

Zadanie 99. Badanie molekularnego mechanizmu odporności na kiłę kapusty (*Plasmodiophora brassicae*) u roślin z rodzaju *Brassica*.

Celem badań prowadzonych w roku 2020 w ramach dwóch tematów badawczych były:

- walidacja genów kandydackich poprzez ilościową analizę ich ekspresji u wybranych genotypów roślin kapustowatych podczas infekcji *P. brassicae* oraz dalsze prace nad mapowaniem i anotacją wybranych genów na genomach roślin z rodzaju *Brassica*;
- wytypowanie genów kandydackich biorących udział w reakcjach odpornościowych roślin kapustowatych podczas infekcji *P. brassicae* jako molekularne markery odporności;
- zaproponowanie molekularnego mechanizmu odporności na kiłę kapusty u roślin z rodzaju *Brassica*.

Temat badawczy 1. Walidacja potencjalnych genów odporności metodą real-time PCR.

Celem tematu badawczego 1. była walidacja genów kandydackich poprzez ilościową analizę ich ekspresji u wybranych genotypów roślin kapustowatych podczas infekcji *P. brassicae*. Temat został zrealizowany w 100%.

Przeprowadzono analizy ekspresji dla 30 genów kodujących: 1) białka związane z reakcjami odpornościowymi: białko PDR2 (drug resistance protein 2) (EST 56-92), glikoproteinę CD1a (EST 29-14), białko wiążące rybosomy 1 (EST 77-171) oraz mediator – enzym związany z podjednostką polimerazy II RNA (EST 70-207); 2) białka związane z transdukcją sygnału: białko z domeną IQ oraz SEC7 (EST 55-2), białko kanałów potasowych KCTD8 (EST 29-15), kinaza X2 (EST 67-207) oraz fosfatazę PP1R26 (EST 11-3); 3) białka związane z regulacją cyklu komórkowego: cyklinę B2 (EST 56-4) oraz cyklinę Y (EST 71-171), a także forminę 5 (EST 37-183) oraz forminę 3 (EST 54-92); 4) białka związane z transportem komórkowym: białko wiążące unc-119 (EST 47-1), białkowy transporter ABC (EST 11-8), transporter 4 glicerolo-3-fosforanu (EST 47-87) oraz białko z rodziny NRT1/PTR (EST 106-189); 5) białka związane z regulacją ekspresji genów: metylotransferazę PMT24 (EST 22-3), metylotransferazę ATX5 (EST 35.1-183), białko typu PPR (pentatricopeptide repeat) (EST 80-171), białko ZAT5 z domeną palca cynkowego (EST 23-135), czynnik transkrypcyjny bHLH118 (EST 46-87), czynnik transkrypcyjny ERF109 (EST 48-87), polimerazę RNA (EST 6-111), białko zawierające domenę związaną z transpozazą (EST 103-189), białko związane z syntezą wybutozyny (EST 35.2-183) oraz czynnik inicjacji translacji 3 (EST 125-247); 6) białka związane z budową cytoszkieletu: białko COBRA 6 (EST 22-6), hydrolazę ksyloglukanu (EST 58-92), galakturozylotransferazę 13 (EST 114-189) oraz białko związane z mikrotubulami futsch-like (EST 43-183). Materiał roślinny do badań stanowiło 7 genotypów roślin z rodzaju *Brassica* o różnym poziomie odporności na kiłę kapusty oraz genotyp wrażliwy, infekowane *P. brassicae* patotyp 2. Ekspresja badanych genów w roślinach zainfekowanych *P. brassicae* zależna była od genotypu i czasu, jaki upłynął od wysiania nasion do zakażonego podłoża.

Podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących białka związane z reakcjami odpornościowymi: białko PDR2, glikoproteinę CD1a, białko wiążące rybosomy 1 oraz mediator – enzym związany z podjednostką polimerazy II RNA obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie ($DI < 20$). U brukwi ‘Wilhelmsburger’ i kapusty głowiastej ‘Kilaton F₁’, u których nie obserwowano symptomów choroby ($DI_{Pb2} = 0$), podwyższony poziom ekspresji obserwowano dla genów kodujących enzym związany z podjednostką polimerazy II RNA, białko PDR2 oraz białko wiążące rybosomy 1. U rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością na infekcję wszystkimi rodzajami badanych patotypów patogena, zwiększony poziom ekspresji obserwowano dla wszystkich genów badanych w tej grupie (najwyższe dla genu kodującego białko PDR2, glikoproteinę CD1a oraz białko wiążące rybosomy 1). Podobnie było w przypadku

kapusty pekińskiej 'Bilko F₁', dla której wysoki poziom względnej ekspresji obserwowano dla wszystkich badanych genów, jednak najwyższy dla genu kodującego enzym związany z podjednostką polimerazy II RNA. W przypadku rzepaku 'Mendel F₁', dla którego DI_{Pb2} wynosił 21, zwiększonej ekspresji ulegały geny kodujące białko PDR2 oraz białko wiążące rybosomy 1. Natomiast u jarmużu 'Verheul' oraz kapusty głowiastej 'Bindsachsener', dla których DI wynosił odpowiednio 71 i 80, nie obserwowano wzrostu ekspresji badanych genów odpornościowych – poziom ich ekspresji był porównywalny z tym, który obserwowany był u genotypu kontrolnego – wrażliwej odmiany kapusty pekińskiej 'Granaat'. Podsumowując, najwyższy poziom względnej ekspresji obserwowano dla genów kodujących białko PDR2, białko wiążące rybosomy 1. oraz enzym związany z podjednostką polimerazy II RNA.

Podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących białka związane z transdukcją sygnału: białko z domenami IQ oraz SEC7, białko KCTD8, kinazę X2 oraz fosfatazę PP1R26 obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie (DI<20). Jednak u brukwi 'Wilhelmsburger', u której nie obserwowano symptomów choroby (DI_{Pb2}=0), nie obserwowano także podwyższonego poziomu ekspresji badanych genów. U kapusty głowiastej 'Kilaton F₁', u której również nie obserwowano symptomów choroby (DI_{Pb2}=0), podwyższony poziom ekspresji obserwowano dla trzech z badanych genów kodujących białko KCTD8, kinazę X2 oraz fosfatazę PP1R26. U rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością na porażenie wszystkimi rodzajami badanych patotypów patogena, zwiększony poziom ekspresji obserwowano dla wszystkich genów badanych w tej grupie (najwyższe dla genów kodujących fosfatazę PP1R26, białko z domenami IQ oraz SEC7, białko KCTD8 oraz nieco niższe dla genu kodującego kinazę X2). Podobnie wysokie wartości względnej ekspresji badanych genów obserwowano u kapusty pekińskiej 'Bilko F₁'. W przypadku rzepaku 'Mendel F₁', dla którego DI_{Pb2} wynosił 21, obserwowano, że wzrost ekspresji badanych genów utrzymywał się na podobnym poziomie i był wyższy niż u genotypów określanych jako wrażliwe. U jarmużu 'Verheul' oraz kapusty głowiastej 'Bindsachsener', dla których DI wynosił odpowiedni 71 i 80, nie obserwowano wzrostu ekspresji badanych genów związanych z transdukcją sygnału. Podsumowując, najwyższy poziom względnej ekspresji obserwowano dla genów kodujących fosfatazę PP1R26, a także kinazę X2.

Podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących cykliny obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie (DI<20). Jednak u brukwi 'Wilhelmsburger', u której nie obserwowano symptomów choroby (DI_{Pb2}=0), nie obserwowano także podwyższonego poziomu ekspresji genów kodujących cykliny. U kapusty głowiastej 'Kilaton F₁', u której również nie obserwowano symptomów choroby (DI_{Pb2}=0), bardzo wysoki poziom ekspresji obserwowano dla genu kodującego cyklinę B2, niższy dla genu kodującego cyklinę Y. Wysokie wartości względnej ekspresji genów kodujących zarówno cyklinę Y, jak i B2, obserwowano u kapusty pekińskiej 'Bilko F₁'. U rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością na porażenie wszystkimi rodzajami badanych patotypów patogena, obserwowano umiarkowanie wysoki poziom względnej ekspresji genów kodujących cykliny. W przypadku rzepaku 'Mendel F₁', dla którego DI_{Pb2} wynosił 21, obserwowano wysoki poziom ekspresji genu kodującego jedynie cyklinę Y. U jarmużu 'Verheul' oraz kapusty głowiastej 'Bindsachsener', dla których DI wynosił odpowiedni 71 i 80, nie obserwowano wzrostu ekspresji genów kodujących cykliny. Nadekspresja genów kodujących cykliny może mieć związek ze zmianami zachodzącymi w komórkach korzeni podczas porażenia i rozwoju choroby. Nie obserwowano znaczącego wzrostu względnej ekspresji genów kodujących forminy u badanych genotypów. U genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie (DI<20) podwyższony poziom ekspresji genu kodującego forminę 5 obserwowano u kapusty głowiastej 'Kilaton F₁' oraz rzepy ECD03. U brukwi 'Wilhelmsburger' obserwowano nieznaczny wzrost ekspresji obu genów. U pozostałych genotypów nie obserwowano wzrostu ekspresji genów kodujących forminy.

Podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących białka związane z transportem komórkowym: białko wiążące unc-119, białkowy transporter ABC, transporter 4 glicerolo-3-fosforanu oraz białko z rodziny NRT1/PTR obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie ($DI < 20$). U brukwi 'Wilhelmsburger', u której nie obserwowano symptomów choroby ($DI_{Pb2}=0$), podwyższony poziom ekspresji obserwowano dla genów kodujących białko wiążące unc-119 i transporter 4 glicerolo-3-fosforanu. U kapusty głowiastej 'Kilaton F₁', dla której również $DI_{Pb2}=0$, oraz u rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością obserwowano wysoki poziom względnej ekspresji wszystkich badanych genów. W przypadku kapusty pekińskiej 'Bilko F₁', najwyższy poziom względnej ekspresji obserwowano również dla genów kodujących białko wiążące unc-119 oraz transporter 4 glicerolo-3-fosforanu. U rzepaku 'Mendel F₁' ($DI_{Pb2}=21$) bardzo wysoką i najwyższą wśród badanych w tej grupie genów ekspresję obserwowano dla genu kodującego białko wiążące unc-119. U jarmużu 'Verheul' oraz kapusty głowiastej 'Bindsachsener', dla których DI wynosił odpowiedni 71 i 80, nie obserwowano wzrostu ekspresji badanych genów związanych z transportem komórkowym. Najwyższy poziom względnej ekspresji obserwowano dla genów kodujących białko wiążące unc-119, a także białkowy transporter ABC i transporter 4 glicerolo-3-fosforanu.

W naszych badaniach podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących metylotransferazy – białka zaangażowane w regulację ekspresji genów obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie ($DI < 20$). Najwyższy poziom względnej ekspresji genów kodujących zarówno metylotransferazę PMT24, jak i ATX5 obserwowano u rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością na porażenie wszystkimi rodzajami badanych patotypów patogena. Wzrost ekspresji tych genów obserwowano także u kapusty pekińskiej 'Bilko F₁' i kapusty głowiastej 'Kilaton F₁'. Podobnie, jak w przypadku innych grup badanych genów, u brukwi 'Wilhelmsburger', u której nie obserwowano symptomów choroby ($DI_{Pb2}=0$), nie obserwowano także podwyższonego poziomu ekspresji genów kodujących metylotransferazy. U rzepaku 'Mendel F₁', dla którego $DI_{Pb2}=21$, obserwowano wysoki poziom ekspresji genu kodującego jedynie metylotransferazę ATX5. U pozostałych genotypów nie obserwowano wzrostu ekspresji tych genów. Bardzo wysoki poziom ekspresji obserwowano dla genu kodującego białko typu PPR; najwyższy u rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością na badane patotypy patogena, a także u kapusty pekińskiej 'Bilko F₁' i kapusty głowiastej 'Kilaton F₁'. Wzrost ekspresji tych genów obserwowano także u rzepaku 'Mendel F₁'. Podobne profile ekspresyjne, jednak na dużo niższym poziomie, obserwowano także w przypadku ekspresji genu kodującego białko ZAT5 z domeną palca cynkowego. W naszych badaniach podwyższone wartości względnej ekspresji genu kodującego białko zawierające domenę związaną z transpozazą oraz białko związane z syntezą wybutozyny (metylacja DNA) obserwowano u genotypów wykazujących wysoki poziom tolerancji na porażenie ($DI < 20$); przede wszystkim u kapusty głowiastej 'Kilaton F₁' i kapusty pekińskiej 'Bilko F₁' oraz u rzepy ECD03. W przypadku genu kodującego białko związane z syntezą wybutozyny obserwowano wzrost ekspresji u jarmużu 'Verheul', dla którego $DI=71$. W przypadku genów kodujących polimerazę RNA i czynnik inicjacji translacji 3 obserwowano zupełnie inne profile ekspresyjne – wzrost ekspresji tych genów następował u genotypów, dla których $DI > 70$ – u jarmużu 'Verheul' oraz kapusty głowiastej 'Bindsachsener', a także w przypadku genu kodującego polimerazę RNA u rzepaku 'Mendel F₁'.

Obserwowano także podwyższone wartości względnej ekspresji genów kodujących białka związane z budową cytoszkieletu: białko COBRA 6, hydrolazę ksyloglukanu, białko związane z mikrotubulami oraz galakturonozylotransferazę 13. U brukwi 'Wilhelmsburger', u której nie obserwowano symptomów choroby ($DI_{Pb2}=0$), podwyższony poziom ekspresji obserwowano dla wszystkich badanych genów. U kapusty głowiastej 'Kilaton F₁', dla której również $DI_{Pb2}=0$, obserwowano podwyższony poziom względnej ekspresji dwóch z badanych genów – najwyższy

dla genu kodującego białko związane z mikrotubulami i białko COBRA 6. U rzepy ECD03, która charakteryzowała się najwyższą odpornością, obserwowano bardzo wysoki wzrost ekspresji genu kodującego białko COBRA 6, białko związane z mikrotubulami oraz galakturonozylotransferazę 13. W przypadku kapusty pekińskiej 'Bilko F₁', najwyższy poziom względnej ekspresji obserwowano jedynie dla genów kodujących hydrolazę ksyloglukanu oraz białko związane z mikrotubulami. W przypadku rzepaku 'Mendel F₁' (DI_{Pb2}=21) bardzo wysoką ekspresję obserwowano dla genu kodującego białko związane z mikrotubulami, a także białko COBRA 6. U odmian określonych jako wrażliwe, dla których DI>70 obserwowano wzrostu ekspresji dwóch genów z tej grupy kodujących hydrolazę ksyloglukanu oraz białko COBRA 6.

Temat badawczy 2. Analiza i opracowywanie wyników przeprowadzonych badań – walidacji oraz mapowania genów związanych z reakcjami odpornościowymi roślin z rodzaju *Brassica* na porażenie *P. brassicae*

Celem tematu badawczego 2. było mapowanie produktów cDNA-AFLP na genomy roślin kapustowatych; wytypowanie genów kandydackich biorących udział w reakcjach odpornościowych roślin kapustowatych podczas infekcji *P. brassicae* na molekularne markery odporności oraz zaproponowanie, na podstawie uzyskanych wyników badań, molekularnego mechanizmu odporności na kiłę kapusty u roślin z rodzaju *Brassica*. Temat został zrealizowany w 100%.

Wykonano mapowanie 104 zidentyfikowanych produktów cDNA-AFLP (dEST), dla których na podstawie analizy BLAST określono homologię do genów kodujących znane białka, uaktywniających się pod wpływem infekcji *P. brassicae* (differentially expressed sequence tags, dESTs). Do analiz jako sekwencje referencyjne wykorzystano genomy: 1) *B. napus* (genom AACCC); 2) *B. oleracea* (genom CC) oraz 3) *B. rapa* (genom AA). Średnio 76.92% dEST wykazywało podobieństwo do referencyjnych sekwencji genomowych, największa ich ilość (84.62%) mapowała się na genomie *B. napus* (genom AACCC), a najmniejsza (67.31%) na genomie *B. rapa* (genom AA). Przeprowadzono również analizy dotyczące mapowania wytypowanych 28 markerów funkcjonalnych.

Określono korelację pomiędzy wartościami względnych ekspresji analizowanych genów u badanych genotypów w próbach pobranych w 35 dniu wzrostu w podłożu zakażonym *P. brassicae* Pb2, a indeksem porażenia (DI) roślin ocenionym w tym samym terminie. Na podstawie wartości korelacji, na markery molekularne, najbardziej przydatne w hodowli odpornościowej, wytypowano tzw. markery funkcjonalne – EST (*Expressed Sequence Tags*) kodujące białka odpornościowe, regulujące ekspresję genów, związane z transportem komórkowym, transdukcją sygnału, regulacją cyklu komórkowego oraz budową cytoszkieletu. Na podstawie uzyskanych wyników, do dalszej pracy nad określeniem markerów wytypowano w sumie 28 EST. Zgrupowano je w trzy zespoły: 1) bardzo wysoko (>|0.7|) negatywnie skorelowane z odpornością roślin z rodzaju *Brassica* na porażenie *P. brassicae*, tj. ekspresja danego genu wzrastała wraz ze spadkiem wskaźnika DI dla danego genotypu (wyższa odporność): 11 EST: 81-1, 26.1-140, 77-110, 77-171, 70-207, 23-135, 48-87, 47-87, 106-189, 71-171, 43-183; 2) wysoko (|0.7| – |0.6|) negatywnie skorelowane z odpornością roślin z rodzaju *Brassica* na porażenie *P. brassicae*, tj. ekspresja danego genu wzrastała wraz ze spadkiem wskaźnika DI dla danego genotypu (wyższa odporność): 15 EST: 62-105, 29-17, 14-201, 127-247, 26.2-140, 1-201, 22-3, 35.1-183, 80-171, 46-87, 29-15, 67-207, 11-3, 47-1, 54-92; 3) bardzo wysoko (>|0.7|) dodatnio skorelowane z odpornością roślin z rodzaju *Brassica* na porażenie *P. brassicae*, tj. ekspresja danego genu wzrastała wraz ze wzrostem wskaźnika DI dla danego genotypu (niższa odporność): 2 EST: 70-108, 6-111. Wśród markerów bardzo wysoko i wysoko negatywnie skorelowanych z odpornością roślin znajdują się fragmenty genów kodujących białka odpornościowe (białka N, PDCD1; kinazy At5g24010 i cdc7; proteazę SBT3.3; dehydrogenazę B7;

hydrolazę Sgpp; dioksygenazę PcbC; syntazę germakrenu D; białka z domeną *snare* oraz wiążące rybosomy), białka związane z transdukcją sygnału (błonowy receptor KCTD8; fosfataza PP1R26), transportem komórkowym (transporter 4 i NRT1/PTR), regulacją ekspresji genów (metylotransferazy PMT24 i ATX5; czynniki transkrypcyjne bHLH118 oraz ERF109; białka PPR i ZAT5), regulacją cyklu komórkowego (cyklina Y) oraz budową cytoszkieletu (formina 3 i białko związane z mikrotubulami). Natomiast wśród markerów bardzo wysoko dodatnio skorelowanych z odpornością roślin znajdują się fragmenty genów kodujących białko opornościowe (dioksygenazę PcbC) oraz związane z regulacją ekspresji genów (podjednostkę polimerazy RNA).

Na podstawie przeprowadzonych analiz wnioskować można, że reakcja odpornościowa roślin z rodzaju *Brassica* podczas porażenia *P. brassicae* związana jest ze zmianami w transkrypcji genów zaangażowanych prawdopodobnie z odpornością typu SAR. Podczas analizy transkryptomów zidentyfikowano EST, które kodują białka związane z niemalże każdym etapem patogenezы: rozpoznaniem patogena, transdukcją sygnału (poprzez kaskady sygnałowe) i odpowiedzi obronną konstytutywną (wytwarzanie reaktywnych form tlenu i metabolitów wtórnych, związków antagonistycznych wobec patogena, wzmocnienie ścian komórkowych). Spośród zidentyfikowanych genów znajdują się te, które bezpośrednio zaangażowane są w reakcje obronne roślin oraz w interakcję między gospodarzem a patogenem. W tej grupie znajdują się geny kodujące białka odpornościowe (białko N, Pid3, TAO1, PDR2, PDCD1 i białko z domeną MA3), kinazy serynowo-treoninowe (ATM, TMK1, cdc7 oraz At5g24010), proteazę SBT3.3, dehydrogenazę B7, hydrolazy Sgpp and ABH, dioksygenazę PcbC, syntazę germakrenu D i białko z domeną *snare*. Bardzo prawdopodobne, że reakcja roślin z rodzaju *Brassica* na infekcję może mieć również charakter lokalny i być związana z reakcją nadwrażliwości (HR, *Hypersensitive Response*) oraz programowaną śmiercią komórki (PCD, *Programmed Cell Death*). Zidentyfikowano bowiem geny kodujące białka związane z PCD: białko N, białko Pid3, białko TAO1, białko z domeną MA3, białko PDCD1, białko z domeną bHLH, czynnik transkrypcyjny ERF109 oraz białko oplaszczające coatomer 2.

Podsumowanie i najważniejsze osiągnięcia badań realizowanych w zadaniu PB99 w latach 2015-2020

Celem badań było poznanie molekularnego i komórkowego mechanizmu odporności na kiłę kapusty u roślin z rodzaju *Brassica*.

Badania realizowano w ramach 4 głównych tematów badawczych: 1) Ocena podatności na porażenie różnymi patotypami *P.brassicae* wybranych genotypów roślin z rodzaju *Brassica* (2015-2018); 2) Analiza transkryptomów zdrowych i porażonych *P.brassicae* Pb2 genotypów roślin z rodzaju *Brassica* (2016-2018); 3) Walidacja genów kandydackich na markery odporności na kiłę kapusty u roślin z rodzaju *Brassica* (2019-2020); 4) Analiza ekspresji genów związanych z reakcjami odpornościowymi u genotypów roślin z rodzaju *Brassica* podczas infekcji różnymi patotypami patogena (2017-2018).

Osiągnięcia projektu:

- Wykazano, że odporność badanych genotypów została przełamana przez wybrane patotypy – nie są one odporne, ale tolerancyjne w stosunku do testowanych patotypów patogena. Najwyższą odporność w stosunku do badanych patotypów wykazała rzepa ECD03, najniższą – kapusta głowiasta 'Bindsachsener'.
- Określono skuteczne metody oceny podatności genotypów *Brassica* na porażenie przez różne patotypy *P. brassicae* w warunkach laboratoryjnych oraz szklarniowych. Brak objawów choroby

w początkowym okresie wzrostu roślin wymaga stosowania metod molekularnych lub oceny mikroskopowej włósników korzeni roślin do wykrywania patogena.

- Wykazano, że rośliny *Brassica* będąc gospodarzami dla *P.brassiccae*, niezależnie od ich odporności czy tolerancyjności, mogą przyczynić się do zwiększenia zakażenia gleby patogenem. Obserwowano wzrost ilości zarodników *P. brassicae* w podłożu, w którym rosły badane genotypy.
- Wykazano, że patotypy Pb9 oraz Pb3 charakteryzują się większą agresywnością względem roślin *Brassica* niż powszechny w Polsce patotyp Pb2. Wystąpienie objawów choroby obserwowano u wszystkich badanych genotypów z rodzaju *Brassica* infekowanych tymi patotypami.
- Zidentyfikowano 150 genów związanych z reakcją roślin z rodzaju *Brassica* na porażenie *P. brassicae*. Podczas infekcji zróżnicowanej ekspresji ulegają roślinne geny kodujące białka odpornościowe (kinazy, hydrolazy, dehydrogenazy, enzymy syntezy metabolitów wtórnych), regulujące ekspresję genów (czynniki transkrypcyjne, metylazy), związane z transportem komórkowym (transportery ABC, NRT1/PTR), transdukcją sygnału (receptory błonowe), potranslacyjną modyfikacją białek (ligaza ubikwityny), regulacją cyklu komórkowego (cykliny) oraz budową cytoszkieletu (forminy).
- Zidentyfikowano także geny związane z reakcją nadwrażliwości (HR) i programowaną śmiercią komórki (PCD) (białka N, Pid3, TAO1, PDCD1, ERF109, białka z domeną MA3 oraz bHLH).
- Wytypowano 45 genów kandydackich związanych z odpowiedzią roślin na porażenie i określono ich potencjał na markery odporności.
- Zaproponowano molekularny i komórkowy mechanizm odporności na kiłę kapusty roślin *Brassica* związany z odpornością systemiczną nabytą (SAR) oraz z reakcją nadwrażliwości (HR) i programowaną śmiercią komórki (PCD).
- Wytypowano 28 funkcjonalnych markerów odporności do wykorzystania w dalszych pracach hodowlanych, kodujących m. in. białka: opornościowe (białka N, PDCD1; kinazy At5g24010 i cdc7; proteazę SBT3.3; dehydrogenazę B7; hydrolazę Sgpp; dioksygenazę PcbC; syntazę germakrenu D; białka z domeną *snare* oraz wiążące rybosomy; dioksygenazę PcbC), związane z transdukcją sygnału (błonowy receptor KCTD8; fosfataza PP1R26), transportem komórkowym (transporter 4 i NRT1/PTR), regulacją ekspresji genów (metylotransferazy PMT24 i ATX5; czynniki transkrypcyjne bHLH118 oraz ERF109; białka PPR i ZAT5), regulacją cyklu komórkowego (cyklina Y) oraz budową cytoszkieletu (formina 3 i białko związane z mikrotubulami).