

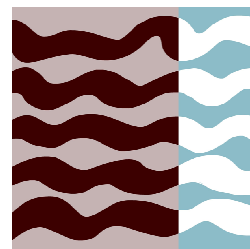
Fisiología Vegetal

Tema XII Etileno

Ingeniería agrónoma grado en hortofruticultura y
jardinería



Universidad
Politécnica
de Cartagena



ETSIA
Cartagena

Jorge Cerezo Martínez



Índice

1. Introducción.....	Pág. 3
2. Descubrimiento.....	Pág. 3
3. Estructura.....	Pág. 3
4. Biosíntesis.....	Pág. 4-5
5. Receptores de etileno.....	Pág. 5-7
6. Efectos fisiológicos.....	Pág. 7-9
7. Aplicaciones comerciales.....	Pág. 9
8. Bibliografía.....	Pág. 9

1. Introducción

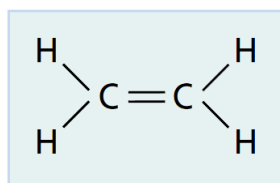
El etileno tiene la estructura química más simple con actividad en forma gaseosa, esta naturaleza le confiere características especiales entre los reguladores. Su efecto en plantas se produce en concentraciones muy bajas y se manifiesta prácticamente en todas las etapas de su ciclo biológico, desde la germinación de las semillas hasta la maduración y senescencia, o en respuesta al estrés. El hecho de ser un gas a temperatura y presión ambiente le confiere unas características peculiares: La capacidad de difundirse libremente por los espacios intercelulares, la de coordinar una respuesta rápida y uniforme en los tejidos y, además, la posibilidad de alterar su concentración interna simplemente modulando la velocidad de síntesis del gas, sin la participación de un sistema metabólico adicional para reducir la concentración de hormona libre.

2. Descubrimiento

El etileno fue usado ya en el antiguo Egipto, en donde se trataba con gas los higos para estimular su maduración; también en la antigua China se quemaba incienso en locales para incrementar la maduración de las peras; pero no es hasta 1901, en Alemania, con D. Neljubov que demuestra que el etileno era el componente activo del gas que se empleaba en la iluminación del alumbrado público el que causaba la defoliación a los árboles. Neljubov observó en plántulas etioladas del guisante que este gas ocasionaba la reducción de la elongación, el engrosamiento del hipocótilo y el cambio en la orientación del desarrollo. Este efecto, conocido como “triple respuesta” ha supuesto el mayor avance en los conocimientos sobre el modo de acción de la hormona y sobre su implicación directa en los distintos procesos del desarrollo o frente a situaciones de estrés.

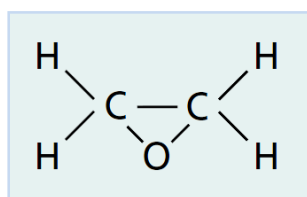
3. Estructura

El etileno de las olefinas más simples que se conocen (su peso molecular es de 28) y es más ligero que el aire en condiciones fisiológicas:



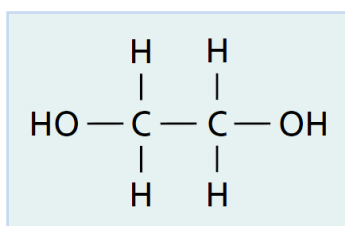
Etileno

Es inflamable y se oxida fácilmente, el etileno puede oxidarse formando óxido de etileno:



Óxido de etileno

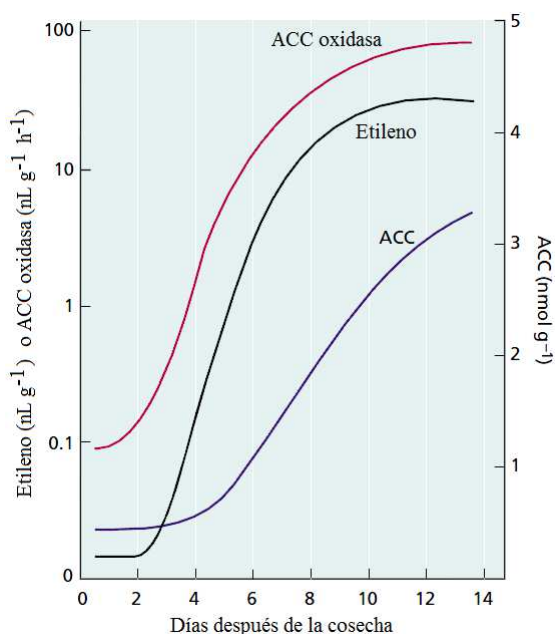
Y el óxido de etileno puede ser hidrolizado al glicol de eteno:



Glicol de eteno

4. Biosíntesis

La primera etapa de la biosíntesis de etileno en plantas superiores, que es diferente de la de los vegetales inferiores y los microorganismos, es la formación de **S-adenosilmetionina** (SAM) desde el amino metionina. Esta conversión está catalizada por la enzima S-adenosilmetionina sintasa y no es específica de la síntesis de etileno, ya que la SAM es también un precursor de otras rutas metabólicas, como la síntesis de poliaminas, y participa en reacciones de transmetilación de lípidos, carbohidratos y ácidos nucleicos. La primera etapa específica de la síntesis de etileno es la conversión de la SAM en **ácido 1-aminociclopropano-1-carboxílico** (ACC), a través de la encima **ACC sintasa** (ACS). Existen múltiples factores, tanto internos como externos, que estimulan la producción de etileno en los tejidos vegetales, de forma concomitanteⁱ con el aumento en el contenido de ACC y la síntesis de novoⁱⁱ de ACS. Ello indica que esta actividad constituye, en la mayor parte de las situaciones fisiológicas, la etapa reguladora limitante de la producción de etileno. La actividad ACS se localiza predominantemente en el citosol y aun en su fase máxima es muy escasa. Otra de las características de la ACS por sustrato (denominada **inactivación suicida**), de tal forma que la unión de la SAM al centro activo de la ACS originaría un compuesto que inactivaría irreversiblemente la enzima. Además, existen otro tipo de reguladores metabólicos que participan en la estabilidad de la proteína ACS. Todo ello contribuye a mantener un estricto control transcripcional y postranscripcional de la actividad ACS y, por consiguiente, a limitar la producción de etileno en las células.



La ACO tiene una alta afinidad por sustrato y necesita la presencia de oxígeno para su actividad. También sufre **inactivación catalítica**. Esta característica común a ambas enzimas sugiere que las plantas han podido desarrollar un mecanismo bioquímico que permita detener de forma rápida y eficiente la síntesis de etileno, y controlar así la persistencia de sus efectos fisiológicos.

A pesar de que en la mayoría de los tejidos de los vegetales la actividad ACO es constitutiva, es decir, esos tejidos poseen capacidad para convertir ACC exógeno en etileno, la síntesis de la enzima y su actividad también son inducidos de forma específica en determinados procesos del desarrollo (maduración de ciertos frutos climatéricos, la actividad ACO se incrementa antes que la de la ACS y es estimulada por el etileno).

La formación de etileno a partir de ACC va acompañada de la generación de ácido cianhídrico (HCN), que es sumamente tóxico para las plantas.

Una etapa alternativa a la oxidación de ACC en etileno constituye la síntesis del compuesto conjugado **malonil-ACC**, mediante la acción de la ACC N-maloniltransferasa. Este proceso es irreversible en condiciones fisiológicas, de forma que la conjugación de ACC se puede considerar una forma de almacenamiento del precursor del etileno y un proceso adicional para controlar la concentración de ACC disponible para la conversión a etileno.

La metionina es un aminoácido minoritario en las plantas; sin embargo, su suministro como sustrato en las diferentes rutas metabólicas en las que participa está asegurado a través del reciclaje en forma de metiltioadenosina (MTA) y otros intermediarios.

El resultado neto de este ciclo, conocido como **ciclo de la metionina** o **ciclo de Yang**, es la formación de etileno desde el anillo de ribosa del ATP, mientras que el grupo sulfidrilo se conserva para regenerar

de nuevo la metionina. De esta forma, con disponibilidad de ATP se puede conseguir una alta tasa de producción de etileno, pese a la baja concentración de metionina intracelular.

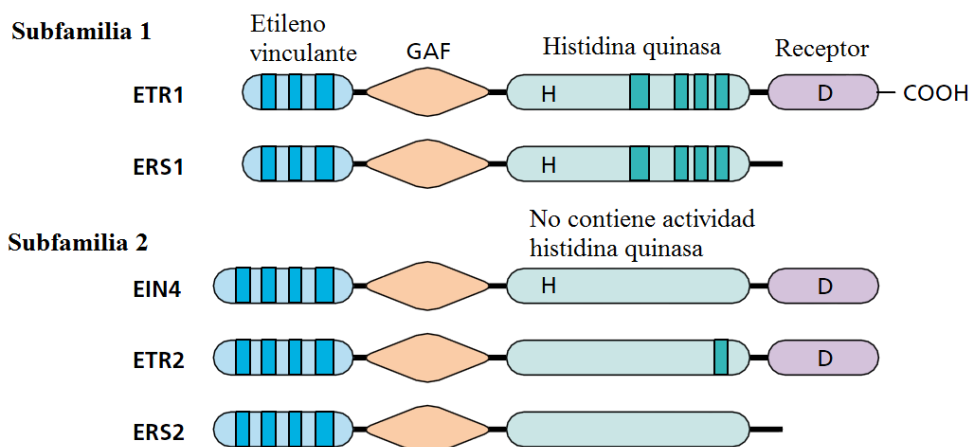
Una de las características de la producción de etileno es la diversidad de factores, tanto endógenos como exógenos, que pueden estimularla o suprimirla. Estos efectos, sin embargo, son variables y dependen de la especie vegetal, el tejido y su estado de desarrollo. En la mayor parte de las situaciones biológicas o de respuesta al estrés, la etapa reguladora limitante de la síntesis de etileno es la ACC sintasa. En general, la similitud entre tales genes es muy escasa. Existe, por tanto, una alta especificidad en la regulación de la expresión de la ACS, tanto de estímulo como de tejido, y se ha observado mayor homología entre las ACS que son inducidas por un mismo factor en diferentes plantas que entre las distintas ACS de una misma especie. Estas características permiten regular diferencialmente la síntesis de etileno ante cada proceso o estímulo específico, y adaptar o coordinar así las respuestas fisiológicas particulares frente a dicha situación. La regulación coordinada y específica de cada una de estas enzimas determinará la producción de etileno frente a cada situación, y su consiguiente respuesta fisiológica.

El etileno también regula su propia síntesis, tanto estimulándola como inhibiéndola. La activación de la producción de etileno por el mismo gas (denominada **autocatálisis**) se ha demostrado en diferentes tejidos y es un proceso característico durante la maduración de los frutos climatéricos o la senescencia de determinadas especies de flores. Este proceso requiere la presencia continua de ambas enzimas, ACS y ACO. La inducción de ACO por el etileno parece ser previa a la de ACS, de forma que se incrementan progresivamente los niveles basales de etileno sin que ello afecte al nivel de su precursor metabólico, ACC. Cuando la concentración de etileno ha superado un nivel umbral, comenzaría la estimulación de la actividad ACS, con el consiguiente aumento de ACC y, dado que la actividad ACO ya está previamente intensificada, tiene lugar el aumento masivo de la producción de etileno, característico durante el climaterio de los frutos. En otras situaciones del desarrollo, o en condiciones adversas, la actividad ACO también puede ser estimulada por el etileno; no así la actividad ACS. La autocatálisis de la producción de etileno es, por tanto, la estimulación por la hormona de la expresión y de la actividad de una ACS específica. Este proceso solamente se produce durante la maduración de los frutos climatéricos y es el que determina la entrada irreversible en el proceso de senescencia celular característico de la maduración.

Por otra parte, el etileno también puede actuar negativamente en su biosíntesis. Este proceso es rápido y reversible, e implica diferentes mecanismos: el etileno inhibe la actividad ACS y, dependiendo de los tejidos, también puede suprimir la ACO. Además, se ha demostrado que incrementa la actividad ACC-malonil-transferasa, lo que ocasiona una reducción general del contenido de ACC disponible para la formación de etileno.

5. Receptores de etileno

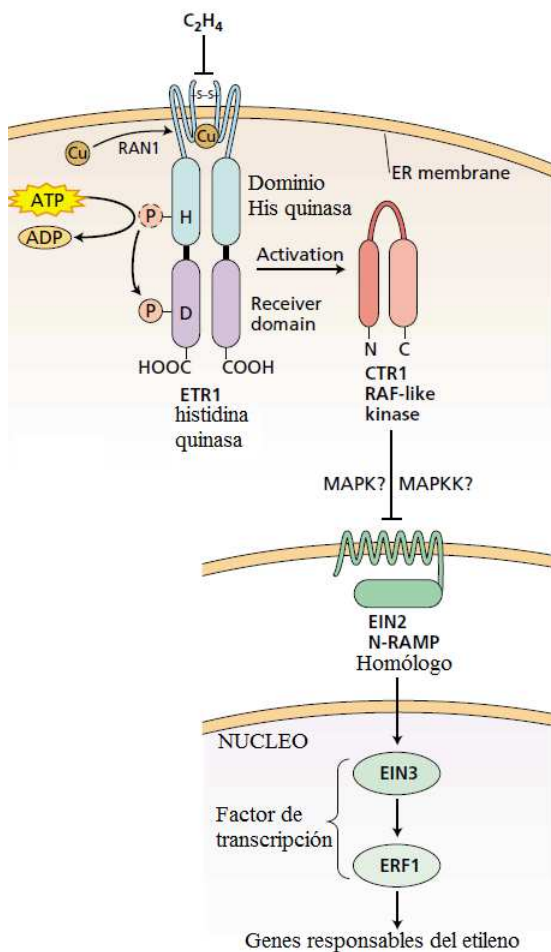
La primera proteína que se identificó de forma concluyente como un receptor hormonal fue la denominada ETR1.



Los receptores están organizados estructuralmente en tres dominios: el dominio o módulo sensor, por el que se une el etileno; el dominio quinasa, que puede variar en los diferentes receptores, pero que es el que contiene una serie de restos de His que se autofosforilan y, finalmente, el dominio de respuesta, que está ausente como dímeros y necesitan Cu^+ para mantener una alta afinidad en la unión con el etileno. Existen proteínas que actúan como receptores de etileno, y que se agrupan en dos subfamilias, según contengan el dominio sensor y el de respuesta (como los receptores ETR), o solamente el dominio sensor (como los receptores ERS).

Por debajo de los receptores del etileno se ha comprobado que actúan unas proteínas, denominadas CTR, que tienen homología con las quinastas tipo treonina-serina o Raf. Estas proteínas interactúan directamente con los receptores ETR y ERS, y las mutaciones en los genes que las codifican originan un fenotipo en el que se manifiesta de forma constitutiva la respuesta al etileno en ausencia de la hormona. Este dato indica claramente que la interacción receptor-CTR actúa como un regulador negativo de la ruta de señalización. Así, durante el desarrollo normal de la planta y en ausencia de etileno, los receptores y la proteína CTR estarían unidos y se suprimirían las respuestas a la hormona. Cuando el etileno se une a su receptor, la unión con CTR se rompe, y entonces se suprime la inhibición y se desencadenan las etapas subsiguientes de cascada de transducción hormonal.

Los resultados genético-moleculares refuerzan las observaciones bioquímicas y establecen un posible modelo de regulación negativa de las respuestas al etileno. Este modelo establece que los niveles bajos de receptor implicarían menor represión de la ruta de transducción y, en consecuencia, una alta sensibilidad a la hormona. En cambio, una concentración elevada de receptores hormonales implicaría una mayor inactivación de la ruta y se requeriría mayor concentración de etileno para hacerla operativa. A pesar de que este modelo es opuesto al modelo clásico de acción hormonal, supone ciertas ventajas funcionales en la transducción de la señal del etileno, y existen pruebas que los modelos similares son los que regulan las señales de otras hormonas vegetales.



En este modelo, la entrada en funcionamiento de la ruta de señalización puede ser mucho más rápida, ya que tan pronto se estimula la síntesis de etileno y el gas se une al receptor, la inhibición se paraliza y se activan las respuestas, es decir, se hace operativo un sistema ya existente que hasta ese momento estaba inactivo. Además, la síntesis de nuevos receptores sería una forma rápida y eficiente de frenar la acción del etileno una vez que el proceso está en marcha, lo que puede ser especialmente necesario cuando es preciso frenar los efectos del etileno y restaurar el hábito normal del desarrollo. Dado que la acción del etileno puede entrañar procesos de deterioro y terminales en la vida de las plantas, éstas han debido adoptar un sistema rápido y eficiente para reducir la acción de la hormona en las situaciones en las que es necesario, de modo que el desarrollo pueda continuar normalmente. Así pues, la regulación de la síntesis de receptores parece un paso importante para determinar la acción y los efectos fisiológicos del etileno. Cada uno de los receptores obedece a inductores y represores distintos, y que en las diversas fases del desarrollo, maduración y senescencia se regulan de forma diferente.

Así, el receptor ERT1 parece que se expresa de forma constitutiva durante la maduración de los frutos, mientras que los del tipo ERS1 siguen un patrón similar al de la producción de etileno. En algunos de estos receptores, por ejemplo, ERS2 y ETR4, existe un proceso denominado compensación funcional, por el que en ausencia del receptor ERS2 el nivel del otro receptor aumenta, pero no a la inversa.

Por debajo de los receptores y de la unión al CTR se encuentra otra extensa serie de moléculas en la secuencia de transmisión de la señal del etileno. La proteína EIN2 es una proteína integral de membrana, con homología con la familia de transportadores de iones metálicos NRAMP y que se actúa inmediatamente después del CTR. La transducción de la señal desde la CTR se produce mediante una cadena de actividades proteína quinasa. Por debajo de EIN2 se encuentran una serie de factores de transcripción, que parecen interactuar entre sí en la regulación transcripcional de los genes de respuesta al etileno. Se ha comprobado que estos elementos actúan como dímeros que se unen a secuencias concretas de los promotores de los factores de respuesta al etileno (ERF).

Estas proteínas son, por su parte, las intermediarias con las que pueden converger o interactuar proteínas reguladas por otras hormonas, y constituyen una etapa en la que se puede producir la interconexión entre los diferentes reguladores del desarrollo. Así, existen secuencias de respuesta al etileno en promotores de genes regulados por el ácido jasmónico y, a su vez, se ha comprobado que factores de transcripción regulados por esta hormona interactúan directamente con EIN3.

6. Efectos fisiológicos

Aunque la acción de etileno se ha vinculado a menudo a procesos inhibidores del desarrollo o de estrés, no debe considerarse como negativa en sí misma, sino más bien como parte de los mecanismos desarrollados por las plantas para adaptarse y responder a condiciones nuevas. El efecto del etileno, además, puede estar directa o indirectamente modulado por el balance con otras hormonas.

El etileno favorece la capacidad de germinación de las semillas de numerosas especies, y se ha constatado un aumento de su síntesis durante la ruptura de las cubiertas y la emergencia de la radícula. Además, también promueve la ruptura de la dormición de las semillas, un efecto que parece estar mediado por el balance entre las giberelinas y el ácido abscísico (ABA). En general, la acción del etileno en estos procesos puede ser la de promover el desarrollo de las células, ayudando a generar la fuerza necesaria para la ruptura de las cubiertas de las semillas.

El efecto del etileno en plántulas en crecimiento provoca la denominada “**respuesta triple**”, que consiste en la reducción de la elongación, el incremento del desarrollo lateral y el cambio en la orientación del desarrollo, originando hipocotilos más cortos, gruesos, y con el gancho plumular cerrado. Este tipo de estructuras se induce igualmente cuando el crecimiento de las plántulas es obstaculizado mecánicamente, lo que indica que el etileno podría controlar la respuesta de las plantas en dichas condiciones. Las células de la zona interna tienen mayor capacidad de síntesis de etileno y menor velocidad de desarrollo que las de la zona externa. La acción del etileno en este proceso está modulada por la luz, y por la síntesis y el transporte de auxinas.

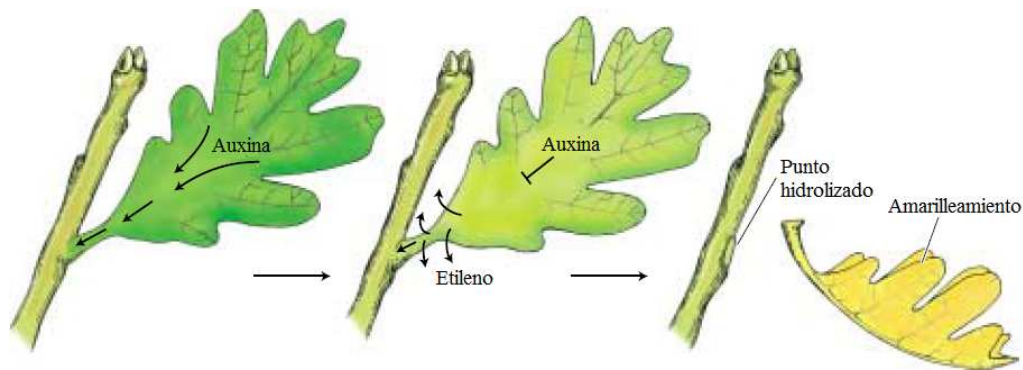
El desarrollo vertical de la raíz también es inhibido por la acción del etileno, a la vez que se incrementa la expansión radial. Este efecto es dependiente de la concentración, ya que con bajas dosis del gas se puede estimular la elongación de la raíz. Aunque las auxinas pueden producir el efecto inhibitorio del etileno, la acción de aquéllas no se ejerce a través de la estimulación de la síntesis de etileno. Otro efecto característico del etileno en las raíces es la inducción del movimiento helicoidal, modulando de forma diferencial el crecimiento de las distintas células de este órgano. En general, el efecto inhibitorio del etileno en la elongación del tallo y de la raíz se ejerce a través de un cambio en la orientación de los microtúbulos.

El etileno está implicado en la inducción de raíces laterales, adventicias y pelos radiculares. Aunque en cada uno de estos procesos pueden existir mecanismos particulares de diferenciación, el etileno actúa en todos ellos promoviendo el número y el desarrollo de las estructuras. En este caso, su acción también está mediada por las auxinas o conectada con ellas, y se han sugerido que en la formación de pelos

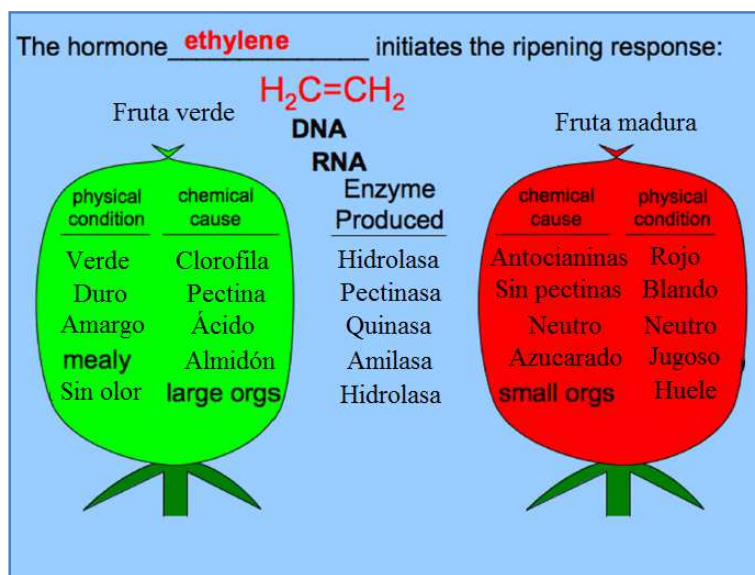
radiculares puede existir una ruta en la que ambas hormonas actúen coordinadamente, y otra ruta independiente para cada una de ellas.

En diferentes especies se ha observado que la emergencia de las hojas se asocia a un aumento en la producción de etileno; sin embargo, este gas inhibe el desarrollo de las hojas. La acción del etileno controlando la expansión foliar se ejerce por inhibición del alargamiento celular, más que por un efecto en la división celular, y parece estar mediado por giberelinas.

La alteración en condiciones normales del desarrollo, bien por agentes químicos, físicos o biológicos ocasiona, en la mayor parte de los casos, un incremento en la producción de etileno, que puede actuar como una señal común controlando las diferentes respuestas de las plantas frente a dichas situaciones. Aunque los diversos tipos de estrés ambientales pueden inducir respuestas específicas, se han demostrado que la activación de la ACS y de la ACO son mecanismos comunes a todos ellos y constituyen también las etapas de control de síntesis de etileno.



El aumento en la producción de etileno provocado por las heridas y la inducción de epinastia en las hojas fueron los primeros indicios de la implicación de la hormona en los procesos de estrés. El efecto del etileno es, sin embargo, parte de las diferentes señales inducidas frente a esta situación, ya que otros reguladores, como el ABA y el ácido jasmónico, inducen directa o indirectamente algunas de las respuestas de protección frente a la herida. La epinastia de las hojas es una de las características de ciertas plantas frente al encharcamiento o el déficit hídrico. La estimulación de este proceso, al igual que la abscisión de las hojas inducida por la hidratación después de períodos de sequía, se produce mediante el transporte de ACC desde la raíz a las hojas, lo que demuestra que la raíz es el primer sensor de estas situaciones de estrés y produce señales hormonales que originan la respuesta fisiológica en otros tejidos de la planta.



La infección por patógenos es otro de los procesos característicos en los que está implicado el etileno. La formación de células necróticas por el ataque de patógenos ocasiona un aumento de la producción de etileno, y la hormona induce, además, la expresión de proteínas relacionadas con la patogénesis.

El etileno también es el efector final que regula la abscisión natural de distintos órganos pericardios, mediante la estimulación de las enzimas hidrolíticas de la pared celular, la abscisión de los pétalos de las flores, por ejemplo, está controlada por el etileno.

La clasificación tradicional entre frutos de maduración climatérica y de maduración no climatérica se basa en la estimulación o no, respectivamente, de la respiración y de la producción de etileno durante el proceso. Sin embargo, la identificación molecular de los genes de biosíntesis del etileno ha permitido entender el mecanismo de la autocatálisis durante la maduración de los frutos climatéricos. Este mecanismo únicamente se da durante la maduración de este tipo de frutos, y consiste en la activación de la expresión de una ACC sintasa que es capaz de ser estimulada por el propio etileno.

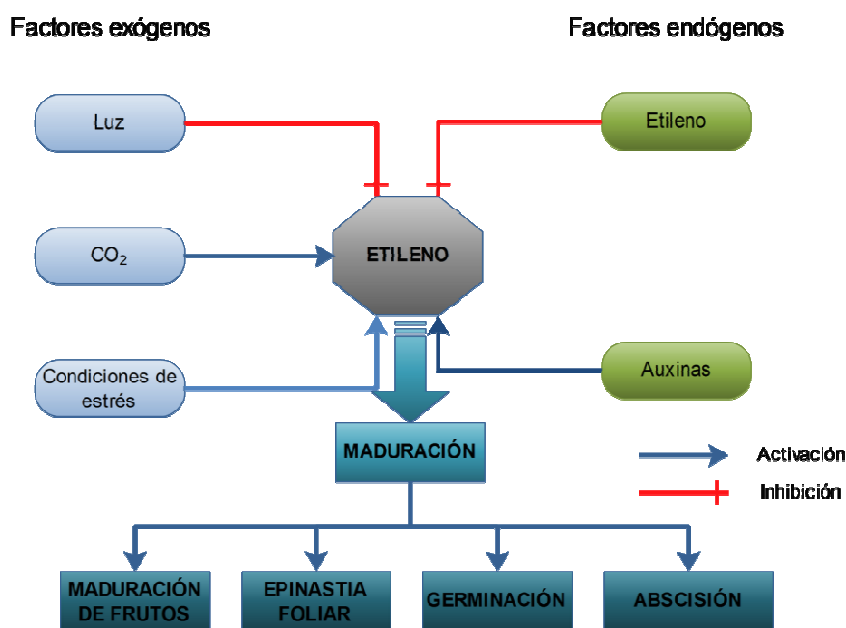
7. Aplicaciones comerciales

La inhibición de la síntesis de etileno permite retrasar la maduración de los frutos. La aplicación de altas concentraciones de CO₂, bajas concentraciones de oxígeno y bajas temperaturas, son muy comunes en cámaras de conservas frutales y transportistas.

La aplicación de un inhibidor de la síntesis de etileno como el ión plata (Ag⁺) es muy común para mantener vivas flores cortadas.

La posibilidad de inducir la síntesis de etileno es utilizada para inducir la sincronización de la maduración y la escisión de los frutos en los cultivos como el algodón, las cerezas o las almendras.

La aplicación de técnicas moleculares permite la creación de plantas incapaces de sintetizar etileno. Estas plantas necesitan de la aplicación externa de etileno para madurar. Ello permite controlar totalmente la maduración o la caída de los pétalos de las flores cortadas.



8. Bibliografía

- Fisiología vegetal Lincoln Taiz y Eduardo Zeiger universitat Jaume I, 3^a edición.
- Fundamentos de la fisiología vegetal, Joaquín Azcón-Bieto y Manuel Talón Mc Graw Hill, 2^a edición.
- Biology, Campbell Reece, Seventh Edition, informatic version.

ⁱ Que aparece o actúa conjuntamente con otra cosa.

ⁱⁱ Desde el principio.