reports, 13, Article 4058.

101. Gupta, M., Chyi, Y.-S., Romero-Severson, J., & Owen, J. L. (1994). Amplification of DNA markers from evolutionarily diverse genomes using single primers of simple-sequence repeats. Theoretical and Applied Genetics, 89(5), 998-1006.

102. Gurung, T., Sitaula, B K, Penjor, T., & Tshomo, D. (2020). Genetic diversity of chili pepper (Capsicum spp.) genotypes grown in Bhutan based on morphological characters. In SABRAO Journal of Breeding and Genetics (Vol. 52, Issue 4).

103. Guzmán, F.A., Moore, S., de Vicente, M.C. et al. (2020). Microsatellites to enhance characterization, conservation and breeding value of Capsicum germplasm. Genet Resour Crop Evol 67, 569-585.

104. Han, K., Jeong, H.-J., Yang, H.-B., Kang, S.-M., Kwon, J.-K., Kim, S., Choi, D., & Kang, B.-C. (2016). An ultra-high-density bin map facilitates high-throughput QTL mapping of horticultural traits in pepper (Capsicum annuum). DNA Research, 23(2), 81-91.

105. Haque, M., Ishtiaque, S., Islam, M., Mujahidi, T., & Rahim, M. (2021). Molecular profiling of chilli germplasm by using SSR marker. SAARC Journal of Agriculture, 19(1), 1-13.

106. Hatfield, J. L., & Prueger, J. H. (2015). Temperature extremes: Effect on plant growth and development. Weather and Climate Extremes, 10, 4-10.

107. Hasan, N., Choudhary, S., Naaz, N., Sharma, N., Budakoti, M., Joshi, D. C., Bhinda, M. S., & Laskar, R. A. (2024). Identification and characterization of Capsicum mutants using biochemical, physiological, and SSR markers. Journal of Genetic Engineering and Biotechnology, 22(4), 100447.

108. Hearne, C. M., Ghosh, S., & Todd, J. A. (1992). Microsatellites for linkage analysis of genetic traits. Trends in Genetics, 8(8): 288-294

109. Hernández-Pérez, T., Gómez-García, M. R., Valverde, M. E. & Paredes-López, O. (2020). Capsicum annuum (hot pepper): An ancient Latin-American crop with outstanding bioactive compounds and nutraceutical potential. Comprehensive Reviews in Food Science and Food Safety, 19(6): 2972-2993.

110. Hill, A. T., Chunthawodtiporn, J., Ashrafi, H., Stoffel, K., Weir, A., & van Deynze, A. (2017). Regions Underlying Population Structure and the Genomics of Organ Size Determination in Capsicum annuum. The Plant Genome, 10(3):1-14. DOI: 10.3835/plantgenome2017.03.0026

111. Hong, J.-P., Ro, N., Lee, H.-Y., Kim, G. W., Kwon, J.-K., Yamamoto, E., & Kang, B.-C. (2020). Genomic selection for prediction of fruit-related traits in pepper (Capsicum spp.). Frontiers in Plant Science, 11, 570871.

112. Hurtado-Hernandez, H. & Smith, P.G. (1985). Inheritance of mature fruit color in Capsicum annuum L. Journal of Heredity, 76(3): 211-213.

113. Hussain F, Malik A, Khan N. (2021). Nitrogen and its effect on capsicum yield attributes. Agricultural Science Digest. 41(1):33-40

114. Ibarra-Legarda, K. C., Robles-Hernández, L., Infante-Ramírez, R., Gonzalez-Franco, A. C., Delgado-Gardea, M. C. E., & Hernández-Huerta, J. (2025). Morphological characterization and biostimulation of growth, production, and quality of ‘chiltepín’ (Capsicum annuum var. glabriusculum) using an agroecological approach. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 53(2), 14406.

115. Ince, A. G., Karaca, M., & Onus, A. N. (2010). Polymorphic Microsatellite Markers Transferable Across Capsicum Species. Plant Molecular Biology Reporter, 28(2), 285-291.

116. Indrabi, S. A., Malik, A. A., Hussain, K., Malik, G., Narayan, S., Akhter, A., Sultan, A., Javeed, I., & Rashid, M. (2022). Evaluation of chilli (Capsicum annuum L.) genotypes for growth and yield attributing traits. Journal of Community Mobilization and Sustainable Development, 17(2), 635-642.

117. International Board for Plant Genetic Resources., Asian Vegetable Research and Development Center., & Centro Agronómico Tropical de Investigación y Enseñanza. (1995). Descriptors for Capsicum (Capsicum spp.) = Descriptores para Capsicum (Capsicum spp.).

118. Isaacson, T., Kosma, D. K., Matas, A. J., Buda, G. J., He, Y., Yu, B., Pravitasari, A., Batteas, J. D., Stark, R. E., Jenks, M. A., & Rose, J. K. C. (2009). Cutin deficiency in the tomato fruit cuticle consistently affects resistance to microbial infection and biomechanical properties, but not transpirational water loss. The Plant Journal, 60(2), 363-377.

119. Isbell, F., Craven, D., Connolly, J., Loreau, M., Schmid, B., Beierkuhnlein, C., Bezemer, T. M., Bonin, C., Bruelheide, H., de Luca, E., Ebeling, A., Griffin, J. N., Guo, Q., Hautier, Y., Hector, A., Jentsch, A., Kreyling, J., Lanta, V., Manning, P., Meyer, S. T., Mori, A. S., Naeem, S., Niklaus, P. A., Polley, H. W., Reich, P. B., Roscher, C., Seabloom, E. W., Smith, M. D., Thakur, M. P., Tilman, D., Tracy, B. F., van der Putten, W. H., van Ruijven, J., Weigelt, A., Weisser, W. W., Wilsey, B., & Eisenhauer, N. (2015). Biodiversity increases the resistance of ecosystem productivity to climate extremes. Nature, 526(7574), 574-577.

120. Islam, M., Saha, S., Akand, H., & Rahim, A. (2011). Effect of spacing on the growth and yield of sweet pepper (Capsicum annuum L.). Journal of Central European Agriculture, 12(2), 328-335.

121. Ivanovska, S., & Andonov, S. (2018). Agrobiodiversity in Southeast Europe-assessment and policy recommendations 1 country report-Macedonia (Ms. Irena Djimrevska, P. PhD; Mr. Hugo Rivera, P. Mr.

Helmut Gaugitsch, P. Mr. Andreas Bartel, & P. Mr. Stefan Schindler, Eds.). Deutsche Gesellschaft für Internationale Zusammenarbeit (GIZ) GmbH.

122. Jankulovska, M., Ivanovska, S., & Sandeva Atanasova, N. (2019). Macedonian autochthonous varieties: embroidered peppers (Capsicum annuum L.). Journal of Agricultural, Food and Environmental Sciences, 73(1), 75-82.

123. Jansasithorn, R., East, A. R., Hewett, E. W., & Heyes, J. A. (2014). Skin cracking and postharvest water loss of Jalapeño chilli. Scientia Horticulturae, 175, 201-207.

124. Jarret, R. L., Barboza, G. E., Batista, F. R. da C., Berke, T., Chou, Y.-Y., Hulse-Kemp, A., Ochoa-Alejo, N., Tripodi, P., Veres, A., Carrizo Garcia, C., Csillery, G., Huang, Y.-K., Kiss, E., Kovacs, Z., Kondrak, M., Arce-Rodriguez, M. L., Scaldaferro, M. A., & Szoke, A. (2019). Capsicum—An abbreviated compendium. Journal of the American Society for Horticultural Science, 144(1), 3-22.

125. Jayanth, K. V., Sanap, P. B., & Harshitha, M. (2024). Morphological evaluation of F4 progenies of chilli (Capsicum annuum L.) under Konkan conditions. Journal of Plant Development Sciences, 16(2), 59-70.

126. Joshi, P., Yasin, M. and Sundaram, P. (2018).Genetic Variability, Heritability and Genetic Advance Study for Seed Yield and Yield Component Traits in a Chickpea Recombinant Inbred Line (RIL) Population, Int. J. Pure App. Biosci. 6(2): 136-141.

127. Joshi, U., Rana, D. K., Singh, V., & Bhatt, R. (2020). Morphological characterization of chilli (Capsicum annuum L.) genotypes. Applied Innovative Research, 2(1), 231-236.

128. Kapoor, L., Simkin, A. J., George Priya Doss, C., & Siva, R. (2022). Fruit ripening: dynamics and integrated analysis of carotenoids and anthocyanins. BMC plant biology, 22(1), 27.

129. Karaca, M. (2002). Simple sequence repeat (SSR) markers linked to the Ligon Lintless (Li1) mutant in cotton. Journal of Heredity, 93(3), 221-227.

130. Karaca, M., & Ince, A.G. (2019). Conservation of Biodiversity and Genetic Resources for Sustainable Agriculture. Innovations in Sustainable Agriculture.

131. Kaur, S., Tiwari, V., Kumari, A., Chaudhary, E., Sharma, A., Ali, U., & Garg, M. (2023). Protective and defensive role of anthocyanins under plant abiotic and biotic stresses: An emerging application in sustainable agriculture. Journal of Biotechnology, 361, 12-29.

132. Kerchev, P. I., Fenton, B., & Foyer, C. H. (2012). Plant responses to insect herbivory: interactions between photosynthesis, reactive oxygen species and hormonal signalling pathways. Plant, Cell & Environment, 35(2), 441-453.

133. Keren-Keiserman, A., Tanami, Z., Shoseyov, O., & Ginzberg, I. (2004). Peroxidase activity associated with suberization processes of the muskmelon (Cucumis melo) rind. Physiologia plantarum, 121(1), 141-148.

134. Khan, N., Ahmed, M. J., Shah, S. Z. A., Shehzad, T., Ahmed, M., Bashir, S., & Hamid, A. (2020). Morphological and agronomic characterization of (Capsicum annuum L.) germplasm in Pakistan. Pure and Applied Biology, 9(2), 1603-1612.

135. Khan, A., Rehman, M. U., & Ullah, S. (2025). Morphological traits association with yield in bell pepper. International Journal of Horticultural Science, 14(1), 33-42.

136. Khan, N., Kashif Khaqan, & Muhammad Jamil Ahmed. (2025). Genetic diversity exploration in (Capsicum annuum L.) sweet pepper germplasm through chemical and morphological characterization. Pure and Applied Biology, 14(2).

137. Khanuja, S. P. S., Shasany, A. K., Darokar, M. P., & Kumar, S. (1999). Rapid isolation of DNA from dry and fresh samples of plants producing large amounts of secondary metabolites and essential oils. Plant Molecular Biology Reporter, 17(1), 74-81.

138. Khokhar, E. S., Lozada, D. N., Khan, M. I., & Nourbakhsh, S. S. (2025). Phenotypic variability of plant architecture, easy destemming, and yield for accelerated selection for mechanical harvestability in chile pepper. Scientific Reports, 15(1), 12161.

139. Khokhar, E. S., Lozada, D. N., Nankar, A. N., Hernandez, S., Coon, D., Kaur, N., & Nourbakhsh, S. S. (2022). High-throughput Characterization of Fruit Phenotypic Diversity among New Mexican Chile Pepper (Capsicum spp.) Using the Tomato Analyzer Software. HortScience, 57(12), 1507-1517.

140. Khoury, C. K., Greene, S., Krishnan, S., Miller, A. J., & Moreau, T. (2020). Crop wild relatives of the United States require urgent conservation action. Proceedings of the National Academy of Sciences, 117(52), 33351-33357.

141. Khoury, C. K., Brush, S., Costich, D. E., Curry, H. A., de Haan, S., Engels, J. M. M., et al. (2022). Crop genetic erosion: understanding and responding to loss of crop diversity. New Phytologist, 233(1), 84-118.

142. Kim, S.; Park, M.; Yeom, S.I.; Kim, Y.M.; Lee, J.M.; Lee, H.A.; Seo, E.; Choi, J.; Cheong, K.; Kim, K.T. (2014) Genome sequence of the hot pepper provides insights into the evolution of pungency in Capsicum species. Nat. Genet. 46, 270-278.

143. Kirii, K., Maehara, K., Fukumoto, Y., Arai, K., Naganuma, K., Tamura, N., … & Kashiwagi, T. (2017). Genetic analysis of pungency in pepper (Capsicum annuum L.) and development of a gene-specific marker for pungency. Journal of the Japanese Society for Horticultural Science, 86(3), 263-270.

144. Koeda, S., Sato, K., Saito, H., Nagano, A. J., Yasugi, M., Kudoh, H., et al. (2019). Mutation in the putative ketoacyl-ACP reductase CaKR1 induces loss of pungency in Capsicum. Theor. Appl. Genet. 132 (1), 65-80.

145. Koeda, S., Sato, K., Tomi, K., Tanaka, Y., Takisawa, R., Hosokawa, M., et al. (2014). Analysis of non-pungency, aroma, and origin of a Capsicum chinense cultivar from a Caribbean island. J. Japanese. Soc. Hortic. Sci. 83, 244-251.

146. Koleva-Gudeva, L., Mitrev, S., Maksimova, V., & Spasov, D. (2013). Content of capsaicin extracted from hot pepper (Capsicum annuum ssp. microcarpum L.) and its use as an ecopesticide. Hemijska industrija, 67(4), 671-675.

147. Kondo, F., Umeda, K., Sudasinghe, S. P., Yamaguchi, M., Aratani, S., Kumanomido, Y., Nemoto, K., Nagano, A. J., & Matsushima, K. (2023). Genetic analysis of pungency deficiency in Japanese chili pepper ‘Shishito’ (Capsicum annuum) revealed its unique heredity and brought the discovery of two genetic loci involved with the reduction of pungency. Molecular Genetics and Genomics, 298(1), 201-212.

148. Kong, Q., Zhang, G., Chen, W., Zhang, Z., & Zou, X. (2012). Identification and development of polymorphic EST-SSR markers by sequence alignment in pepper, Capsicum annuum (Solanaceae). American Journal of Botany, 99(2).

149. Konieczny, A., & Ausubel, F. M. (1993). A procedure for mapping Arabidopsis mutations using co-dominant ecotype-specific PCR-based markers. The Plant journal : for cell and molecular biology, 4(2), 403-410. https://doi.org/10.1046/j.1365-313x.1993.04020403.x

150. Kosma, D. K., Parsons, E. P., Isaacson, T., Lü, S., Rose, J. K., & Jenks, M. A. (2010). Fruit cuticle lipid composition during development in tomato ripening mutants. Physiologia plantarum, 139(1), 107-117. https://doi.org/10.1111/j.1399-3054.2009.01342.x

151. Kraft, K. H., Brown, C. H., Nabhan, G. P., Luedeling, E., De Jesús Luna Ruiz, J., Coppens d’Eeckenbrugge, G., Hijmans, R. J., & Gepts, P. (2014). Multiple lines of evidence for the origin of domesticated chili pepper, Capsicum annuum, in Mexico. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(17), 6165-6170.

152. Kumar, L. S. (1999). DNA markers in plant improvement: An overview. Biotechnology Advances, 17(2-3), 143-182.

153. Kumari, V., Singh, J., Sharma, D., & Mishra, S. (2017). Evaluation of Chilli Genotypes for Growth and Fruit Yield Attributing Traits under Chhattisgarh Plain Conditions. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 6(11), 3478-3483.

154. Landi, M., Tattini, M., & Gould, K. S. (2015). Multiple functional roles of anthocyanins in plant-environment interactions. Environmental and Experimental Botany, 119, 4-17.

155. Lee, J. M., Nahm, S. H., Kim, Y. M., & Kim, B. D. (2004). Characterization and molecular genetic mapping of microsatellite loci in pepper. Theoretical and Applied Genetics, 108(4), 619-627.

156. Lee, H.-R., Cho, M.-C., Kim, H.-J., Park, S.-W., & Kim, B.-D. (2008). Marker development for erect versus pendant-orientated fruit in Capsicum annuum L. Molecules and Cells, 26(6), 548-553.

157. Lee, H.-Y., Ro, N.-Y., Patil, A., Lee, J.-H., Kwon, J.-K., & Kang, B.-C. (2020). Uncovering candidate genes controlling major fruit-related traits in pepper via genotype-by-sequencing based QTL mapping and genome-wide association study. Frontiers in Plant Science, 11, 1100.

158. Lee, H.-Y., Ro, N.-Y., Jeong, H.-J., Kwon, J.-K., Jo, J., Ha, Y., Jung, A., Han, J.-W., Venkatesh, J., & Kang, B.-C. (2016). Genetic diversity and population structure analysis to construct a core collection from a large Capsicum germplasm. BMC Genetics, 17(1), 142.

159. Lee, J. M., Nahm, S. H., Kim, Y. M., & Kim, B. D. (2016). Characterization and molecular mapping of SSR loci in pepper (Capsicum annuum L.). Theoretical and Applied Genetics, 114(6), 1003-1016.

160. Lendzian, K. J. (2006). Survival strategies of plants during secondary growth: barrier properties of phellems and lenticels towards water, oxygen, and carbon dioxide. Journal of Experimental Botany, 57(11), 2535-2546.

161. Li, D., Liu, C., Shen, L., Wu, Y., Chen, H., Robertson, M., et al. (2008). A repressor complex governs the integration of flowering signals in Arabidopsis. Dev. Cell 15 (1), 110-120.

162. Li, B., Yang, M., Shi, R., & Ye, M. (2019). Insecticidal activity of natural capsaicinoids against several agricultural insects. Natural Product Communications, 14(7).

163. Liang, X., Li, Q., Cao, L., et al. (2023). Natural allelic variation in the EamA-like transporter, CmSN, is associated with fruit skin netting in melon. Theoretical and Applied Genetics, 136, 192.

164. Liang, X., Wang, P., Luo, C., Li, X., Mao, W., Hou, J., Fan, J., Guo, Y., Cheng, Z., Li, Q., & Hu, J. (2024). CmSN Regulates Fruit Skin Netting Formation in Melon. Horticulturae, 10(10), 1115.

165. Likeng-Li-Ngue, B. C., Nyouma, A., Ndiang, Z., Mbo Nkoulou, L. F., Asseng Amba, D.-B., Mvogo, B., Molo, T., Molo, N. S., Zoa, F. B., Bell, J. M., & Ngalle, H. B. (2025). Genetic Variability, heritability and path analysis identify direct selection criteria for seed number per fruit and attributing traits in chilli (Capsicum annuum L.). American Journal of Plant Sciences, 16(5), 559-576.

166. Lima, M. F., Carvalho, S. I. C., Ragassi, C. F., Bianchetti, L. B., Faleiro, F. G., & Reifschneider, F. J. B. (2017). Characterization of a pepper collection (Capsicum frutescens L.) from Brazil. Genetics and Molecular Research, 16(3).

167. Liu, J., Wang, H., Liu, M., Liu, J., Shen, S. et al. (2021). Hairiness Gene Regulated Multicellular, Non-Glandular Trichome Formation in Pepper Species. Frontiers in Plant Science, 12:784755.

168. Liu F, Zhao J, Sun H, Xiong C, Sun X, Wang X, Wang Z, Jarret R, Wang J, Tang B, Xu H, Hu B, Suo H, Yang B, Ou L, Li X, Zhou S, Yang S, Liu Z, Yuan F, Pei Z, Ma Y, Dai X, Wu S, Fei Z, Zou X. (2023). Genomes of cultivated and wild Capsicum species provide insights into pepper domestication and population differentiation. Nat Commun. 14(1):5487.

169. Liu, T., Dong, Y., Gao, S., Zhou, Y., Liu, D., Wang, J., Liu, Z., Deng, Y., & Li, F. (2024). Identification of CaPCR1, an OFP gene likely involved in pointed versus concave fruit tip regulation in pepper (Capsicum annuum L.) using recombinant inbred lines. TAG. Theoretical and applied genetics. Theoretische und angewandte Genetik, 137(7), 161.

170. Liu, G., Feng, H., Fan, J., Li, X., Zhang, Y., & Chen, W. (2025). Genetic diversity analysis of pepper (Capsicum annuum L.) germplasm resources based on the phenotypic traits. Horticultural Advances, 3, 27.

171. López-Marín, J., Gálvez, A., del Amor, F. M., Manera, F. J., Carrero-Blanco, J., & Brotons-Martínez, J. M. (2022). Photoselective shade netting in a sweet pepper crop accelerates ripening period and enhances the overall fruits quality and yield. Journal of Agricultural Science and Technology, 24(5), 1173-1188.

172. Lopez-Moreno H, Basurto-Garduño AC, Torres-Meraz MA, Diaz-Valenzuela E, Arellano-Arciniega S, Zalapa J, Sawers RJH, Cibrián-Jaramillo A, Diaz-Garcia L. Genetic analysis and QTL mapping of domestication-related traits in chili pepper (Capsicum annuum L.). Front Genet. 2023 May 15;14:1101401.

173. Lozada, D. N., Bosland, P. W., Barchenger, D. W., Haghshenas-Jaryani, M., Sanogo, S., & Walker, S. (2022). Chile pepper (Capsicum) breeding and improvement in the “multi-omics” era. Frontiers in Plant Science, 13, Article 879182.

174. Luby, J.J. & Shaw, D.V. (2009) Plant breeders' perspectives on improving yield and quality traits in horticultural food crops. HortScience, 44, 20-22.

175. Luján-Méndez, F., Roldán-Padrón, O., Castro-Ruíz, J. E., López-Martínez, J., & García-Gasca, T. (2023). Capsaicinoids and Their Effects on Cancer: The “Double-Edged Sword” Postulate from the Molecular Scale. Cells, 12(21), 2573.

176. Lyamichev, V., Brow, M. A., & Dahlberg, J. E. (1993). Structure-specific endonucleolytic cleavage of nucleic acids by eubacterial DNA polymerases. Science (New York, N.Y.), 260(5109), 778-783.

177. Ma, X., Qiao, Y.-M., Li, Y., Yu, Y.-N., & Gong, Z.-H. (2022). Identification of Fruit Traits Related QTLs and a Candidate Gene, CaBRX, Controlling Locule Number in Pepper (Capsicum annuum L.). Horticulturae, 8(2), 146.

178. Manivannan, A., Kim, J. H., Yang, E. Y., Ahn, Y. K., Lee, E. S., Choi, S., & Kim, D. S. (2018). Next-Generation Sequencing Approaches in Genome-Wide Discovery of Single Nucleotide Polymorphism Markers Associated with Pungency and Disease Resistance in Pepper. BioMed research international, 2018, 5646213.

179. Mantel N. (1967). The detection of disease clustering and a generalized regression approach. Cancer research, 27(2), 209-220.

180. Martínez-Ispizua, E., Calatayud, Á., Marsal, J. I., Mateos-Fernández, R., Díez, M. J., Soler, S., Valcárcel, J. V., & Martínez-Cuenca, M.-R. (2022). Phenotypic divergence among sweet pepper landraces assessed by agro-morphological characterization as a biodiversity source. Agronomy, 12(632).

181. Mattila, H., & Tyystjärvi, E. (2023). Red pigments in autumn leaves of Norway maple do not offer significant photoprotection but coincide with stress symptoms. Tree Physiology, 43(5), 751-768.

182. McCouch, S. (2013). Feeding the future. Nature, 499(7456), 23-24.

183. McLeod, L., Barchi, L., Tumino, G., Tripodi, P., Salinier, J., Gros, C., Boyaci, H. F., Ozalp, R., Borovsky, Y., Schafleitner, R., Barchenger, D., Finkers, R., Brouwer, M., Stein, N., Rabanus-Wallace, M. T., Giuliano, G., Voorrips, R., Paran, I., & Lefebvre, V. (2023). Multi-environment association study highlights candidate genes for robust agronomic quantitative trait loci in a novel worldwide Capsicum core collection. The Plant journal : for cell and molecular biology, 116(5), 1508-1528.

184. Meng, Y., Zhang, H., Fan, Y., & Yan, L. (2022). Anthocyanins accumulation analysis of correlated genes by metabolome and transcriptome in green and purple peppers (Capsicum annuum). BMC Plant Biology, 22, 358.

185. Menzies, I. J., Youard, L. W., Lord, J. M., Carpenter, K. L., van Klink, J. W., Perry, N. B., Schaefer, H. M., & Gould, K. S. (2016). Leaf colour polymorphisms: a balance between plant defence and photosynthesis. Journal of Ecology, 104(1), 104-113.

186. Mimura, Y., Inoue, T., Minamiyama, Y., & Kubo, N. (2012). An SSR-based genetic map of pepper (Capsicum annuum L.) serves as an anchor for the alignment of major pepper maps. Breeding Science, 62(1), 93-98.

187. Minamiyama, Y., Tsuro, M. & Hirai, M. An SSR-based linkage map of Capsicum annuum . Mol Breeding 18, 157-169 (2006). https://doi.org/10.1007/s11032-006-9024-3

188. Misra, S., Lal, R. K., Darokar, M. P., & Khanuja, S. P. S. (2011). Genetic variability in germplasm accessions of Capsicum annuum L. American Journal of Plant Sciences, 2(5), 629-635.

189. Mladenović, J., Pavlović, N., Marjanović, M., Tomić, D., Grubišić, M., Zornić, V. G., & Zdravković, J. (2024). Breeding potential of morphological and phytochemical characteristics of landraces and autochthone varieties of Capsicum annuum L. in Republic of Serbia. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 52(1), Article 13435.

190. Mohammadi, S. A., & Prasanna, B. M. (2003). Analysis of genetic diversity in crop plants — salient statistical tools and considerations. Crop Science, 43(4), 1235-1248.

191. Mohd Hassan, N., Yusof, N. A., Yahaya, A. F., Mohd Rozali, N. N., & Othman, R. (2019). Carotenoids of Capsicum Fruits: Pigment Profile and Health-Promoting Functional Attributes. Antioxidants, 8(10), 469.

192. Molla, R. M., Ahmed, I., Rohman, M. M., Haque, M. A., Hossain, S. M. M., & Hassan, L. (2022). Genetic diversity in chilli (Capsicum annuum L.) based on microsatellite markers: An evaluation of Bangladeshi germplasm. Acta Agriculturae Slovenica, 118(4), 1-20.

193. Moon, S.; Ro, N.; Kim, J.; Ko, H.-C.; Lee, S.; Oh, H.; Kim, B.; Lee, H.-S.; Lee, G.-A. Characterization of diverse pepper (Capsicum spp.) germplasms based on agro-morphological traits and phytochemical contents. Agronomy 2023, 13, 2665.

194. Moscone, E. A., Scaldaferro, M. A., Grabiele, M., Cecchini, N. M., Sánchez García, Y., Jarret, R., Daviña, J. R., Ducasse, D. A., Barboza, G. E., & Ehrendorfer, F. (2007). The evolution of chili peppers (Capsicum - Solanaceae): a cytogenetic perspective. Acta Horticulturae, 745, 137-169.

195. Motbaynor, T., Kidane Alemu, S., Olani, G., Debebe, A., Aklilu, S., & Berhanu, B. (2022). Genetic diversity in pepper (Capsicum annuum L.) germplasms using SSR markers. African Journal of Plant Science, 16(7), 174-185.

196. Moura, M. C. C. L., Gonçalves, L. S. A., Sudré, C. P., Rodrigues, R., Amaral Júnior, A. T., & Pereira, T. N. S. (2010). Algoritmo de Gower na estimativa da divergência genética em germoplasma de pimenta (Capsicum spp.). Horticultura Brasileira, 28(2), 155-161.

197. Na Jinda, A., Nikornpun, M., Jeeatid, N., Thumdee, S., Thippachote, K., Pusadee, T., & Kumchai, J. (2023). Marker-Assisted Selection of Male-Sterile and Maintainer Line in Chili Improvement by Backcross Breeding. Horticulturae, 9(3), 357.

198. Nabi, B. G., Mukhtar, K., Ahmed, W., Manzoor, M. F., Ranjha, M. M. A. N., Kieliszek, M., Bhat, Z. F., & Aadil, R. M. (2023). Natural pigments: Anthocyanins, carotenoids, chlorophylls, and betalains as colorants in food products. Food Bioscience, 52, Article 102403.

199. Naegele, R. P., Mitchell, J., & Hausbeck, M. K. (2016). Genetic diversity, population structure, and heritability of fruit traits in Capsicum annuum. PLoS ONE, 11(7), e0156969.

200. Nakamura, Y., Leppert, M., O'Connell, P., Wolff, R., Holm, T., Culver, M., Martin, C., Fujimoto, E., Hoff, M., Kumlin, E., … & White, R. (1987). Variable number of tandem repeat (VNTR) markers for human gene mapping. Science, 235(4796), 1616-1622.

201. Nankar AN, Todorova V, Tringovska I, Pasev G, Radeva-Ivanova V, et al. (2020) A step towards Balkan Capsicum annuum L. core collection: Phenotypic and biochemical characterization of 180 accessions for agronomic, fruit quality, and virus resistance traits. PLOS ONE 15(8): e0237741.

202. Naves, E. R., de Ávila Silva, L., Sulpice, R., Araújo, W. L., Nunes-Nesi, A., Peres, L. E. P., & Zsögön, A. (2019). Capsaicinoids: Pungency beyond Capsicum. Trends in Plant Science, 24(2), 109-120.

203. Nei, M. (1973). Analysis of gene diversity in subdivided populations. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 70(12), 3321-3323.

204. Nei, M., & Li, W. H. (1979). Mathematical model for studying genetic variation in terms of restriction endonucleases. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 76(10), 5269-5273.

205. Nicolaï, M., Cantet, M., Lefebvre, V., Sage-Palloix, A. M., & Palloix, A. (2013). Genotyping a large collection of pepper (Capsicum spp.) with SSR loci brings new evidence for the wild origin of cultivated C. annuum and the structuring of genetic diversity by human selection of cultivar types. Genetic Resources and Crop Evolution, 60(8), 2375-2390.

206. Niklas, A., & Olszewska, D. (2021). The application of the RAPD technique in the identification of the genetic diversity of cultivated forms of Capsicum annuum L. BioTechnologia, 102(2), 171-177.

207. Nimmakayala, P., Abburi, V. L., Saminathan, T., Alaparthi, S. B., Almeida, A., Davenport, B., Nadimi, M., Davidson, J., Tonapi, K., Yadav, L., Malkaram, S., Vajja, G., Hankins, G., Harris, R., Park, M., Choi, D., Stommel, J., & Reddy, U. K. (2016). Genome-wide diversity and association mapping for capsaicinoids and fruit weight in Capsicum annuum L. Scientific Reports, 6, 38081.

208. Nishizawa, T., Puthmee, T., Kawamata, R., Aikawa, T. and Motomura, Y. (2017). Does the thickness of net tissues affect the water-proofing ability of musk melon (Cucumis melo L.) fruit?. Acta Hortic. 1179, 51-60.

209. Nogueira AF, Moda-Cirino V, Delfini J, Brandão LA, Mian S, Constantino LV, et al. (2021) Morpho-agronomic, biochemical and molecular analysis of genetic diversity in the Mesoamerican common bean panel. PLoS ONE 16(4): e0249858.

210. Nsabiyera, V., Logose, M., Ochwo-Ssemakula, M., Sseruwagi, P., Gibson, P., & Ojiewo, C. O. (2013). Morphological characterization of local and exotic hot pepper (Capsicum annuum L.) collections in Uganda. Bioremediation, Biodiversity and Bioavailability, 7(1), 22-32.

211. Ogawa K, Murota K, Shimura H, Furuya M, Togawa Y, Matsumura T, Masuta C. (2015). Evidence of capsaicin synthase activity of the Pun1-encoded protein and its role as a determinant of capsaicinoid accumulation in pepper. BMC Plant Biol. 15:93.

212. Olatunji, T. L., & Afolayan, A. J. (2018). The suitability of chili pepper (Capsicum annuum L.) for alleviating human micronutrient dietary deficiencies: A review. Food Science & Nutrition, 6(8), 2239-2251.

213. Olatunji, T. L., & Afolayan, A. J. (2019). Evaluation of genetic relationship among varieties of Capsicum annuum L. and Capsicum frutescens L. in West Africa using ISSR markers. Heliyon, 5(5), e01700.

214. Olszewska, D., Tomaszewska-Sowa, M., Witkowska, E., & Litewka, J. (2021). Functional characteristics and molecular identification of interspecific hybrids from genus Capsicum. Agriculture, 11(12), 1198.

215. Omori, S., & Sasanuma, T. (2022). Identification of large deletion of Ccs responsible for non-red fruit color in pepper (Capsicum annuum) and development of DNA marker to distinguish the deletion. American Journal of Plant Sciences, 13(9), 1233-1246.

216. Ortega Morales, C. F., Irie, K., & Kawase, M. (2025). A Comparative Analysis of Fruit Quality and Flavor in Capsicum chinense and Capsicum annuum from Myanmar, Peru, and Japan. International Journal of Plant Biology, 16(3), 90.

217. Othman, Z. A. Al, Ahmed, Y. B. H., Habila, M. A., & Ghafar, A. A. (2011). Determination of Capsaicin and Dihydrocapsaicin in Capsicum Fruit Samples using High Performance Liquid Chromatography. Molecules, 16(10), 8919-8929.

218. Ou, L., Li, D., Lv, J., Chen, W., Zhang, Z., Li, X., Yang, B., Zhou, S., Yang, S., Li, W., Gao, H., Zeng, Q., Yu, H., Ouyang, B., Li, F., Liu, F., Zheng, J., Liu, Y., Wang, J., Wang, B., … Zou, X. (2018). Pan-genome of cultivated pepper (Capsicum) and its use in gene presence-absence variation analyses. The New phytologist, 220(2), 360-363.

219. Pacheco-Olvera, A., Hernández-Verdugo, S., Rocha-Ramírez, V., González-Rodríguez, A., & Oyama, K. (2012). Genetic diversity and structure of pepper (Capsicum annuum L.) from northwestern Mexico analyzed by microsatellite markers. Crop Science, 52(1), 231-241.

220. Padilha, H., Vasconcelos, C., Villela, J., Valgas, R., & Barbieri, R. (2016). Agronomic evaluation and morphological characterization of chili peppers (Capsicum annuum , Solanaceae) from Brazil. Australian Journal of Basic and Applied Sciences, 10, 63-70.

221. Padma, J., Anbu, S. and Sivasubramaniam, K. (2017). Efficacy of morphological characters for varietal identification of Chilli. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 6(2): 690-700.

222. Palevitch, D., & Craker, L. E. (1996). Nutritional and medical importance of red pepper (Capsicum spp.). Journal of Herbs, Spices & Medicinal Plants, 3(2), 55-83.

223. Palmer, R. G., & Mascia, P. N. (1980). Genetics and ultrastructure of a cytoplasmically inherited yellow mutant in soybeans. Genetics, 95(4), 985-1000.

224. Paran, I., & Michelmore, R. W. (1993). Development of reliable PCR-based markers linked to downy mildew resistance genes in lettuce. Theoretical and Applied Genetics, 85(8), 985-993.

225. Paran I, van der Knaap E (2007) Genetic and molecular regulation of fruit and plant domestication traits in tomato and pepper. Journal of Experimental Botany 58: 3841-3852.

226. Paredes Andrade, N. J., Monteros-Altamirano, A., Tapia Bastidas, C. G., & Sørensen, M. (2020). Morphological, Sensorial and Chemical Characterization of Chilli Peppers (Capsicum spp.) from the CATIE Genebank. Agronomy, 10(11), 1732.

227. Pareek, C.S., Smoczynski, R. & Tretyn, A. (2011). Sequencing technologies and genome sequencing. J Appl Genetics 52, 413-435.

228. Parsons, E. P., Popopvsky, S., Lohrey, G. T., Alkalai-Tuvia, S., Perzelan, Y., Bosland, P., Bebeli, P. J., Paran, I., Fallik, E., & Jenks, M. A. (2013). Fruit cuticle lipid composition and water loss in a diverse collection of pepper (Capsicum). Physiologia Plantarum, 149(2), 160-174.

229. Parvin, N., Masuda, M. S., Turin, M. T. S., Jui, S., Amzad, Mst. A., Khatun, Mst. A., Arifuzzaman, M., Alshamrani, R. I., & Ahmed, E. U. (2024). Characterization of pepper (Capsicum spp.) germplasms based on morphological and phytochemical characters in Bangladesh. CABI Agriculture and Bioscience.

230. Pavan, S., Delvento, C., Ricciardi, F., Lotti, C., Ciani, E., & D'Agostino, N. (2020). Recommendations for choosing the genotyping method and best practices for quality control in crop genome-wide association studies. Frontiers in Genetics, 11, Article 447.

231. Pawar, V. S., Jadhav, A. K., & Shewale, L. A. (2022). Morphological and yield performance of chilli genotypes. Journal of Pharmacognosy and Phytochemistry, 11(1), 1018-1022.

232. Pereira-Dias, L., Fita, A., Vilanova, S., Sánchez-López, E., & Rodríguez-Burruezo, A. (2020). Phenomics of elite heirlooms of peppers (Capsicum annuum L.) from the Spanish centre of diversity: Conventional and high-throughput digital tools towards varietal typification. Scientia Horticulturae, 265, 109245.

233. Pereira-Dias, L., Vilanova, S., Fita, A., Prohens, J., & Rodríguez-Burruezo, A. (2019). Genetic diversity, population structure, and relationships in a collection of pepper (Capsicum spp.) landraces from the Spanish centre of diversity revealed by genotyping-by-sequencing (GBS). Horticulture Research, 6(1).

234. Pérez-Martínez, A. L., Eguiarte, L. E., Mercer, K. L., Martínez-Ainsworth, N. E., McHale, L., van der Knaap, E., & Jardón-Barbolla, L. (2022). Genetic diversity, gene flow, and differentiation among wild, semiwild, and landrace chile pepper (Capsicum annuum) populations in Oaxaca, Mexico. American Journal of Botany, 109(7), 1157-1176.

235. Pessoa, A. M. dos S., Rêgo, E. R., de Carvalho, M. G., Pereira dos Santos, C. A., & do Rêgo, M. M. (2018). Genetic diversity among accessions of Capsicum annuum L. through morphoagronomic characters. Genetics and Molecular Research, 17(1), gmr16039883.

236. Pickersgill, B. (1980). Some aspects of interspecific hybridization in Capsicum. In Proceedings of the Eucarpia IVth Meeting on Genetics and Breeding of Capsicum and Eggplant, Wageningen, The Netherlands, 14-16 October 1980; p. 15-15C.

237. Pickersgill, B. (2007). Domestication of plants in the Americas: Insights from Mendelian and molecular genetics. Annals of Botany, 100(5), 925-940.

238. Pimenta, S., Gomes, W. S., Rodrigues, B. R. A., Jardim, L. B., & Vale, A. M. P. B. (2020). Morphological and molecular parameters for the characterization of accessions of pepper with ornamental potential. Genetics and Molecular Research, 19(14).

239. Pirasteh, B. & Welsh, J. R. (1980). Effect of temperature on the heading date of wheat cultivars under a lengthening photoperiod. Crop Science 20, p453-456.

240. Plastino, E. M., Ursi, S. & Fujii, M. T. (2004). Color inheritance, pigment characterization, and growth of a rare light green strain of Gracilaria birdiae (Gracilariales, Rhodophyta). Phycological Research, 52(1), 45-52.

241. Puthmee, T., Takahashi, K., Sugawara, M., Kawamata, R., Motomura, Y., Nishizawa, T., Aikawa, T. & Kumpoun, W. (2013). The role of net development as a barrier to moisture loss in netted melon fruit (Cucumis melo L.). HortScience, 48(12), 1463-1469.

242. Qin, C., Yu, C., Shen, Y., Fang, X., Chen, L., Min, J., Cheng, J., Zhao, S., Xu, M., Luo, Y., Yang, Y., Wu, Z., Mao, L., Wu, H., Ling-Hu, C., Zhou, H., Lin, H., … Herrera-Estrella, L., Yin, Y., Yu, J., Hu, K. & Zhang, Z. (2014). Whole-genome sequencing of cultivated and wild peppers provides insights into Capsicum domestication and specialization. Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America, 111(14), 5135-5140.

243. Quartey, E. K., Nunekpeku, W., Owusu-Ansah, M., Appiah, A. S., Ofori, E. S. K. & Amoatey, H. M. (2014). Agronomic evaluation of eight genotypes of hot pepper (Capsicum spp. L.) in a coastal savanna zone of Ghana. Journal of Biology, Agriculture and Healthcare, 4(24), 16-28.

244. Core Team. (2021). R: A language and environment for statistical computing (Version 4.1.0) [Computer software]. R Foundation for Statistical Computing. https://www.R-project.org/

245. Rabanus-Wallace, M. T., & Stein, N. (2023). Accurate, automated taxonomic assignment of genebank accessions: a new method demonstrated using high-throughput marker data from 10,000 Capsicum spp. accessions. Theoretical and Applied Genetics, 136(10), 208.

246. Rahevar, P. M., Patel, J. N., Kumar, S. & Acharya, R. R. (2019). Morphological, biochemical and molecular characterization for genetic variability analysis of Capsicum annuum. Vegetos, 32(2), 131-141.

247. Rai, V.P., Kumar, R., Kumar, S. et al. (2013). Genetic diversity in Capsicum germplasm based on microsatellite and random amplified microsatellite polymorphism markers. Physiol Mol Biol Plants 19, 575-586.

248. Ramjattan, R., & Umaharan, P. (2021). Interrelationships between yield and its components in hot pepper (Capsicum chinense Jacq.). Scientia Horticulturae, 287, 110254.

249. Rao, G.U.; Ben Chaim, A.; Borovsky, Y.; Paran, I. Mapping of yield-related QTLs in pepper in an interspecific cross of Capsicum annuum and C. frutescens. Theor. Appl. Genet. 2003, 106, 1457-1466.

250. Ratna, M., Chowdhury, A. K., Mahmud, F., Rohman, Md. M., Ali, M. Z., Syed, Md. A., Almoallim, H. S., Ansari, M. J., & Hossain, A. (2024). Morphological and yield trait-based evaluation and selection of chili (Capsicum annuum L.) genotypes suitable for both summer and winter seasons. 9(1).

251. Renna, M., Signore, A., Montesano, F. F., Gonnella, M. & Santamaria, P. (2019). Biodiversity of Vegetable Crops, A Living Heritage. Agriculture, 9(3), 47.

252. Ridzuan, R., Rafii, M. Y., Mohammad Yusoff, M., Ismail, S. I., Miah, G. & Usman, M. (2019). Genetic diversity analysis of selected Capsicum annuum genotypes based on morphophysiological, yield characteristics and their biochemical properties. Journal of the Science of Food and Agriculture, 99(1), 269-280.

253. Rivera, A., Monteagudo, A. B., Igartua, E., Taboada, A., García-Ulloa, A., Pomar, F., Riveiro-Leira, M., & Silvar, C. (2016). Assessing genetic and phenotypic diversity in pepper (Capsicum annuum L.) landraces from North-West Spain. Scientia Horticulturae, 203, 1-11.

254. Ro, N., Oh, H., Ko, H.-C., Yi, J., Na, Y.-W., & Haile, M. (2024). Exploring genomic regions associated with fruit traits in pepper: Insights from multiple GWAS models. International Journal of Molecular Sciences, 25(21), 11836.

255. Romero-Luna, H. E., Colina, J., Guzmán-Rodríguez, L., Sierra-Carmona, C. G., Farías-Campomanes, Á. M., García-Pinilla, S., González-Tijera, M. M., Malagón-Alvira, K. O. & Peredo-Lovillo, A. (2023). Capsicum fruits as functional ingredients with antimicrobial activity: an emphasis on mechanisms of action. Journal of Food Science and Technology, 60(11), 2725-2735.

256. Rudnyk-Ivashchenko, O., Schwartau, V., & Mykhalska, L. (2021). Development of ornamental horticulture for residential areas. Journal of Native and Alien Plant Studies, (17), 198-205.

257. Sadowska-Bartosz, I., & Bartosz, G. (2024). Antioxidant Activity of Anthocyanins and Anthocyanidins: A Critical Review. International Journal of Molecular Sciences, 25(22), 12001.

258. Sahin, M., Yetişir, H., & Pinar, H. (2022). Morphological characterization of some Besni pepper (Capsicum annuum L.) genotypes in Kayseri conditions. International Journal of Agriculture Environment and Food Sciences, 6(1), 152-164.

259. Saisupriya, P.; Saidaiah, P. and Pandravada, S.R. (2021). Morphological Characterization of chilli (Capsicum annuum L.) Germplasm. Biological Forum- An International Journal, 13(4): 866-872.

260. Saleh, B. K., W. Kasili, R., Mamati, E. G., Araia, W., & Nyende, A. B. (2016). Classification of local pepper collections (Capsicum spp.) from Eritrea using morphological traits. American Journal of Plant Sciences, 7(3), 590-600.

261. Salgotra, R. K., & Chauhan, B. S. (2023). Genetic Diversity, Conservation, and Utilization of Plant Genetic Resources. Genes, 14(1), 174.

262. Sampaio, A. B., Da Silva, F. C. M., Sampaio, F. A., & De Assis, D. F. (2023). Morphological and molecular characterization of 23 accessions of Capsicum spp. Brazilian Journal of Plant Physiology, 35(1), 1-15.

263. Sanatombi, K., & Sharma, G. J. (2008). Capsaicin content and pungency of different Capsicum spp. cultivars. Notulae Botanicae Horti Agrobotanici Cluj-Napoca, 36(2), 89-90.

264. Sandeva Atanasova, N., Ivanovska, S., & Jankulovska, M. (2021). Variability of fruit traits in Macedonian embroidered pepper genotypes. Macedonian Journal of Ecology and Environment, 23(1), 17-23.

265. Sandeva Atanasova, N., Jankulovska, M., & Ivanovska, S. (2021). Genetic diversity of Macedonian embroidered pepper (Capsicum spp.) based on fruit morphological traits. Acta Horticulturae, 1320, 33-40.

266. Santos, T. de O., Moulin, M. M., Rangel, L. H., Pirovani, R. O. L., Valadares, F. V., Almeida, R. N. de, & Silva, L. O. E. (2019). Characterization and diversity of peppers (Capsicum spp.) genotypes based on morphological traits using multivariate analysis. Journal of Experimental Agriculture International, 39(1), 1-10.

267. Sayekti, T. W. D. A., Syukur, M., Hidayat, S. H., & Maharijaya, A. (2021). Diversity and genetic parameter of chili pepper (Capsicum annuum) based on yield components in three locations. Biodiversitas: Journal of Biological Diversity, 22(2), 823-829.

268. Schweiggert, U., Schieber, A., & Carle, R. (2006). Effects of blanching and storage on capsaicinoid stability and peroxidase activity of hot chili peppers (Capsicum frutescens L.). Innovative Food Science & Emerging Technologies, 7(3), 217-224.

269. Sharmin, A., Hoque, M. E., Haque, M. M., & Khatun, F. (2018). Molecular diversity analysis of some chilli (Capsicum spp.) genotypes using SSR markers. American Journal of Plant Sciences, 9(03), 368-379.

270. Shu, H., He, C., Mumtaz, M. A., Hao, Y., Zhou, Y., Jin, W., Zhu, J., Bao, W., Cheng, S., & Wang, Z. (2023). Fine mapping and identification of candidate genes for fruit color in pepper (Capsicum chinense). Scientia Horticulturae, 310, 111724.

271. Shrestha, S. L. (2023). Evaluation of Hot Pepper (Capsicum annuum L.) Genotypes for Yield and Quality in Mid-hills of Bagmati Province, Nepal. Journal of Nepal Agricultural Research Council, 79-94.

272. Sheehan, H., Moser, M., Klahre, U., Esfeld, K., Dell'Olivo, A., Mandel, T., & Kuhlemeier, C. (2016). MYB-FL controls gain and loss of floral UV absorbance, a key trait affecting pollinator preference and reproductive isolation. Nature Genetics, 48, 159-166.

273. Shirasawa, K., Ishii, K., Kim, C., Ban, T., Suzuki, M., Ito, T., Muranaka, T., Kobayashi, M., Nagata, N., Isobe, S., & Tabata, S. (2013). Development of Capsicum EST-SSR markers for species identification and in silico mapping onto the tomato genome sequence. Molecular Breeding, 31, 101-110.

274. Silvar, C., Rocha, F., & Barata, A. M. (2022). Tracing Back the History of Pepper (Capsicum annuum) in the Iberian Peninsula from a Phenomics Point of View. Plants (Basel, Switzerland), 11(22), 3075.

275. Silvar, C., Berner, T., Keilwagen, J., Perovic, D., & Lehnert, H. (2025). Tracing back the history of pepper (Capsicum spp.) in the Iberian Peninsula. Scientia Horticulturae, 344, 114100.

276. Sim SC, Durstewitz G, Plieske J, Wieseke R, Ganal MW, Van Deynze A, Hamilton JP, Buell CR, Causse M, Wijeratne S, Francis DM (2012) Development of a large SNP genotyping array and generation of high-density genetic maps in tomato. PLoS One 7:e40563

277. Singh, S., Joshi, A. K., Vikram, A., Kansal, S., & Singh, S. (2022). Studies on genetic variability and character association in chilli genotypes (Capsicum annuum L.). International Journal of Economic Plants, 9(4), 323-327.

278. Slafer, G. A., Elía, M., Savin, R., García, G. A., Terrile, I. I., Ferrante, A., Miralles, D. J., & González, F. G. (2015). Fruiting efficiency: An alternative trait to further rise wheat yield. Food and Energy Security, 4(2), 92-109.

279. Smýkal, P., Nelson, M. N., Berger, J. D., & von Wettberg, E. J. (2018). The impact of genetic changes during crop domestication. Agronomy, 8(7), 119.

280. Sokona, D., Niamoye, Y. D., Paul, N. S., Olagorite, A., Aminata, D. N., Kadidiatou, G. T., … Diallo-Ba, D. B. (2013). Overview of pepper (Capsicum spp.) breeding in West Africa. African Journal of Agricultural Research, 8(13), 1108-1114.

281. Sonaniya R. and Singh S.K. (2022). Morphological characterization of Chilli (Capsicum annuum L.) Germplasm for the Mining of Breeding Traits. Biological Forum- An International Journal, 14(2a): 120-130.

282. Solomon, A. M., Han, K., Lee, J.-H., Lee, H.-Y., Jang, S., & Kang, B.-C. (2019). Genetic diversity and population structure of Ethiopian Capsicum germplasms. PLOS ONE, 14(5), e0216886.

283. Solomon, A. M., Kim, T.-G., Han, K., Lee, H.-Y., Patil, A., Siddique, M. I., Ahn, J., & Kang, B.-C. (2021). Fine mapping and candidate gene identification for the CapUp locus controlling fruit orientation in pepper (Capsicum spp.). Frontiers in Plant Science, 12, 675474.

284. Sood, T., Sharma, P., Kumar, R., Kumar, D., Chandel, B. S., Sharma, S. K., & Sharma, A. (2023). Characterisation of bell pepper (Capsicum annuum L. var. grossum) genotypes using DUS descriptors, agromorphological traits and SSR markers. Scientia Horticulturae, 321, 112308.

285. Spalink, D., Jarvis, C. E., Tortosa, R. D., & Olmstead, R. G. (2018). Phylogenomics of the pepper genus Capsicum (Solanaceae): Insights into relationships and the evolution of pungency. Molecular Phylogenetics and Evolution, 126, 293-302

286. Srikanth, A., Schmid, M. (2011). Regulation of flowering time: all roads lead to Rome. Cell. Mol. Life Sci. 68 (12), 2013-2037.

287. Stellari, G. M., Mazourek, M., & Jahn, M. M. (2009). Contrasting modes for loss of pungency between cultivated and wild species of Capsicum. Heredity, 104(5), 460-471.

288. Stewart, C., Kang, B.-C., Liu, K., Mazourek, M., Moore, S. L., Yoo, E. Y., Kim, B.-D., Paran, I., & Jahn, M. M. (2005). The Pun1 gene for pungency in pepper encodes a putative acyltransferase. The Plant Journal, 42(5), 675-688.

289. Stewart, C., Mazourek, M., Stellari, G. M., O'Connell, M., & Jahn, M. (2007). Genetic control of pungency in Capsicum chinense via the Pun1 locus. Journal of Experimental Botany, 58(5), 979-991.

290. Stommel, J.R., Bosland, P.W. (2007). Ornamental pepper. In: Anderson, N.O. (eds) Flower Breeding and Genetics. Springer, Dordrecht.

291. Sudré, C. P., Gonçalves, L. S. A., Rodrigues, R., do Amaral Júnior, A. T., Riva-Souza, E. M., & Bento, C. dos S. (2010). Genetic variability in domesticated Capsicum spp. as assessed by morphological and agronomic data in mixed statistical analysis. Genetics and Molecular Research, 9(1), 283-294.

292. Szallasi, A. (2022). Dietary capsaicin: A spicy way to improve cardio-metabolic health? Biomolecules, 12(12), 1783.

293. Sufiyan, A. (2024). Genetic Variability Analysis of Hot Pepper (Capsicum annuum.L) Landraces at Haramaya University, Eastern Ethiopia.

294. Sufiyan A. (2025). Correlation and Path Coefficient Analysis of Fruit Yield and Yield Related Traits of Hot Pepper (Capsicum annuum L.) Landrace Genotypes at Raare Research Station, Eastern Ethiopia . Agricultural Reviews. 46(6): 968-975.

295. Tamilselvi, P., Devi, H. U. N., Pugalendhi, L., & Sumathi, E. (2022). Efficacy of capsaicin rich botanicals on the aphid population in lablab (Dolichos lablab L.) under organic production system. International Journal of Environment and Climate Change, 12(11), 1297-1303.

296. Taranto, F., D'Agostino, N., Greco, B. et al. (2016). Genome-wide SNP discovery and population structure analysis in pepper (Capsicum annuum) using genotyping by sequencing. BMC Genomics 17, 943

297. Terefe, M., Kidane, A. S., Gamachu, O., Abel, D., Shimelis, A., & Biruktait, B. (2022). Genetic diversity in pepper (Capsicum annuum L.) germplasms using SSR markers. African Journal of Plant Science, 16(7), 174-185.

298. Tembhurne, B., And, R., & Kuchanur, P. (2020). Varietal Performance, Genetic Variability and Correlation Studies in Chilli (Capsicum annuum L.). Karnataka Journal of Agricultural Sciences, 21, 2008.

299. Tewksbury, J., Nabhan, G. (2001). Directed deterrence by capsaicin in chillies. Nature 412, 403-404.

300. Thakur, S., Negi, R., & Mehta, D. K. (2019). Correlation and path coefficient studies in bell pepper (Capsicum annuum L. var. grossum) under mid hill conditions of Solan district of Himachal Pradesh, India. International Journal of Current Microbiology and Applied Sciences, 8(1), 1788-1796.

301. Thilak J, Pant S, Veena A, Paliwal A. (2019). Studies on general vs. specific combining ability estimates from diallel analysis for yield and its component traits in chilli (Capsicum annuum L. var. acuminatum). Int J Chem Stud. 7:1747-9.

302. Tilman, D., Isbell, F., & Cowles, J. M. (2014). Biodiversity and ecosystem functioning. Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics, 45, 471-493.

303. Todorova, V., Nankar, A. N., Yankova, V., Tringovska, I., & Markova, D. (2024). Assessment of Balkan Pepper (Capsicum annuum L.) Accessions for Agronomic, Fruit Quality, and Pest Resistance Traits. Horticulturae, 10(4), 389.

304. Tong, H., Nankar, A. N., Liu, J., Todorova, V., Ganeva, D., Grozeva, S., Tringovska, I., Pasev, G., Radeva-Ivanova, V., Gechev, T., Kostova, D., & Nikoloski, Z. (2022). Genomic prediction of morphometric and colorimetric traits in Solanaceous fruits. Horticulture Research, 9, uhac072.

305. Tripodi, P., & Greco, B. (2018). Large scale phenotyping provides insight into the diversity of vegetative and reproductive organs in a wide collection of wild and domesticated peppers (Capsicum spp.). Plants, 7(4), 103.

306. Tripodi, P., & Kumar, S. (2019). The Capsicum crop: An introduction. In N. Ramchiary & C. Kole (Eds.), The Capsicum Genome (pp. 1-8). Springer International Publishing.

307. Tripodi, P., Rabanus-Wallace, M. T., & Barchi, L. (2021). Genetic structure and diversity of Capsicum spp. germplasm assessed by molecular and phenotypic data. Frontiers in Plant Science, 12, 676045.

308. Tripodi, P., Rabanus-Wallace, M. T., Barchi, L., Kale, S., Esposito, S., Acquadro, A., Schafleitner, R., van Zonneveld, M., Prohens, J., Diez, M. J., Börner, A., Salinier, J., Caromel, B., Bovy, A., Boyaci, F., Pasev, G., Brandt, R., Himmelbach, A., Portis, E., … Stein, N. (2021). Global range expansion history of pepper (Capsicum spp.) revealed by over 10,000 genebank accessions. Proceedings of the National Academy of Sciences, 118(34).

309. Tripodi, P., D'Alessandro, R., Festa, G., Taviani, P., & Rea, R. (2022). Profiling the Diversity of Sweet Pepper 'Peperone Cornetto di Pontecorvo' PDO (Capsicum annuum) through Multi-Phenomic Approaches and Sequencing-Based Genotyping. Agronomy, 12(6), 1433.

310. Tripodi, P. (2024) Genomic structure and marker-trait association for plant and fruit traits in Capsicum chinense and Capsicum baccatum germplasm. BMC Res Notes 17, 231.

311. Tsonev, S., Todorova, V., Groseva, S., Popova, T., & Todorovska, E. (2017). Evaluation of diversity in Bulgarian pepper cultivars by agronomical traits and ISSR markers. Genetika, 49(2), 647-662.

312. Tusevski, O., Stanoeva, J., Stefova, M., Kungulovski, D., Pancevska, N., Sekulovski, N., Panov, S. & Simic, S. (2013). Hairy roots of Hypericum perforatum L.: a promising system for xanthone production. Open Life Sciences, 8(10), 1010-1022.

313. Usman, M. G., Rafii, M. Y., Ismail, M. R., Malek, M. A., & Abdul Latif, M. (2014). Heritability and Genetic Advance among Chili Pepper Genotypes for Heat Tolerance and Morphophysiological Characteristics. The Scientific World Journal, 2014, 1-14.

314. Van der Knaap, E., and Ostergaard, L. (2017). Shaping a fruit: developmental pathways that impact growth patterns. Semin. Cell Dev. Biol. 79, 27-36.

315. 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. (2015). Screening genetic resources of Capsicum peppers in their primary center of diversity in Bolivia and Peru. PLoS ONE, 10(9), e0134663.

316. Venkatesh, J., Lee, S.-Y., Back, S., Kim, T.-G., Kim, G.-W., Kim, J.-M. & Kang, B.-C. (2023). Update on the genetic and molecular regulation of the biosynthetic pathways underlying pepper fruit color and pungency. Current Plant Biology, 35-36, 100303.

317. Verma, V.K., Pandey, A., Thirugnanavel, A., Rymbai, H., Dutta, N., Kumar, A., Bhutia, T.L., Jha, A.K. & Mishra, V.K. (2024). Ecology, genetic diversity, and population structure among commercial varieties and local landraces of Capsicum spp. grown in northeastern states of India. Frontiers in Plant Science, 15:1379637.

318. Viáfara-Vega, R. A., Granada-Agudelo, M., & Cárdenas-Henao, H. (2025). Characterization and discrimination of Colombian Capsicum accessions using elliptic Fourier analysis. Genetic Resources and Crop Evolution, 72, 8973-8984.

319. Vilarinho, L. B. O., Henriques da Silva, D. J., Greene, A., Salazar, K. D., Alves, C., Eveleth, M., Nichols, B., Tehseen, S., Khoury, J. K., Johnson, J. V., Sargent, S. A., & Rathinasabapathi, B. (2015). Inheritance of fruit traits in Capsicum annuum: Heirloom cultivars as sources of quality parameters relating to pericarp shape, color, thickness, and total soluble solids. Journal of the American Society for Horticultural Science, 140(6), 597-604.

320. Villa-Rivera, M. G. & Ochoa-Alejo, N. (2020). Chili pepper carotenoids: Nutraceutical properties and mechanisms of action. Molecules, 25(23), 5573.

321. Vodenicharova, M. (1989). Use of proteins as molecular-genetic markers in plants. Genetika i Seleksiya, 22, 269-277.

322. Vos, P., Hogers, R., Bleeker, M., Reijans, M., van de Lee, T., Hornes, M., Frijters, A., Pot, J., Peleman, J., & Kuiper, M. (1995). AFLP: a new technique for DNA fingerprinting. Nucleic Acids Research, 23(21), 4407-4414.

323. Votava, E. J. & Bosland, P. W. (1998). `NuMex Piñata' Jalapeño Chile. HortScience, 33(2), 350-350.

324. Walsh, B. M., & Hoot, S. B. (2001). Phylogenetic relationships of Capsicum (Solanaceae) using DNA sequences from two noncoding regions: the chloroplast atpB-rbcL spacer region and nuclear waxy introns. International Journal of Plant Sciences, 162(6), 1409-1418.

325. Wang, D., & Bosland, P. W. (2006). The genes of Capsicum. HortScience, 41(5), 1169-1187.

326. Wang, D. G., Fan, J. B., Siao, C. J., Berno, A., Young, P., Sapolsky, R., … Lander, E. S. (1998). Large-scale identification, mapping, and genotyping of single-nucleotide polymorphisms in the human genome. Science, 280(5366), 1077-1082.

327. Wang, L., Pan, D., Liang, M., Abubakar, Y. S., Li, J., Lin, J., Chen, S., & Chen, W. (2017). Regulation of anthocyanin biosynthesis in purple leaves of Zijuan tea (Camellia sinensis var. kitamura). International Journal of Molecular Sciences, 18(4), 833.

328. Wang, H., Yang, F., Wang, L., Guo, Y., & Lü, S. (2024). Morphological, histological and transcriptomic mechanisms underlying different fruit shapes in Capsicum spp. PeerJ, 12, e16554.

329. Wang, J., Guo, Y., Zhou, D. et al. (2025). Expression Analysis and Functional Characterization of the Capsanthin-Capsorubin Synthase (CCS) Gene in Ornamental Pepper Fruits. J Plant Growth Regul 44, 4744-4755.

330. Wang, L., Zhong, Y., Liu, J., Ma, R., Miao, Y., Chen, W., Zheng, J., Pang, X., & Wan, H. (2023). Pigment Biosynthesis and Molecular Genetics of Fruit Color in Pepper. Plants, 12(11), 2156.

331. Waongo, A., Zongo, A., & Traore, R. (2021). Correlation analysis in chili pepper under Burkina Faso conditions. International Journal of Plant Breeding and Crop Science, 12(3), 101-109.

332. Waples R.S. (2015) Testing for Hardy-Weinberg Proportions: Have We Lost the Plot?, Journal of Heredity, 106 (1), 1-19.

333. Welsh, J., & McClelland, M. (1990). Fingerprinting genomes using PCR with arbitrary primers. Nucleic Acids Research, 18(24), 7213-7218.

334. Williams, J.G.K., A.R. Kubelik, K.J. Livak, J.A. Rafalski and S.V. Tingey, (1990). DNA polymorphisms amplified by arbitrary primers are useful as genetic markers. Nucl. Acids Res., 18: 6531-6535.

335. Williams, C. G., Kubisiak, T. L., & Kang, H. M. (2016). Mantel tests and their application to plant population genetics. Tree Genetics & Genomes, 12(6), 120.

336. Winkler, A., Athoo, T., & Knoche, M. (2022). Russeting of fruits: Etiology and management. Horticulturae, 8(3), 231.

337. Xu, Y., Hu, Z., Xu, C., & Gao, Y. (2017). Genetic mapping and QTL analysis: Concepts, approaches, and applications in crop improvement. The Crop Journal, 5(3), 215-225.

338. Yali, W. (2022). Molecular markers: Their importance, types, and applications in modern agriculture. Agriculture, Forestry and Fisheries, 11(1), 8-14.

339. Yaldiz, G., Ozguven, M., & Sekeroglu, N. (2010). Variation in capsaicin contents of different Capsicum species and lines by varying drying parameters. Industrial Crops and Products, 32(3), 434-438.

340. Yamaguchi, M., Kondo, F., Nemoto, K., & Matsushima, K. (2024). An 18.5-kbp deletion in the genomic region, including the Pun1, is responsible for non-pungency traits in the Japanese sweet pepper ‘Sampo Oamanaga’ (Capsicum annuum). The Horticulture Journal, 93(2), 143-152.

341. Yi, G., Lee, J. M., Lee, S., Choi, D., & Kim, B.-D. (2006). Exploitation of pepper EST-SSRs and an SSR-based linkage map. Theoretical and Applied Genetics, 114(1), 113-130.

342. Zakir, I., Ahmad, S., Haider, S. T.-A., Ahmed, T., Hussain, S., Saleem, M. S., & Khalid, M. F. (2024). Sweet Pepper Farming Strategies in Response to Climate Change: Enhancing Yield and Shelf Life through Planting Time and Cultivar Selection. Sustainability, 16(15), 6338.

343. Zhang, Z., Li, D.-W., Jin, J.-H., Yin, Y.-X., Zhang, H.-X., Chai, W.-G., & Gong, Z.-H. (2015). VIGS approach reveals the modulation of anthocyanin biosynthetic genes by CaMYB in chili pepper leaves. Frontiers in Plant Science, 6, 500.

344. Zhang, Z. X., Zhao, S. N., Liu, G. F., Huang, Z. M., Cao, Z. M., Cheng, S. H., & Lin, S. S. (2016). Discovery of putative capsaicin biosynthetic genes by RNA-Seq and digital gene expression analysis of pepper. Scientific Reports, 6, 34121.

345. Zhang S, Li S, Dai M, Lu E, Liu S, Ge L, Zhang Y, Guan C, Xv B, Su W and Miao H (2025) Mechanical and biological evaluation of two fresh pepper varieties. Front. Plant Sci. 16:1542262.

346. Zhong, Y., Cheng, Y., Ruan, M., Ye, Q., Wang, R., Yao, Z., Zhou, G., Liu, J., Yu, J., & Wan, H. (2021). High-Throughput SSR Marker Development and the Analysis of Genetic Diversity in Capsicum frutescens. Horticulturae, 7(7), 187.

347. Zietkiewicz, E., Rafalski, A., & Labuda, D. (1994). Genome fingerprinting by simple sequence repeat (SSR)-anchored polymerase chain reaction amplification. Genomics, 20(2), 176-183.

348. Zygier, S., Chaim, A. B., Efrati, A., Kaluzky, G., Borovsky, Y., & Paran, I. (2005). QTLs mapping for fruit size and shape in chromosomes 2 and 4 in pepper and a comparison of the pepper QTL map with that of tomato. Theoretical and Applied Genetics, 111(3), 437-445.

349. Државен завод за статистика. (2024). МакСтат избор, 2024 [MakStat Selection, 2024]. Државен завод за статистика. Преземено од https://www.stat.gov.mk/PrikaziPublikacija_1.aspx?rbr=920

350. Државен завод за статистика. (2024). Статистички годишник на Република Северна Македонија 2024 [Statistical Yearbook of the Republic of North Macedonia 2024]. Државен завод за статистика. Преземено од https://www.stat.gov.mk/PrikaziPublikacija_1.aspx?rbr=915

351. Дрвошанова, Б. С. (2023). Оцена на генетскиот диверзитет на локални сорти пиперка (Capsicum annuum L.) од Република Северна Македонија (Докторска дисертација). Универзитет „Св. Кирил и Методиј“ во Скопје, Факултет за земјоделски науки и храна - Скопје.

352. Ивановска, С., & Попсимонова, Г. (2006). Конзервација на растителен агробиодиверзитет. БИГОСС - Скопје.