

## Etileno.

Mariana Neves\*, Sandra Correia\*<sup>‡</sup>, Jorge Canhoto\*

\* CEF/LAT/DCV/U. Coimbra | <sup>‡</sup>InnovPlantProtect CoLab

### CATEGORIA

Artigo

### CITAÇÃO

Neves, M. et al. (2024)

Etileno,

*Rev. Ciência Elem.*, V12(02):013.

[doi.org/10.24927/rce2024.013](https://doi.org/10.24927/rce2024.013)

### EDITOR

João Nuno Tavares

Universidade do Porto

### RECEBIDO EM

11 de setembro de 2023

### ACEITE EM

07 de dezembro de 2023

### PUBLICADO EM

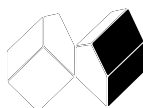
29 de julho de 2024

### COPYRIGHT

© Casa das Ciências 2024.

Este artigo é de acesso livre, distribuído sob licença Creative Commons com a designação [CC-BY-NC-SA 4.0](https://creativecommons.org/licenses/by-nc-sa/4.0/), que permite a utilização e a partilha para fins não comerciais, desde que citado o autor e a fonte original do artigo.

[rce.casadasciencias.org](https://rce.casadasciencias.org)



O etileno,  $C_2H_4$ , é uma hormona vegetal que tem um papel crucial em vários processos do desenvolvimento das plantas e em repostas a vários fatores de stresse. O seu efeito nos tecidos vegetais é consequência de uma via de sinalização complexa que envolve a ativação de fatores de transcrição que controlam a expressão de inúmeros genes de resposta ao etileno. Esta hormona tem um papel fundamental no desenvolvimento da raiz, formação de pelos radiculares, senescência, abscisão foliar e maturação dos frutos. O etileno está também envolvido na tolerância a diversos fatores de stresses abióticos e bióticos como temperaturas elevadas, salinidade, seca e ataques de fungos e bactérias. De um modo geral, esta hormona destaca-se como um elemento-chave na regulação de processos de desenvolvimento, stresse e adaptação das plantas ao ambiente que as rodeia.

O etileno é uma hormona vegetal de estrutura simples,  $C_2H_4$ , gasosa à temperatura ambiente, que é sintetizada e libertada pelos tecidos vegetais<sup>1</sup>. Apesar da sua simplicidade, participa em múltiplos processos do desenvolvimento vegetal e em várias respostas aos stresses bióticos e abióticos<sup>2</sup>. O efeito do etileno nas plantas foi reportado pela primeira vez na ervilha, em 1901, por Dimitry Neljubov. No entanto, foi Richard Gane, em 1934, quem fez a grande descoberta de que as plantas não só respondiam ao etileno, como também o sintetizavam<sup>3</sup>. A correlação entre a síntese de etileno e a sua atividade biológica mostrou à comunidade científica que moléculas em estado gasoso podiam atuar também como hormonas<sup>4</sup>. O etileno marcou, assim, a história como a primeira molécula gasosa com função sinalizadora a ser conhecida.

A biossíntese do etileno foi bastante estudada na segunda metade do século XX, período no qual Adams e Yang identificaram a s-adenosilmetionina (SAM) e o ácido aminociclopropano carboxílico (ACC), como os seus dois intermediários<sup>5,6</sup>. De um modo geral, a biossíntese desta hormona inicia-se com a conversão de SAM em ACC, pela ACC sintase, e finalmente o ACC é convertido em etileno pela ACC oxidase<sup>7</sup>. O uso de diversos mutantes com resposta variável ao etileno, obtidos da planta modelo *Arabidopsis thaliana*, permitiu ao longo dos anos não só compreender a função desta hormona no desenvolvimento vegetal, como também perceber quais os componentes da sua via de sinalização<sup>8</sup>, dos quais se destacam os recetores de etileno. O recetor de etileno denominado *Ethylene Receptor 1* (ETR1) em *A. thaliana* foi não só o primeiro recetor de etileno identificado, como também foi o primeiro recetor de hormonas vegetais a ser clonado e sequenciado<sup>9</sup>. Em *A. thaliana*, o etileno é reconhecido por uma família de cinco recetores denominados ETR1, ERS1 (*Ethylene Response Sensor 1*), ETR2, EIN4 (*Ethylene Insensitive 4*) e ERS2<sup>10</sup>. Estes recetores situam-se na membrana do retículo endoplasmático (ER) e é a partir da ligação do etileno ao recetor que se desencadeia uma via de sinalização complexa<sup>11</sup>. Dois componentes chave nesta via de sinalização são a proteína-cinase *Constitute Triple Response 1* (CTR1) e a proteína *Ethylene Insensitive 2* (EIN2), que funcionam como re-

guladores negativos e positivos, respectivamente (FIGURA 1). CTR1 tem a função de fosforilar EIN2 e impedir a sua função na via de sinalização; já EIN2 quando não impedida tem a função de aumentar a atividade de fatores de transcrição EIN3 e EIN3-LIKE 1 (EIL1) que, por sua vez, controlam a transcrição de genes de resposta ao etileno, como os fatores de transcrição da família ERFs (*Ethylene Response Factors*).

De uma maneira geral, na ausência de etileno (ar) os recetores mantêm a proteína-cinase CTR1 ativa, que por sua vez fosforila EIN2. Esta fosforilação diminui os níveis de EIN2 impedindo o seu transporte para o núcleo e a ativação dos fatores de transcrição. Na presença de etileno, a sua ligação inibe os recetores, com consequente desativação de CTR1. A perda de atividade de CTR1 permite a clivagem da proteína não fosforilada EIN2, ancorada no ER. O domínio C-terminal de EIN2 (EIN2-C) libertado após a clivagem, é transportado para o núcleo e ativa a via de sinalização a jusante de EIN2 ao desencadear a atividade dos fatores de transcrição EIN3/EIL1<sup>11,12</sup>.

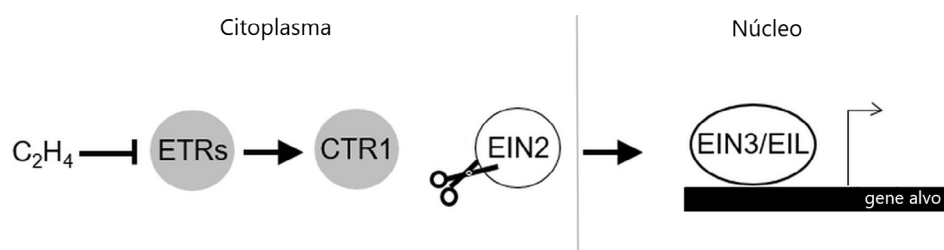


FIGURA 1. Esquema geral da via de sinalização do etileno e alguns dos seus componentes chave. Círculos cinzentos indicam reguladores negativos, círculos brancos indicam reguladores positivos; (→) indica efeito regulador; (-) indica inibição. Esquema adaptado de Dolgikh et al., 2019<sup>12</sup>.

As diferentes respostas ao etileno revelam os inúmeros papéis em que esta hormona está envolvida, quer ao nível do desenvolvimento vegetal, quer nas respostas a vários fatores de stress (FIGURA 2). Convém lembrar que o papel do etileno é muitas vezes resultado de uma interação com outras hormonas vegetais, como as auxinas, as citocininas, as giberelinas e o ácido abscísico (ABA)<sup>13</sup>. O efeito do etileno nas plantas começa mesmo antes da germinação e tem um papel essencial no desenvolvimento da plântula<sup>14</sup>. A germinação das sementes envolve inicialmente uma quebra da dormência, que resulta de um equilíbrio hormonal entre o ABA e as giberelinas<sup>15</sup>. De um modo geral, o ABA mantém o fenómeno de dormência, enquanto as giberelinas quebram este efeito e promovem a germinação<sup>15</sup>. O etileno participa no processo de quebra da dormência, pois promove a germinação por diminuir os efeitos do ABA através da regulação do seu metabolismo e via de sinalização<sup>16</sup>. O etileno está também envolvido no crescimento do hipocótilo, porém o seu efeito depende da presença ou ausência de luz, observando-se o crescimento dos hipocótilos à luz, enquanto o seu alongamento é inibido no escuro<sup>14,17</sup>. Ao nível do sistema radicular, o etileno tem um papel inibitório tanto no desenvolvimento da raiz principal, como das raízes laterais<sup>18</sup>. As auxinas e o etileno inibem sinergicamente o desenvolvimento da raiz principal, no entanto, as auxinas são essenciais para a formação de raízes laterais<sup>19</sup>. O efeito inibitório do etileno no desenvolvimento radicular é inerente à sua regulação na biossíntese, transporte e acumulação de auxinas nas diferentes zonas da raiz<sup>18,20</sup>. Resumidamente, o etileno leva a uma acumulação de auxinas tanto na zona meristemática como na zona de alongamento da raiz, resultando na inibição da proliferação e do alongamento celular<sup>18</sup>. Esta acumulação de auxinas no ápice da raiz impede que estas se acumulem nas zonas laterais<sup>18,19</sup>, onde seriam necessárias para a formação de raízes laterais. No entanto, o

etileno promove a formação de pelos radiculares, pela ativação de fatores de transcrição envolvidos na sua iniciação e desenvolvimento<sup>21</sup>.

O etileno é também uma hormona chave no processo de envelhecimento das plantas estando envolvido no amadurecimento dos frutos e na senescência e abscisão das folhas e das flores<sup>13</sup>. Ao nível da folha, este fenómeno está, em grande parte, relacionado com a perda de clorofila<sup>22,23</sup>; já ao nível das flores, o etileno desencadeia um conjunto de eventos celulares nos seus diferentes órgãos, que levam à sua senescência e posterior abscisão<sup>13,24</sup>. O amadurecimento dos frutos climatéricos é o papel mais reconhecido do etileno, pois tem importantes aplicações económicas<sup>25</sup>. Os frutos climatéricos são todos aqueles que apresentam uma taxa de respiração elevada durante o seu amadurecimento, acompanhada de uma grande produção de etileno, tais como a maçã, banana, tomate, entre outros<sup>26</sup>. O aumento na síntese de etileno e da sua percepção leva à ativação de fatores de transcrição da família ERF, que, de seguida, modulam a transcrição de genes de resposta ao etileno, neste caso, genes associados ao amadurecimento<sup>27</sup>. Este processo leva a alterações fisiológicas e bioquímicas no fruto como a redução dos níveis de clorofila e o aumento de antocianinas, modificações no metabolismo dos açúcares e na biossíntese de compostos orgânicos voláteis, que resultam na mudança de cor, amolecimento e aumento do aroma, sabor e conteúdo em açúcares<sup>13,25</sup>. Controlar o processo de amadurecimento dos frutos pós-colheita é fundamental para aumentar o seu tempo de prateleira<sup>13</sup>. A estratégia mais comum passa por reduzir a síntese ou ação do etileno nos tecidos vegetais; por exemplo, o composto 1-metilciclopropeno (1-MCP) tem sido usado ao longo dos anos para reduzir a ação do etileno, pois atua como um inibidor competitivo para os receptores de etileno<sup>28</sup>. Diminuir a temperatura e controlar a atmosfera de armazenamento a que os frutos estão expostos também é uma das estratégias utilizadas, já que a redução dos níveis de O<sub>2</sub> e o aumento de CO<sub>2</sub> diminui a respiração e a sensibilidade ao etileno<sup>29</sup>.

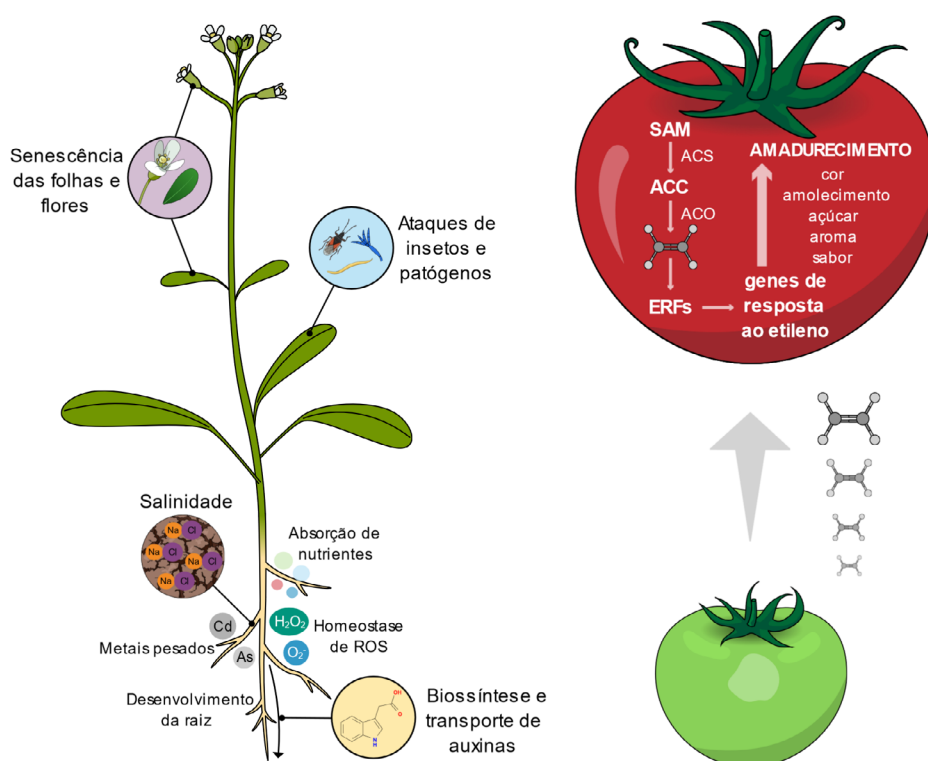


FIGURA 2. À esquerda esquema de alguns papéis do etileno no desenvolvimento e tolerância a condições de stress. À direita esquema de amadurecimento do tomate (baseado em Kou et al., 2021<sup>25</sup>).

Nos últimos anos vários estudos têm reportado o papel do etileno na tolerância a vários fatores de stresse, como calor<sup>30</sup>, hipóxia<sup>31</sup>, metais pesados<sup>32</sup>, salinidade<sup>33</sup>, seca<sup>34</sup>, e ataque de bactérias, fungos e herbívoros<sup>35, 36</sup>. No entanto, é de referir que, dependendo da espécie, o etileno pode também ter uma papel negativo nestas respostas e tornar a planta mais suscetível<sup>37</sup>. A tolerância a temperaturas mais elevadas promovida pelo etileno está relacionada com a homeostase de espécies reativas de oxigénio (ROS), regulada por antioxidantes enzimáticos e não-enzimáticos resultando em menores danos oxidativos<sup>30</sup>. Em condições baixas de O<sub>2</sub> o etileno induz mudanças morfológicas e bioquímicas que permitem a sobrevivência da planta, como a expressão de genes relacionados com o azoto e um aumento da respiração anaeróbia<sup>31</sup>. A tolerância a metais pesados, como o arsénio<sup>38</sup> e o cádmio<sup>39, 40</sup>, parece estar relacionada com a modulação da transcrição de ERFs específicos resultantes da ativação da via de sinalização do etileno. O etileno promove a tolerância à salinidade através da manutenção da homeostase de Na<sup>+</sup>/K<sup>+</sup>, nutrientes e ROS, e também pelo aumento da assimilação de nitratos e sulfatos. A tolerância à seca parece estar associada a uma regulação positiva no aumento do conteúdo em açúcares e prolina de modo a combater o stress osmótico, levando a uma diminuição da peroxidação lípica<sup>34</sup>. O ataque de agentes patogénicos, como bactérias e fungos é acompanhado pela ativação de fatores de transcrição que estão envolvidos na regulação de genes associados à imunidade, tornando a planta menos suscetível<sup>31</sup>.

Numa altura em que as preocupações relacionadas às alterações climáticas e à segurança alimentar estão em destaque, o etileno revela-se como uma hormona chave na regulação da capacidade adaptativa das plantas. Assim, é essencial compreender os múltiplos papeis do etileno e os seus mecanismos de sinalização para encontrar novas estratégias que otimizem o desenvolvimento das plantas e a sua adaptação a ambientes pouco favoráveis.

## REFERÊNCIAS

- <sup>1</sup> ABELLES, F. B., *Ethylene in Plant Biology*, New York, USA: Academic Press, 1973.
- <sup>2</sup> KHAN, N. A. et al., *Editorial: Ethylene: A Key Regulatory Molecule in Plants*, *Front Plant Sci*, 8, 1782. 2017.
- <sup>3</sup> BAKSHI, A. et al., *History of Research on the Plant Hormone Ethylene*, *J Plant Growth Regul*, 34, 809–827. 2015.
- <sup>4</sup> CHANG, C., Q&A: *How do plants respond to ethylene and what is its importance?*, *BMC Biol*, 14, 7. 2016.
- <sup>5</sup> ADAMS, D. O. & YANG S. F., *Ethylene biosynthesis: Identification of 1-aminocyclopropane-1-carboxylic acid as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene*, *Proc Natl Acad Sci USA*, 76, 170–174. 1979.
- <sup>6</sup> ADAMS, D. O. & YANG S. F., *Methionine Metabolism in Apple Tissue: implication of s-adenosylmethionine as an intermediate in the conversion of methionine to ethylene*, *Plant Physiol*, 60, 892–896. 1977.
- <sup>7</sup> YANG, S. F. & HOFFMAN, N. E., *Ethylene biosynthesis and its regulation in higher plants*, *Annu Rev Plant Physiol*, 35, 155–189. 1984.
- <sup>8</sup> CHEN, Y. F. et al., *Ethylene signal transduction*, *Ann Bot*, 95, 901–915. 2005.
- <sup>9</sup> CHANG, C. et al., *Arabidopsis Ethylene-Response Gene ETR1: Similarity of Product to Two-Component Regulators*, *Science*, 262, 539–544. 1993.
- <sup>10</sup> BLEECKER, A. B. et al., *The ethylene-receptor family from Arabidopsis: structure and function*, *Philos Trans R Soc Lond B Biol Sci*, 353, 1405–1412. 1998.
- <sup>11</sup> BINDER, B. M., *Ethylene signaling in plants*, *J Biol.Chem*, 295, 7710–7725. 2020.
- <sup>12</sup> DOLGIKH, V. A. et al., *Shaping Ethylene Response: The Role of EIN3/EIL1 Transcription Factors*, *Front Plant Sci*, 10, 1030. 2019.
- <sup>13</sup> IQBAL, N. et al., *Ethylene Role in Plant Growth, Development and Senescence: Interaction with Other Phytohormones*, *Front Plant Sci*, 8, 475. 2017.
- <sup>14</sup> AHAMMED, G. J. et al., *Role of ethylene crosstalk in seed germination and early seedling development: A review*, *Plant Physiol Biochem*, 151, 124–131. 2020.
- <sup>15</sup> FINCH-SAVAGE, W. E. & LEUBNER-METZGER, G., *Seed dormancy and the control of germination*, *New Phytol*, 171, 501–523. 2006.
- <sup>16</sup> CORBINEAU, F. et al., *Ethylene, a key factor in the regulation of seed dormancy*, *Front Plant Sci*, 5, 539. 2014.
- <sup>17</sup> ZHONG, S. et al., *A molecular framework of light-controlled phytohormone action in Arabidopsis*, *Curr Biol*, 22, 1530–1535. 2012.
- <sup>18</sup> QIN, H. & HUANG, R., *Auxin Controlled by Ethylene Steers Root Development*, *Int J Mol Sci*, 19, 3656. 2018.
- <sup>19</sup> MUDAY, G. K. et al., *Auxin and ethylene: collaborators or competitors?*, *Trends Plant Sci*, 17, 181–195. 2012.
- <sup>20</sup> RŮZICKA, K. et al., *Ethylene regulates root growth through effects on auxin biosynthesis and transport-dependent auxin distribution*, *Plant Cell*, 19, 2197–2212. 2007.
- <sup>21</sup> FENG, Y. et al., *Ethylene promotes root hair growth through coordinated EIN3/EIL1 and RHD6/RSL1 activity in Arabidopsis*, *Proc Natl Acad Sci USA*, 114, 13834–13839. 2017.
- <sup>22</sup> GEPSTEIN, S. & THIMANN, K. V., *The Role of Ethylene in the Senescence of Oat Leaves*, *Plant Physiol*, 68, 349–354. 1981.

- <sup>23</sup> KOUKOUNARAS, A. et al, [1-Methylcyclopropane prevents ethylene induced yellowing of rocket leaves](#), *Postharvest Biol and Technol*, 41, 109-111. 2006.
- <sup>24</sup> WOLTERING, E. J. & VAN DOORN, W. G., [Role of Ethylene in Senescence of Petals—Morphological and Taxonomical Relationships](#), *J Exp Bot*, 39, 1605–1616. 1988.
- <sup>25</sup> KOU, X. et al, [Different regulatory mechanisms of plant hormones in the ripening of climacteric and non-climacteric fruits: a review](#), *Plant Mol Biol*, 107, 477–497. 2021.
- <sup>26</sup> KOU, X. & WU, M., [Characterization of Climacteric and Non-Climacteric Fruit Ripening](#), *Methods Mol Biol*, 1744, 89–102. 2018.
- <sup>27</sup> LIU, M. et al, [Ethylene Control of Fruit Ripening: Revisiting the Complex Network of Transcriptional Regulation](#), *Plant Physiol*, 169, 2380–2390. 2015.
- <sup>28</sup> BLANKENSHIP, S. M. & DOLE, J. M., [1-Methylcyclopropane: a review](#), *Postharvest Biol and Technol*, 28, 1–25. 2003.
- <sup>29</sup> MAHAJAN, P. V. et al, [Postharvest treatments of fresh produce](#), *Philos Trans A Math Phys Eng Sci*, 372, 20130309. 2014.
- <sup>30</sup> POÓR, P. et al, [Ethylene involvement in the regulation of heat stress tolerance in plants](#), *Plant Cell Rep*, 41, 675–698. 2022.
- <sup>31</sup> SHEKHAWAT, K. et al, [Ethylene: A Master Regulator of Plant-Microbe Interactions under Abiotic Stresses](#), *Cells*, 12, 31. 2022.
- <sup>32</sup> KEUNEN, E. et al, [Ethylene and Metal Stress: Small Molecule, Big Impact](#), *Front Plant Sci*, 7, 23. 2016.
- <sup>33</sup> RIYAZUDDIN, R. et al, [Ethylene: A Master Regulator of Salinity Stress Tolerance in Plants](#), *Biomolecules*, 10, 959. 2020.
- <sup>34</sup> CUI, M. et al, [Ethylene increases accumulation of compatible solutes and decreases oxidative stress to improve plant tolerance to water stress in Arabidopsis](#), *J Plant Biol*, 58, 193–201. 2015.
- <sup>35</sup> LU, J. et al, [Contrasting effects of ethylene biosynthesis on induced plant resistance against a chewing and a piercing-sucking herbivore in rice](#), *Mol Plant*, 7, 1670–1682. 2014.
- <sup>36</sup> VAN DER ENT, S. & PIETERSE, C. M. J., [Ethylene: Multi-Tasker in Plant-Attacker Interactions](#), Wiley-Blackwell: New Jersey, USA, 44, 343–377. 2012.
- <sup>37</sup> FATMA, M. et al, [Ethylene Signaling under Stressful Environments: Analyzing Collaborative Knowledge](#), *Plants*, 11, 2211. 2022.
- <sup>38</sup> FU, S. F. et al, [Transcriptome profiling of genes and pathways associated with arsenic toxicity and tolerance in Arabidopsis](#), *BMC Plant Biol*, 14, 94. 2014.
- <sup>39</sup> CAO, F. et al, [Genome-wide transcriptome and functional analysis of two contrasting genotypes reveals key genes for cadmium tolerance in barley](#), *BMC Biol*, 15, 611. 2014.
- <sup>40</sup> GUAN, C. et al, [The glutathione synthesis may be regulated by cadmium-induced endogenous ethylene in Lycium chinense and over-expression of an ethylene responsive transcription factor gene enhances tolerance to cadmium stress in tobacco](#), *Molecular Breeding*, 35, 123. 2015.