

## A review on the role of ethylene in the pathogenicity and resistance against cotton pathogens

Mohamad Hamed Ghodoum Parizipour<sup>1\*</sup>, Aminallah Tahmasebi<sup>2</sup>, Ashkan Asgari<sup>2</sup>

<sup>1</sup> Department of Plant Protection, Faculty of Agriculture, Agricultural Sciences and Natural Resources University of Khuzestan, Mollasani, Iran, Email: Asgariashkan6@gmail.com

<sup>2</sup> Department of Agriculture, Minab Higher Education Center, University of Hormozgan, Bandar Abbas, Iran.

### Article Info

**Article type:**  
Research Full Paper

**Article history:**  
Received: 25-4-2024  
Accepted 20-6-2024

**Keywords:**  
Defense response  
Pathogenesis  
Plant hormone  
Resistance  
Susceptibility

### ABSTRACT

**Background and objectives:** Ethylene is a plant hormone with specific gaseous form that plays key role in many growth and development processes. Biosynthesis and signaling pathway of ethylene has been well undertaken by a wide number of studies. In addition to its function as a plant growth regulator, ethylene is involved in phenomena such as pathogenesis and defense responses in plants. Also, ethylene exhibits antagonistic and synergistic effects on other defense hormones like salicylic acid, jasmonic acid and abscisic acid, regulating various defense responses through activating different transcription factors in its complicated signaling pathway. Dual function of ethylene in two completely different processes, pathogenesis and resistance, clearly shows this complexity. Investigation of spatial patterns of ethylene shows its local and systemic activity in the induction of plant defense genes. The cotton plant (*Gossypium hirsutum* L.) as an economically important crop, is attacked by a number of pests and plant pathogens that significantly reduce the quantity and quality of the cotton product. One of the most important pathogens is the soil fungus *Verticillium dahliae*, which causes verticillium wilt disease in cotton and is highly destructive pathogen. This pathogen causes symptoms such as wilting, chlorosis and necrosis in the cotton plants. In this paper, we attempted to review the results of previous studies on the interaction between ethylene and cotton diseases for illustrating a clearer picture of ethylene role in both pathogenesis and resistance processes against cotton pathogens.

**Conclusion:** Ethylene plays a role in signaling during cotton-fungus *V. dahliae* interaction, and some components involved in ethylene signaling positively regulate cotton resistance to *V. dahliae*. On the other hand, in the cotton plants with defoliation symptoms induced by the fungus *V. dahliae*, the ethylene production is directly related to the severity of verticillium wilt in cotton. As a result, it seems that ethylene plays multiple and complex roles in regulating the immunity of cotton plant against *V. dahliae* fungus, which is involved in increasing the resistance and sensitivity of the cotton plants. Knowing more about the role of ethylene in cotton plants and identifying the positive and

---

negative regulators of ethylene could be a promising option in order to generate disease resistance against plant pathogens.

---

**Cite this article:** Ghodoum Parizipour, M.H., Tahmasebi, A., Asgari, As. (2023). A review on the role of ethylene in the pathogenicity and resistance against cotton pathogens. *Iranian Journal Cotton Researches*, 11 (2), 23-36.



© The Author(s).

DOI: 10.22092/ijcr.2024.365896.1216

Publisher: Cotton Research Institute of Iran

---



## مروری بر نقش اتیلن در بیماری‌زایی و مقاومت به بیمارگرهای گیاهی پنبه

محمد حامد قدوم پاریزی پور<sup>۱</sup>، امین‌اله طهماسبی<sup>۲</sup>، اشکان عسگری<sup>۲\*</sup>

<sup>۱</sup> گروه گیاهپزشکی، دانشکده کشاورزی، دانشگاه علوم کشاورزی و منابع طبیعی خوزستان، ملاتانی، ایران.

<sup>۲</sup> بخش کشاورزی، مجتمع آموزش عالی میناب، دانشگاه هرمزگان، بندرعباس، ایران، رایانامه: Asgariashkan6@gmail.com

اطلاعات مقاله	چکیده
نوع مقاله: مقاله کامل علمی- پژوهشی	<b>سابقه و هدف:</b> هورمون گیاهی اتیلن به دلیل طبیعت ویژه‌ی گازی شکل و شرکت در بسیاری از فرآیندهای رشد و نمو گیاهی، از اهمیت زیادی برخوردار است. بیوسنتز و مسیر انتقال پیام اتیلن توسط پژوهش‌های گسترده‌ای به خوبی مطالعه شده است. علاوه بر ایفای نقش به عنوان یک تنظیم کننده‌ی رشد و نمو گیاه، اتیلن در پدیده‌هایی نظیر بیماری‌زایی و پاسخ‌های دفاعی در مقاومت گیاه نیز دخالت دارد. اتیلن همچنین با داشتن برهمکنش‌های آنتاگونیستی و یا هم‌افزایی با سایر هورمون‌های دفاعی مانند سالیسیلیک اسید، جاسمونیک اسید و آبسزیک اسید، پاسخ‌های دفاعی را با فعالیت فاکتورهای رونویسی مختلفی در شبکه‌ی پیچیده‌ی انتقال پیام خود، تنظیم می‌کند. همچنین نقش اتیلن در مقاومت گیاهان علیه بیمارگرهای مختلف مشخص شده است. علاوه بر این، پژوهش‌های زیادی نقش دوگانه‌ی این هورمون را در فرآیند بیماری‌زایی و پاسخ‌های دفاعی گیاه در برابر تنش‌های زنده (حمله‌ی بیمارگر) شامل ساخت سدهای فیزیکی، تولید فیتوالکسین‌ها، بیان پروتئین‌های مرتبط با دفاع و مقاومت‌های ژن برای ژن، مقاومت القایی سیستمیک (ISR) و مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR)، مورد تأیید قرار داده‌اند. همچنین ردپای این هورمون چه در پاسخ‌های دفاعی وابسته به آن (ISR) و چه در پاسخ‌های غیروابسته (SAR) مشاهده شده است. در این میان، گیاه پنبه ( <i>Gossypium hirsutum</i> L.) به‌عنوان یکی از محصولات مهم اقتصادی، مورد حمله تعدادی از آفات و بیماری‌های گیاهی قرار می‌گیرد که کمیت و کیفیت محصول را به طرز معنی‌داری کاهش می‌دهد. از مهمترین عوامل بیماری‌زا می‌توان به قارچ خاکزی <i>Verticillium dahliae</i> اشاره کرد که باعث بیماری پژمردگی ورتیسیلیومی در پنبه می‌شود و به شدت خسارت‌زا می‌باشد. این بیمارگر باعث ایجاد علائمی نظیر پژمردگی برگ، زردی و بافت مردگی در گیاه پنبه می‌شود. در این مقاله سعی شده است تا با مرور نتایج بدست آمده در مطالعات پیشین درباره نقش اتیلن در بیماری‌زایی و مقاومت و برهمکنش اتیلن با گیاه پنبه علیه بیمارگرهای گیاهی به ویژه قارچ <i>V. dahliae</i> ، تصویری واضح‌تر از نقش این هورمون گیاهی در فرآیندهای بیماری‌زایی و مقاومت در پنبه ارائه شود.
تاریخ دریافت: ۱۴۰۳/۲/۶ تاریخ پذیرش: ۱۴۰۳/۳/۳۱	
<b>واژه‌های کلیدی:</b> بیماری‌زایی پاسخ دفاعی مقاومت هورمون گیاهی	
	<b>نتیجه‌گیری:</b> اتیلن در گیاه پنبه در پیام‌رسانی در طی برهمکنش پنبه-قارچ <i>V. dahliae</i> نقش دارد و بعضی از اجزای دخیل در پیام‌رسانی اتیلن، مقاومت پنبه به <i>V. dahliae</i> را به طور مثبت تنظیم می‌کنند. از طرف دیگر در گیاهان با علائم برگ‌ریزی القا شده توسط قارچ <i>V. dahliae</i> ، میزان تولید اتیلن با شدت پژمردگی ورتیسیلیومی در پنبه ارتباط مستقیم دارند. در نتیجه، به نظر می‌رسد که اتیلن نقش‌های متعددی و پیچیده‌ای را در تنظیم ایمنی گیاه پنبه علیه قارچ <i>V. dahliae</i> ایفا می‌کند، که هم در افزایش مقاومت و حساسیت گیاه مشارکت دارد. شناخت بیشتر

---

نقش اتیلن در گیاه، شناسایی تنظیم کننده های مثبت و منفی اتیلن و همچنین مطالعه اثر ترکیبات محرک اتیلن می تواند در آینده به منظور تولید گیاهان مقاوم علیه بیمارگرهای گیاهی، نوید بخش باشد.

---

استناد: قدوم پاریزی پور، محمد حامد؛ طهماسبی، امین اله؛ عسگری، اشکان. (۱۴۰۲). مروری بر نقش اتیلن در بیماریزایی و مقاومت به بیمارگرهای گیاهی پنبه. *مجله پژوهش های پنبه / ایران*، ۱۱ (۲)، ۳۶-۲۳.

DOI: 10.22092/ijcr.2024.365896.1216



© نویسندگان.

ناشر: موسسه تحقیقات پنبه کشور

---

## مقدمه

گیاه پنبه (*Gossypium hirsutum* L.)، درختچه‌ای از خانواده گیاهی Malvaceae است (کانستبل و بانگه، ۲۰۱۵). جنس *Gossypium* شامل ۵۰ گونه پنبه است که چهار گونه از آن‌ها برای الیاف تولید شده توسط دانه‌های آن‌ها اصلاح شده‌اند (کانستبل و بانگه، ۲۰۱۵). گیاه پنبه همانند سایر محصولات کشاورزی همواره مورد حمله انواعی از آفات و بیماری‌های گیاهی قرار می‌گیرد که کمیت و کیفیت محصول را به طرز معنی‌داری کاهش می‌دهند. تاکنون بیش از ۴۰ نوع بیماری گیاهی در گیاهان پنبه کشت شده مشاهده شده است که نتیجه هجوم بیمارگرهایی شامل باکتری‌ها، قارچ‌ها، نامتدها، ویروس‌ها و مالیکوت‌ها است (چوهان و همکاران، ۲۰۲۰). برآوردها از کل خسارت بیماری‌های پنبه نشان می‌دهد که در سال ۲۰۲۱ تا ۱۱.۲ درصد از عملکرد از دست رفته آن به دلیل بیماری‌های گیاهی است (لاورنس و همکاران، ۲۰۱۵). بیشترین مطالعه در ارتباط با نقش اتیلن در بیماری‌زایی و مقاومت در گیاه پنبه مربوط به برهمکنش پنبه-قارچ *Verticillium dahliae* می‌باشد. قارچ خاکزی *V. dahliae* باعث بیماری پژمردگی ورتیسیلیومی در پنبه می‌شود که به شدت خسارت‌زا می‌باشد (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۸). این بیمارگر به ریشه‌ها حمله می‌کند و سپس از طریق آوند چوبی به سمت بالا حرکت می‌کند و باعث پژمردگی برگ، زردی و بافت مردگی می‌شود (کلاسترمن و همکاران، ۲۰۰۹). بسته به شدت بیماری و نژاد بیمارگر، این بیماری می‌تواند منجر به برگ‌ریزی کامل و مرگ گیاه شود (سانگ و همکاران، ۲۰۲۰). از نظر تنوع علائم در پنبه، دو سویه برگ‌ریز و غیر برگ‌ریز این قارچ در گیاه شناسایی شده است. نژادهای قارچ *V. dahliae* آلوده کننده پنبه بر اساس نوع علائم در گیاه به دو گروه برگ‌ریز و غیر برگ‌ریز تقسیم می‌شوند. نژادهای با ایجاد علائم برگ‌ریز معمولاً باعث شروع سریعتر علائم بیماری، برگ‌ریزی و در نهایت خسارت بیشتر در عملکرد می‌شوند (دایف و همکاران، ۱۹۹۵). در مطالعه اخیر (ژانگ و همکاران، ۲۰۱۹)، واکاوی ژنومیکس جمعیت، یک ناحیه اختصاصی از دی ان ارا فقط در ژنوم‌های نژادهای قارچ *V. dahliae* با ایجاد علائم

برگ‌ریزی شناسایی کردند که با تولید N-acylethanolamine مرتبط بود و می‌تواند باعث القای برگ‌ریزی شود. سازوکار القای علائم برگ‌ریزی توسط این ترکیب ممکن است دربرگیرنده تغییر حساسیت به آبسازیک اسید یا سایر هورمون‌ها باشد. در گیاهان با علائم برگ‌ریزی القا شده توسط قارچ *V. dahliae*، میزان تولید اتیلن با شدت پژمردگی ورتیسیلیومی در پنبه ارتباط مستقیم دارد (میشرا و همکاران، ۲۰۰۸). اتیلن با طبیعتی گازی شکل در طول فضاهای بین سلولی و برون بافتی گیاه حرکت کرده، به سرعت در گیاه منتشر می‌شود و رسیدگی میوه، فرآیندهای مرتبط با پیری برگ و گل، ریزش برگ و میوه، توسعه‌ی ریشه‌های مویین و رشد گیاهچه را تنظیم می‌کند (جکسون، ۲۰۱۸). همچنین اتیلن بیان ژن‌های مرتبط با تنش‌های فیزیولوژیکی و بیماری‌زایی را تنظیم می‌کند (بالر، ۲۰۱۸). این هورمون همچنین در برهمکنش‌های گیاه-بیمارگر نقش دارد و اغلب با علائم برگ‌ریزی، زردی یا بافت مردگی مرتبط می‌باشد (ورونس و همکاران، ۲۰۰۳). بیوسنتز اتیلن در گیاهان عالی با تبدیل S-adenosylmethionine به 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid توسط آنزیم ACC synthase آغاز می‌شود. 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid سپس توسط آنزیم ACC oxidase به اتیلن تبدیل می‌شود (ارشد و فرانکنبرگر، ۲۰۱۲). بعضی از میکروارگانیسم‌ها توانایی سنتز اتیلن را دارند. اغلب قارچ‌ها و بعضی از باکتری‌ها سنتز اتیلن را از طریق مسیر 2-keto-4-methylbutyric acid انجام می‌دهند (قدیر و همکاران، ۲۰۱۱). اتیلن نقش‌های متعددی را در تنظیم ایمنی گیاه ایفا می‌کند، که نه تنها در افزایش مقاومت گیاه به بیمارگرها نقش دارد، بلکه در حساسیت میزبان به تعدادی از بیمارگرها در گیاهان مختلف هم مشارکت دارد (چاندان و همکاران، ۲۰۲۰؛ فرود و همکاران، ۲۰۱۹؛ دی و همکاران، ۲۰۱۷؛ ژائو و همکاران، ۲۰۱۷؛ ژو و همکاران، ۲۰۱۸). اتیلن در گیاه پنبه در پیام‌رسانی در طی برهمکنش پنبه-قارچ *V. dahliae* نقش دارد و بعضی از اجزای دخیل در پیام‌رسانی اتیلن، مقاومت پنبه به *V. dahliae* را به طور مثبت تنظیم می‌کنند (گوا و همکاران، ۲۰۱۵؛ یانگ و همکاران، ۲۰۱۵). در

*V. dahliae* در پنبه منجر به برگ‌ریزی و روخمش‌ی (epinasty) می‌شود (سنگ و دوی، ۱۹۸۵). همچنین گیاهان پنبه ملیه زنی شده با جداییه V991 (با علائم برگ‌ریزی) قارچ *V. dahliae* منجر به افزایش غلظت اتیلن و افزایش شدت علائم بیماری شد. بیان بیش از اندازه ژن *AtCTR1* (تنظیم کننده منفی در پیام رسانی اتیلن) در طی برهمکنش پنبه-*V. dahliae* منجر به افزایش مقاومت گیاه به *V. dahliae* شد (وانگ و همکاران، ۲۰۲۳). همچنین بیان بیش از اندازه ژن *GbERF1-like* (فاکتور رونویسی پایین دست مسیرهای سیگنال‌دهی اتیلن و جاسمونیک اسید) بیان پروتئین‌های مرتبط با دفاع PR3 و PR4 را فعال کرد، در حالی که بیان پروتئین‌های مرتبط با دفاع PR1 و PR5 (ژن‌های پایین دست پاسخ دهنده به سالیسیلیک اسید) را سرکوب کرد (لیون-ریز و همکاران، ۲۰۰۹).

این مقاله، ما ابتدا نقش اتیلن را در بروز بیماری‌های گیاهی مرور خواهیم کرد و سپس عملکرد آن را در مقاومت و حساسیت در برابر بیمارگرها در پنبه به ویژه در مورد قارچ *V. dahliae* بررسی می‌کنیم.

**نقش اتیلن در بیماری‌زایی:** بیمارگرهای گیاهی قادرند با ایجاد ناهماهنگی در سامانه‌ی هورمونی گیاه، نشانه‌هایی نظیر کوتولگی، رشد زیاد، وردمانی، افزولش ریشه، تغییر شکل ساقه، روخمش‌ی، برگ‌ریزی و توقف رشد جوانه‌ها را القا کنند (بالر، ۲۰۱۸). نقش اتیلن در بیماری‌های گیاهی ناشی از چندین قارچ، باکتری و ویروس گزارش شده است (جدول ۱) که شواهدی بر حضور فعال آن در فرآیند بیماری‌زایی هستند. در کل، اتیلن در دو مرحله‌ی مهم از چرخه‌ی بیماری شامل وقوع (حساسیت) بیماری و ظهور علائم بیماری، نقش‌آفرینی می‌کند. اتیلن تولید شده در طی آلودگی، باعث افزایش بیماری شد که در مورد قارچ خاکزی

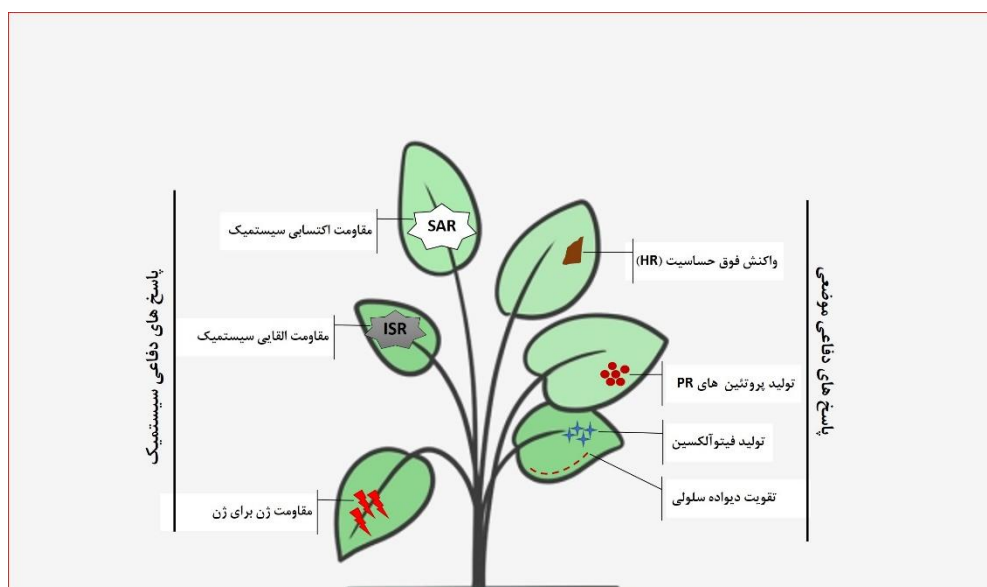
جدول ۱- خلاصه‌ای از عملکردهای هورمون گیاهی اتیلن در برهمکنش‌های بین میزبان و بیمارگر

میزبان	بیمارگر	عملکرد	منبع
موز	<i>Ralstonia solanacearum</i>	IS	جنین و بوچر، ۲۰۰۲
پنبه	<i>Verticillium dahliae</i>	IS	وانگ و همکاران، ۲۰۲۳
پنبه	<i>V. dahliae</i>	SD	سنگ و دوی، ۱۹۸۵
پنبه	<i>Alternaria macrospora</i>	SD	بشان، ۱۹۹۴
پنبه	<i>Alternaria alternata</i>	SD	بشان، ۱۹۹۴
پنبه	<i>Fusarium oxysporum</i> f.sp. <i>vasinfectum</i>	IS	فنگمینگ و ژانگ، ۱۹۹۸
پنبه	<i>Verticillium albo-atrum</i>	SD	ویز و دوی، ۱۹۷۰
لفل	<i>Xanthomonas compestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	SD	ستال و هال، ۱۹۸۴
گوجه فرنگی	<i>V. dahliae</i>	ID	رابینسون و همکاران، ۲۰۰۱
گوجه فرنگی	<i>X. compestris</i> pv. <i>vesicatoria</i>	IS	لوند و همکاران، ۱۹۹۸
گوجه فرنگی	<i>Pseudomonas syringae</i> pv. <i>tomato</i>	IS	لوند و همکاران، ۱۹۹۸
گوجه فرنگی	<i>F. oxysporum</i> f. sp. <i>lycopersici</i>	IS	دی و همکاران، ۲۰۱۷
آرابیدوپسیس	<i>X. compestris</i>	IS	بنت و همکاران، ۱۹۹۲
آرابیدوپسیس	<i>P. syringae</i>	SI	لی و همکاران، ۲۰۲۰
آرابیدوپسیس	<i>Tobacco mosaic virus</i>	SI	چن و همکاران، ۲۰۱۳
سویا	<i>P. syringae</i> pv. <i>glycinea</i>	IS	هافمن و همکاران، ۱۹۹۹
برنج	<i>Rice dwarf virus</i>	SI	ژائو و همکاران، ۲۰۱۷
توتون	<i>Turnip mosaic virus</i>	SI	وانگ و همکاران، ۲۰۱۹
سیب	<i>Penicillium expansum</i>	II	ویلانوا و همکاران، ۲۰۱۷
خیار	<i>Cucumber mosaic virus</i>	SD	مارکو و لوی، ۱۹۷۹
سویا	<i>P. syringae</i> pv. <i>glycinea</i>	ID	وینگارت و همکاران، ۲۰۰۱

↑ افزایش علائم (IS; increased symptoms)، توسعه علائم (SD; symptom development)، افزایش بیماری (ID; increased disease)، القای حساسیت (SI; susceptibility induction)، افزایش آلودگی (II; increased infection).

توتون علیه ویروس موزائیک توتون و در پنبه علیه قارچ *V. dahliae* می‌شود (بو و همکاران، ۲۰۱۴؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). در پاسخ به تزریق افکتور PevD1 در گیاهان *Nicotiana benthamiana* و *Arabidopsis thaliana* مشاهده شد که بیان فاکتور رونویسی ERF114 (پاسخ دهنده به اتیلن) به‌طور قابل توجهی افزایش نشان داد. فقدان عملکرد ERF114 باعث از دست رفتن مقاومت به بیماری شد، در حالی که افزایش بیش از اندازه ERF114 باعث افزایش مقاومت به آلودگی باکتریایی *Pseudomonas syringae* pv. *Tomato* گردید. همچنین ERF114 باعث افزایش مقاومت به بیماری توسط افکتور PevD1 گردید. در جهش یافته‌های *erf114* مشاهده شد که میزان رونوشت فنیل آلانین آمونیا لیاز (PAL1) و ژن‌های پایین دست آن به‌طور قابل توجهی سرکوب شدند. فاکتور رونویسی ERF114 مستقیماً به پروموتور PAL1 متصل می‌شود که می‌تواند باعث فعال شدن بیان PAL1 شود. همچنین فاکتور رونویسی ERF114 باعث افزایش غلظت سالیسیلیک اسید و تجمع لیگنین القا شده توسط افکتور PevD1 گردید که می‌تواند در نتیجه فعال شدن رونویسی PAL1 باشد (لی و همکاران، ۲۰۲۲).

اتیلن و پاسخ‌های دفاعی: به‌طور کلی تولید اتیلن در پاسخ به حمله‌ی عوامل بیماری‌زای گیاهی چه در برهمکنش سازگار (بیماری) و چه در برهمکنش ناسازگار (عدم بیماری) افزایش می‌یابد (بالر، ۲۰۱۸؛ طهماسبی و همکاران، ۲۰۱۱؛ طهماسبی و همکاران، ۲۰۱۰). به نظر می‌رسد که دخالت اتیلن در آلودگی به عوامل بیماری‌زا، پیچیده است و به برهمکنش بین میزبان و بیمارگر بستگی دارد. در اینجا شش گروه از پاسخ‌های دفاعی مرتبط با اتیلن را مورد بررسی قرار می‌دهیم (شکل ۱ و جدول ۲). PevD1 افکتور ترشح شده قارچ *V. dahliae* می‌باشد که می‌تولند بافت مردگی شبیه HR، تولید پراکسید هیدروژن، تولید نیتریک اکساید و مقاومت اکتسابی سیستمیک را در پنبه و توتون القا کند (لیانگ و همکاران، ۲۰۱۸؛ بو و همکاران، ۲۰۱۴؛ وانگ و همکاران، ۲۰۱۲). همچنین این افکتور، بیان ژن‌های مرتبط با مسیر متابولیک فنیل پروپانوئید را القا می‌کند و همچنین باعث افزایش تجمع لیگنین و تقویت آوند در پنبه می‌شود (بو و همکاران، ۲۰۱۴). همچنین این افکتور در توتون باعث افزایش غلظت فیتوالکسین کپسیدیول شد (لیانگ و همکاران، ۲۰۱۸). مطالعات انجام شده بیانگر آن بودند که افکتور PevD1 باعث افزایش مقاومت به بیماری در



شکل ۱- نمایی شماتیک از پاسخ‌های دفاعی وابسته به اتیلن در گیاه

جدول ۲- خلاصه‌ای از سازوکارهای هورمون گیاهی اتیلن در پاسخ‌های دفاعی گیاه علیه بیمارگرهای مختلف

منبع	سازوکار	بیمارگر	میزبان
دباز و همکاران، ۲۰۰۲	ISR	<i>Botrytis cinerea</i>	گوجه فرنگی
واندر مولن و همکاران، ۱۹۸۳	VB	<i>F. oxysporum</i> f.sp. <i>lycopersici</i>	گوجه فرنگی
میسور و همکاران، ۲۰۰۲	GFGR	<i>P. syringae</i> pv. <i>tomato</i> <i>R. solanacearum</i>	گوجه فرنگی
چاندان و همکاران، ۲۰۲۲	SAR	<i>Rhizoctonia solani</i> <i>Tomato leaf curl virus</i>	گوجه فرنگی
گوا و همکاران، ۲۰۱۶	LB	<i>V. dahliae</i>	پنبه
وانگ و همکاران، ۲۰۲۳	ISR	<i>V. dahliae</i>	پنبه
نوریمانگولی و همکاران، ۲۰۲۳	ISR	<i>V. dahliae</i>	پنبه
وانگ و همکاران، ۲۰۲۰	SAR	<i>Botryosphaeria dothidea</i>	سیب
گوتام و ناند، ۲۰۱۸	CD	<i>B. cinerea</i> <i>A. alternata</i>	آرابیدوپسیس
سان و همکاران، ۲۰۱۸	PRP	<i>P. syringae</i> pv. <i>tomato</i>	آرابیدوپسیس
پیترز و همکاران، ۱۹۹۸	GFGR	<i>Hyaloperonospora parasitica</i>	آرابیدوپسیس
ژنگ و همکاران، ۲۰۰۹	SAR	<i>P. syringae</i>	آرابیدوپسیس
دی ووس و همکاران، ۲۰۰۶	SAR	<i>Turnip crinkle virus</i>	آرابیدوپسیس
پراتو و همکاران، ۲۰۱۸	SAR	<i>Acremonium strictum</i>	آووکادو
گالیس و همکاران، ۲۰۰۴	ISR	<i>White clover mosaic virus</i>	لوبیا
سان و همکاران، ۲۰۱۷	PhB	<i>A. alternata</i>	توتون
دیلات و ونلون، ۱۹۸۳	GFGR	<i>Tobacco mosaic virus</i>	توتون
یانگ و همکاران، ۲۰۱۷	PhB	<i>Magnaporthe grisea</i>	برنج
یوان و همکاران، ۲۰۱۸	PRP	<i>M. grisea</i>	برنج
هلیول و همکاران، ۲۰۱۶	ISR		
وانگ و همکاران، ۲۰۱۷	ISR	<i>A. alternata</i>	گلایی
بلیک و همکاران، ۲۰۱۶	ISR	<i>Pythium irregulare</i>	نخود فرنگی
یانگ و همکاران، ۲۰۱۹	ISR	<i>Phytophthora sojae</i>	سویا
عبدالصمد و همکاران، ۲۰۱۹	SR	<i>F. virguliforme</i>	سویا
فو و همکاران، ۲۰۱۹	ISR	<i>Plasmodiophora brassicae</i>	کلم
فرود و همکاران، ۲۰۱۹	ISR	<i>F. graminearum</i>	گندم
ژنگ و همکاران، ۲۰۲۰	ISR	<i>Erysiphe graminis</i> f.sp. <i>tritici</i>	گندم
تارکوفسکی و همکاران، ۲۰۱۹	ISR	<i>B. cinerea</i>	کاهو
چین و همکاران، ۲۰۱۶	ISR	<i>Ph. capsici</i>	لفل

† مقاومت القایی سیستمیک (ISR; induced systemic resistance)، مسدود شدن آوندی (VB; vascular blockage)، مقاومت ژن در برابر ژن (GFGR; gene-for-gene resistance)، مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR; systemic acquired resistance)، بیوسنتز لیگنین (LB; lignin biosynthesis)، رسوب کالوز (CD; callose deposition)، پروتئین‌های مرتبط با دفاع (PRP; pathogenicity-related proteins)، بیوسنتز فیتوآلکسین (PhB; phytoalexin biosynthesis)، بهبود علائم (SR; symptom remission).

دیواره‌ی سلولی، جزو رایج‌ترین سدهای دفاعی فیزیکی به حساب می‌آید (جدول ۲). انسداد آوندی نیز به عنوان یکی از سدهای دفاعی، در برهمکنش‌های بیمارگر-گیاه مشاهده شده است (جدول ۲).

سدهای دفاعی فیزیکی: به وجود آمدن سدهای دفاعی فیزیکی در گیاهان یکی از پاسخ‌های دفاعی القا شده توسط بیمارگر است (لوکاس، ۲۰۰۹). تقویت دیواره‌ی سلولی با تولید لیگنین و رسوب کالوز در



**فیتوآلکسین‌ها:** فیتوآلکسین‌ها مواد ضد میکروبی و غالباً آنتی اکسیدانی هستند که گیاهان در ناحیه‌ی آلودگی بیمارگر تولید می‌کنند (لوکاس، ۲۰۰۹). فیتوآلکسین‌ها در گروه‌های مختلفی از جمله ترپنوئیدها، گلیکواستروئیدها و آلکالوئیدها وجود دارند. با این حال، پژوهشگران اغلب معتقدند که فیتوآلکسین‌ها در بردارنده‌ی کلیه مواد شیمیایی گیاهی هستند که بخشی از زرادخانه دفاعی گیاه هستند (اکو و شیرایشی، ۲۰۱۷). اتیلن می‌تولند تولید و تجمع فیتوآلکسین‌ها را در گیاه افزایش دهد (جدول ۲). نقش اتیلن در تولید فیتوآلکسین‌ها، به نوع فیتوآلکسین و مسیر متابولیکی آن در گیاه میزبان بستگی دارد.

#### **پروتئین‌های مرتبط با دفاع (-Pathogenesis related proteins; PR-proteins):**

پروتئین‌های PR با حمله‌ی بیمارگر در گیاهان تولید می‌شوند (جین و خوارنا، ۲۰۱۸). آلودگی به بیمارگرها موجب بیان ژن‌های پروتئین‌های PR می‌گردد. برخی از این پروتئین‌ها ضد میکروبی هستند و دیواره سلولی باکتری یا قارچ را تجزیه می‌کنند. جدول ۲ مثال‌هایی از نقش اتیلن در بیان پروتئین‌های PR را به عنوان پاسخ دفاعی علیه بیمارگرهای مختلف، نشان می‌دهد.

**مقاومت ژن برای ژن:** در مقاومت ژن برای ژن، گیاه میزبان با شناسایی فاکتورهای غیربیماری‌زایی بیمارگر، واکنش فوق حساسیت (hypersensitive reaction, HR) را بروز می‌دهد که در ادامه باعث ایجاد مقاومت علیه بیمارگر می‌شود (لوکاس، ۲۰۰۹). در HR، تعداد زیادی از آنزیم‌ها فعال می‌شوند که برخی باعث ساخته شدن اتیلن می‌شوند که به عنوان هورمون گیاهی می‌تواند بسیاری از واکنش‌های تنش را در گیاه برانگیزد. با اینکه HR غالباً دربرگیرنده‌ی مسیر انتقال پیام سالیسیلیک اسید است، گزارش‌های وجود دارند که هنگام آلودگی گیاه به بیمارگرهای مختلف، اتیلن می‌تواند در بروز HR نقش داشته باشد (جدول ۲).

**مقاومت القایی سیستمیک:** مقاومت القایی سیستمیک (Induced systemic resistance, ISR) یک سازوکار مقاومتی در گیاهان است که با آلودگی به بیمارگر فعال می‌شود. نحوه‌ی عملکرد آن به مرگ

مستقیم یا مهار بیمارگر مهاجم بستگی ندارد، بلکه بیشتر به افزایش سدهای فیزیکی یا شیمیایی گیاه میزبان بستگی دارد. برخلاف مقاومت اکتسابی سیستمیک (Systemic acquired resistance, SAR) که با تجمع پروتئین‌های PR یا سالیسیلیک اسید ایجاد می‌شود، ISR بر مسیرهای انتقال پیام فعال شده با جاسمونات و اتیلن تکیه می‌کند و باعث ایجاد مقاومت در برابر طیف گسترده‌ای از بیمارگرها می‌شود (جدول ۲).

#### **مقاومت اکتسابی سیستمیک:**

مقاومت اکتسابی سیستمیک (SAR) مقاومت کل گیاه است که به دنبال قرار گرفتن در معرض یک بیمارگر رخ می‌دهد. عدم دخالت اتیلن/جاسمونیک اسید در مقاومت ایجاد شده در برابر بیمارگرهای زیواپور یا همان SAR (مسیر انتقال پیام وابسته به سالیسیلیک اسید) در مطالعات زیادی به اثبات رسیده است. با این حال، اتیلن نیز به عنوان یکی از محرک‌های SAR در تعدادی از برهمکنش‌های گیاه-بیمارگر گزارش شده است (جدول ۲).

#### **نتیجه‌گیری**

هورمون گیاهی اتیلن در حالتی گازی شکل، بسیاری از رویدادها مانند رسیدگی میوه و فرآیندهای مرتبط با پیری برگ و گل، ریزش برگ و میوه، توسعه‌ی ریشه‌های مویین و رشد گیاهچه را تنظیم می‌کند. علاوه بر این، پژوهش‌های زیادی نقش دوگانه‌ی این هورمون را در فرآیند بیماری‌زایی و پاسخ‌های دفاعی گیاه در برابر تنش‌های زنده (حمله‌ی بیمارگر) شامل ساخت سدهای فیزیکی، تولید فیتوآلکسین‌ها، بیان پروتئین‌های مرتبط با دفاع و مقاومت‌های ژن برای ژن، ISR و SAR، مورد تأیید قرار داده‌اند. همچنین، ردپای این هورمون چه در پاسخ‌های دفاعی وابسته به آن (ISR) و چه در پاسخ‌های غیروابسته (SAR) مشاهده شده است. در اثرات منفی پیام رسانی اتیلن روی مقاومت پنبه به *V. dahliae* احتمال داده می‌شود که اتیلن باعث ممانعت مقاومت بر پایه سالیسیلیک اسید می‌شود.

منفی اتیلن و همچنین مطالعه اثر ترکیبات محرک اتیلن می‌تولند در آینده به منظور تولید گیاهان مقاوم علیه بیمارگرهای گیاهی، نوید بخش باشد.

اثرات مثبت اتیلن به بعضی از اجزای دخیل در سیگنال‌دهی اتیلن مرتبط می‌باشد که مقاومت پنبه به *V. dahliae* را تنظیم می‌کنند. شناخت بیشتر نقش اتیلن در گیاه، شناسایی تنظیم‌کننده‌های مثبت و

#### منابع

1. Abdelsamad, N.A., MacIntosh, G.C., and Leandro, L.F. 2019. Induction of ethylene inhibits development of soybean sudden death syndrome by inducing defense-related genes and reducing *Fusarium virguliforme* growth. *PloS One*, 14(5): 1-21.
2. Arshad, M., and Frankenberger, W.T. 2012. Ethylene: agricultural sources and applications. Springer science & Business media.
3. Bashan, Y. 1994. Symptom expression and ethylene production in leaf blight of cotton caused by *Alternaria macrospora* and *Alternaria alternata* alone and in combination. *Canadian Journal of Botany*, 72(11): 1574-1579.
4. Bent, A.F., Innes, R.W., Ecker, J.R., and Staskawicz, B.J. 1992. Disease development in ethyleneinsensitive *Arabidopsis thaliana* infected with virulent and avirulent *Pseudomonas* and *Xanthomonas* pathogens. *Molecular Plant-Microbe Interaction*, 5: 372-78.
5. Blake, S.N., Barry, K.M., Gill, W.M., Reid, J.B., and Foo, E. 2016. The role of strigolactones and ethylene in disease caused by *Pythium irregulare*. *Molecular Plant Pathology*, 17(5): 680-690.
6. Boller, T. 2018. Ethylene in pathogenesis and disease resistance. Pp. 293-314. *In*: A.K. Mattoo (ed.) *The plant hormone ethylene*. CRC Press, USA.
7. Bu, B., Qiu, D., Zeng, H., Guo, L., Yuan, J., and Yang, X. 2014. A fungal protein elicitor PevD1 induces *Verticillium* wilt resistance in cotton. *Plant Cell Reports*, 33: 461-470.
8. Chandan, R.K., Kumar, R., Swain, D.M., Ghosh, S., Bhagat, P.K., Patel, S., Bagler, G., Sinha, A.K., and Jha, G. 2020. A novel cross talk of AtRAV1, an ethylene responsive transcription factor with MAP kinases imparts broad spectrum disease resistance in plants. *bioRxiv*, 2020-01.
9. Chen, L., Zhang, L., Li, D., Wang, F., and Yu, D. 2013. WRKY8 transcription factor functions in the TMV-cg defense response by mediating both abscisic acid and ethylene signaling in *Arabidopsis*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, 110: E1963-E1971.
10. Chohan, S., Perveen, R., Abid, M., Tahir, M. N., and Sajid, M. 2020. Cotton diseases and their management. *Cotton Production and Uses: Agronomy, Crop Protection and Postharvest Technologies*, 239-270.
11. Constable, G.A., and Bange, M.P. 2015. The yield potential of cotton (*Gossypium hirsutum* L.). *Field Crops Research*, 182: 98-106.
12. Daayf, F., Nicole, M., and Geiger, J.P. 1995. Differentiation of *Verticillium dahliae* populations on the basis of vegetative compatibility and pathogenicity on cotton. *European Journal of Plant Pathology*, 101: 69-79.
13. De Vos, M., Van Zaanen, W., Koornneef, A., Korzelius, J., Dicke, M., Van Loon, L.C., and Pieterse, M.J. 2006. Herbivore-induced resistance against microbial pathogens in *Arabidopsis*. *Plant Physiology*, 142: 352-363.
14. Delaat, A.M.M., and Vanloon, L.C. 1983. Regulation of ethylene biosynthesis in virus-infected tobacco-leaves. 3. The relationship between stimulated ethylene production and symptom expression in virus-infected tobacco-leaves. *Physiological Plant Pathology*, 22: 261-273.
15. Di, X., Gomila, J., and Takken, F.L. 2017. Involvement of salicylic acid, ethylene and jasmonic acid signaling pathways in the susceptibility of tomato to *Fusarium oxysporum*. *Molecular Plant Pathology*, 18(7): 1024-1035.

16. Diaz, J., ten Have, A., and van Kan, J.A. 2002. The role of ethylene and wound signaling in resistance of tomato to *Botrytis cinerea*. *Plant Physiology*, 129: 1341–51.
17. Fengming, S., and Zhong, Z. 1998. The correlation between inhibition of ethylene production and trifluralin-induced resistance of cotton seedlings against *Fusarium oxysporum* f. sp. *vasinfectum*. *Zhi wu Sheng li xue bao= Acta Phytobiologica Sinica*, 24(2): 111-118.
18. Foroud, N.A., Pordel, R., Goyal, R.K., Ryabova, D., Eranthodi, A., Chatterton, S., and Kovalchuk, I. 2019. Chemical Activation of the Ethylene Signaling Pathway Promotes *Fusarium graminearum* Resistance in Detached Wheat Heads. *Phytopathology*, 109(5): 796-803.
19. Fu, P., Piao, Y., Zhan, Z., Zhao, Y., Pang, W., Li, X., and Piao, Z. 2019. Transcriptome Profile of *Brassica rapa* L. Reveals the Involvement of Jasmonic Acid, Ethylene, and Brassinosteroid Signaling Pathways in Clubroot Resistance. *Agronomy*, 9(10): 589.
20. Galis, I., Smith, J.L. and Jameson, P.E. 2004. Salicylic acid-, but not cytokinin induced, resistance to WCIMV is associated with increased expression of SA-dependent resistance genes in *Phaseolus vulgaris*. *Journal of Plant Physiology*, 161: 459–466.
21. Genin, S., and Boucher, C. 2002. *Ralstonia solanacearum*: Secrets of a major pathogen unveiled by analysis of its genome. *Molecular Plant Pathology*, 3: 111–118.
22. Gu, Y.Q., Wildermuth, M.C., Chakravarthy, S., Loh, Y.T., Yang, C., He, X., Han, Y., and Martin, G.B. 2002. Tomato transcription factors *pti4*, *pti5*, and *pti6* activate defense responses when expressed in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 14: 817–31.
23. Gautam, J.K., and Nandi, A.K. 2018. APD1, the unique member of *Arabidopsis* AP2 family influences systemic acquired resistance and ethylene-jasmonic acid signaling. *Plant Physiology and Biochemistry*, 133: 92-9.
24. Guo, W., Jin, L., Miao, Y., He, X., Hu, Q., Guo, K., Zhu, L., and Zhang, X. 2016. An ethylene response-related factor, *GbERF1-like*, from *Gossypium barbadense* improves resistance to *Verticillium dahliae* via activating lignin synthesis. *Plant Molecular Biology*, 91(3): 305-18.
25. Helliwell, E.E., Wang, Q., and Yang, Y. 2016. Ethylene biosynthesis and signaling is required for rice immune response and basal resistance against *Magnaporthe oryzae* infection. *Molecular Plant-Microbe Interactions*, 29(11): 831-843.
26. Hoffman, T., Schmidt, J.S., Zheng, X., and Bent, A. 1999. Isolation of ethylene-insensitive soybean mutants that are altered in pathogen susceptibility and gene-for-gene disease resistance. *Plant Physiology*, 119: 935-49.
27. Jackson, M.B. 2018. Ethylene in root growth and development. Pp. 159-181. *In*: A.K. Mattoo (ed.) *The plant hormone ethylene*. CRC Press, USA.
28. Jain, D., and Khurana, J.P. 2018. Role of pathogenesis-related (PR) proteins in plant defense mechanism. Pp. 265-281. *In*: A. Singh., and I.K. Singh (ed.), *Molecular aspects of plant-pathogen interaction*. Springer Press, Singapore.
29. Jin, J.H., Zhang, H.X., Tan, J.Y., Yan, M.J., Li, D.W., Khan, A., and Gong, Z.H. 2016. A new ethylene-responsive factor CaPTI1 gene of pepper (*Capsicum annuum* L.) involved in the regulation of defense response to *Phytophthora capsici*. *Frontiers in Plant Science*, 6: 1217.
30. Klosterman, S.J., Atallah, Z.K., Vallad, G.E., and Subbarao, K.V. 2009. Diversity, pathogenicity, and management of *Verticillium* species. *Annual Review of Phytopathology*, 47: 39-62.
31. Lawrence, K., Hagan, A., Olsen, M., Faske, T., Hutmacher, R., Mueller, J., and Mehl, H. 2015. Cotton disease loss estimate committee report. Pp. 188-190. *In*: *Proceedings of the 2015 Beltwide Cotton Conferences*, San Antonio, TX. Cordova.
32. Leon-Reyes, A., Spoel, S.H., De Lange, E.S., Abe, H., Kobayashi, M., Tsuda, S., Millenaar, F.F., Welschen, R.A., Ritsema, T., and Pieterse, C.M. 2009. Ethylene modulates the role of NONEXPRESSOR OF PATHOGENESIS-RELATED GENES1 in cross talk between salicylate and jasmonate signaling. *Plant Physiology*, 149(4): 1797-1809.
33. Li, Z., Liu, H., Ding, Z., Yan, J., Yu, H., Pan, R., Hu, J., Guan, Y., and Hua, J. 2020. Low temperature enhances plant immunity via salicylic acid pathway genes that are repressed by ethylene. *Plant Physiology*, 182(1): 626-39.

34. Li, Z., Zhang, Y., Ren, J., Jia, F., Zeng, H., Li, G., and Yang, X. 2022. Ethylene-responsive factor ERF114 mediates fungal pathogen effector PevD1-induced disease resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Molecular Plant Pathology*, 23(6): 819-831.
35. Liang, Y., Cui, S., Tang, X., Zhang, Y.I., Qiu, D., Zeng, H., Guo, L., Yuan, J., and Yang, X. 2018. An asparagine-rich protein Nbnrp1 modulate *Verticillium dahliae* protein PevD1-induced cell death and disease resistance in *Nicotiana benthamiana*. *Frontiers in Plant Science*, 9: 303.
36. Liang, Y., Li, Z.E., Zhang, Y.I., Meng, F., Qiu, D., Zeng, H., Li, G., and Yang, X. 2021. Nbnrp1 mediates *Verticillium dahliae* effector PevD1-triggered defense responses by regulating sesquiterpenoid phytoalexins biosynthesis pathway in *Nicotiana benthamiana*. *Gene*, 768: 145280.
37. Lucas, J.A. 2009. *Plant Pathology and Plant Pathogens*. John Wiley & Sons, USA, 265p.
38. Lund, S.T., Stall, R.E., and Klee, H.J. 1998. Ethylene regulates the susceptible response to pathogen infection in tomato. *The Plant Cell*, 10(3): 371-382.
39. Marco, S., and Levy, D. 1979. Involvement of ethylene in the development of cucumber mosaic virus-induced chlorotic lesions in cucumber cotyledons. *Physiological Plant Pathology*, 14: 235-244.
40. Mishra, A., Khare, S., Trivedi, P. K., and Nath, P. 2008. Ethylene induced cotton leaf abscission is associated with higher expression of cellulase (GhCell1) and increased activities of ethylene biosynthesis enzymes in abscission zone. *Plant Physiology and Biochemistry*, 46(1): 54-63.
41. Mysore, K.S., Crasta, O.R., Tuori, R.P., Folkerts, O., Swirsky, P.B., Martin, G.B. 2002. Comprehensive transcript profiling of Pto and Prf-mediated host defense responses to infection by *Pseudomonas syringae* pv. *tomato*. *Plant Journal*, 32: 299-315.
42. Nurimanguli, A.I.N.I., Wu, Y.L., Pan, Z. Y., An, Q.S., Shui, G.L., Shao, P.X., and NIE, X.H. 2023. Cotton ethylene response factor GhERF91 involved in the defense against *Verticillium dahliae*. *Journal of Integrative Agriculture*,
43. Oku, H., and Shiraishi, T. 2017. Phytoalexins and host specificity in plant diseases. Pp. 41-60. *In: M. Daniel (ed.), Handbook of Phytoalexin Metabolism and Action*. Routledge Press. UK.
44. Perato, S.M., Martínez-Zamora, M.G., Salazar, S.M., Díaz-Ricci, J.C. 2018. The elicitor AsES stimulates ethylene synthesis, induce ripening and enhance protection against disease naturally produced in avocado fruit. *Scientia Horticulturae*, 240: 288-292.
45. Pieterse, C.M., van Wees, S.C., van Pelt, J.A., Knoester, M., Laan, R., Gerrits, H., Weisbeek, P.J., van Loon, L.C. 1998. A novel signaling pathway controlling induced systemic resistance in *Arabidopsis*. *Plant Cell*, 10: 1571-80.
46. Qadir, A., Hewett, E.W., Long, P.G., and Dilley, D.R. 2011. A non-ACC pathway for ethylene biosynthesis in *Botrytis cinerea*. *Postharvest Biology and Technology*, 62(3): 314-318.
47. Robison, M.M., Griffith, M., Paulls, K.P., and Glick, B.R. 2001. Dual role for ethylene in susceptibility of tomato to *Verticillium* wilt. *Journal of Phytopathology*, 149: 385-388.
48. Song, R., Li, J., Xie, C., Jian, W., and Yang, X. 2020. An overview of the molecular genetics of plant resistance to the *Verticillium* wilt pathogen *Verticillium dahliae*. *International Journal of Molecular Sciences*, 21(3): 1120.
49. Stall, R.E., and Hall, C.B. 1984. Chlorosis and ethylene production in pepper leaves infected by *Xanthomonas campestris* pv. *vesicatoria*. *Phytopathology*, 74: 373-375.
50. Sun, H., Song, N., Ma, L., Li, J., Ma, L., Wu, J., and Wu, J. 2017. Ethylene signalling is essential for the resistance of *Nicotiana attenuata* against *Alternaria alternata* and phytoalexin scopoletin biosynthesis. *Plant Pathology*, 66(2): 277-284.
51. Sun, X., Yu, G., Li, J., Liu, J., Wang, X., Zhu, G., Zhang, X., and Pan, H. 2018. AcERF2, an ethylene-responsive factor of *Atriplex canescens*, positively modulates osmotic and disease resistance in *Arabidopsis thaliana*. *Plant Science*, 274: 32-43.
52. Tahmasebi, A., Zangeneh, M., Tahmasebi, A., Dizaji, A., and Koochi Habibi, M. 2010. Role of salicylic acid in resistance to plant viruses. *Genetics in the 3rd Millennium* 8:2203-2212. (In Persian).

53. Tahmasebi, A., Dizaji, A., Zangeneh, M., and Koochi Habibi, M. 2011. Signal transduction pathways in resistance to plant viruses. *Genetics in the 3rd Millennium*, 9:2508-2520. (In Persian).
54. Tarkowski, L.P., Van de Poel, B., Höfte, M., and Van den Ende, W. 2019. Sweet immunity: inulin boosts resistance of lettuce (*Lactuca sativa*) against grey mold (*Botrytis cinerea*) in an ethylene-dependent manner. *International Journal of Molecular Sciences*, 20(5): 1052.
55. Tzeng, D.D., and De Vay, J.E. 1985. Physiological responses of *Gossypium hirsutum* L. to infection by defoliating and nondefoliating pathotypes of *Verticillium dahliae* Kleb. *Physiological plant pathology*, 26(1): 57-72.
56. Vander Molen, G.E., Labavitch, J.M., Strand, L.L., and De Vay, J.E. 1983. Pathogen-induced vascular gels: ethylene as a host intermediate. *Physiologia Plantarum*, 59: 573-80.
57. Veronese, P., Narasimhan, M.L., Stevenson, R.A., Zhu, J.K., Weller, S.C., Subbarao, K.V., and Bressan, R.A. 2003. Identification of a locus controlling *Verticillium* disease symptom response in *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 35(5): 574-587.
58. Vilanova, L., Vall-Illaura, N., Torres, R., Usall, J., Teixidó, N., Larrigaudière, C., and Giné-Bordonaba, J. 2017. *Penicillium expansum* (compatible) and *Penicillium digitatum* (non-host) pathogen infection differentially alter ethylene biosynthesis in apple fruit. *Plant Physiology and Biochemistry*, 120: 132-43.
59. Wang, H., Lin, J., Chang, Y., and Jiang, C.Z. 2017. Comparative transcriptomic analysis reveals that ethylene/H<sub>2</sub>O<sub>2</sub>-mediated hypersensitive response and programmed cell death determine the compatible interaction of sand pear and *Alternaria alternata*. *Frontiers in Plant Science*, 8: 195.
60. Wang, S., Han, K., Peng, J., Zhao, J., Jiang, L., Lu, Y., Zheng, H., Lin, L., Chen, J., and Yan, F. 2019. NbALD1 mediates resistance to turnip mosaic virus by regulating the accumulation of salicylic acid and the ethylene pathway in *Nicotiana benthamiana*. *Molecular Plant Pathology*, 20(7): 990-1004.
61. Wang, J.H., Gu, K.D., Han, P.L., Yu, J.Q., Wang, C.K., Zhang, Q.Y., You, C.X., Hu, D.G., and Hao, Y.J. 2020. Apple ethylene response factor MdERF11 confers resistance to fungal pathogen *Botryosphaeria dothidea*. *Plant Science*, 291: 110351.
62. Wang, T., Shaban, M., Shi, J., Wang, W., Liu, S., Nie, X., and Zhu, L. 2023. Attenuation of ethylene signaling increases cotton resistance to a defoliating strain of *Verticillium dahliae*. *The Crop Journal*, 11(1): 89-98.
63. Wang, B., Yang, X., Zeng, H., Liu, H., Zhou, T., Tan, B., Yuan, J., Guo, L., and Qiu, D. 2012. The purification and characterization of a novel hypersensitive like response-inducing elicitor from *Verticillium dahliae* that induces resistance responses in tobacco. *Applied Microbiology and Biotechnology*, 93, 191-201.
64. Weingart, H., Ullrich, H., Geider, K., and Völksch, B. 2001. The role of ethylene production in virulence of *Pseudomonas syringae* pvs. *glycinea* and *phaseolicola*. *Phytopathology*, 91(5): 511-518.
65. Wiese, M.V., and DeVay, J.E. 1970. Growth regulator changes in cotton associated with defoliation caused by *Verticillium albo-atrum*. *Plant Physiology*, 45(3): 304-309.
66. Yang, B., Wang, Y., Guo, B., Jing, M., Zhou, H., Li, Y., et al. 2019. The *Phytophthora sojae* RXLR effector Avh238 destabilizes soybean Type2 Gm ACS s to suppress ethylene biosynthesis and promote infection. *New Phytologist*, 222(1): 425-437.
67. Yang, C., Li, W., Cao, J., Meng, F., Yu, Y., Huang, J., et al. 2017. Activation of ethylene signaling pathways enhances disease resistance by regulating ROS and phytoalexin production in rice. *The Plant Journal*, 89(2): 338-353.
68. Yang, C.L., Liang, S., Wang, H.Y., Han, L.B., Wang, F.X., Cheng, H.Q., Wu, X.M., Qu, Z.L., Wu, J.H., and Xia, G.X. 2015. Cotton major latex protein 28 functions as a positive regulator of the ethylene responsive factor 6 in defense against *Verticillium dahliae*. *Molecular plant*, 8(3): 399-411.

69. Yuan, D.P., Zhang, C., Wang, Z.Y., Zhu, X.F., and Xuan, Y.H. 2018. RAVL1 activates brassinosteroids and ethylene signaling to modulate response to sheath blight disease in rice. *Phytopathology*, 108(9): 1104-13.
70. Zhang, L., Wang, M., Li, N., Wang, H., Qiu, P., Pei, L., Xu, Z., Wang, T., Gao, E., Liu, J. and Liu, S. 2018. Long noncoding RNA s involve in resistance to *Verticillium dahliae*, a fungal disease in cotton. *Plant biotechnology journal*, 16(6): 1172-1185.
71. Zhang, D.D., Wang, J., Wang, D., Kong, Z.Q., Zhou, L., Zhang, G.Y., Gui, Y.J., Li, J.J., Huang, J.Q., Wang, B.L., and Liu, C. 2019. Population genomics demystifies the defoliation phenotype in the plant pathogen *Verticillium dahliae*. *New Phytologist*, 222(2): 1012-1029.
72. Zhao, S., Hong, W., Wu, J., Wang, Y., Ji, S., Zhu, S., Wei, C., Zhang, J., and Li, Y. 2017. A viral protein promotes host SAMS1 activity and ethylene production for the benefit of virus infection. *Elife*, 6: e27529.
73. Zheng, X., Xing, J., Zhang, K., Pang, X., Zhao, Y., Wang, G., Zang, J., Huang, R., and Dong, J. 2019. Ethylene response factor ERF11 activates BT4 transcription to regulate immunity to *Pseudomonas syringae*. *Plant Physiology*, 180(2): 1132-1151.
74. Zheng, H., Dong, L., Han, X., Jin, H., Yin, C., Han, Y., Li, B., Qin, H., Zhang, J., Shen, Q., and Zhang, K. 2020. The TuMYB46L-TuACO3 module regulates ethylene biosynthesis in einkorn wheat defense to powdery mildew. *The New Phytologist*, 225(6): 2526.
75. Zhu, L., Guo, J., Ma, Z., Wang, J., and Zhou, C. 2018. Arabidopsis transcription factor MYB102 increases plant susceptibility to aphids by substantial activation of ethylene biosynthesis. *Biomolecules*, 8(2): 39.