



O QUE É NEUROBIOLOGIA DE PLANTAS? UMA ABORDAGEM PARA ALÉM DA BIOLOGIA VEGETAL

Ricardo Ferraz de Oliveira¹

Francynês da Conceição Oliveira Macedo^{2*}

Fábia Barbosa da Silva³

Gabriel Silva Daneluzzi⁴

Aldeir Ronaldo Silva⁵

Diogo Capelin⁶

¹ Doutor em Plant Physiology pela Texas A&M University
Professor Titular do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP
rfo@usp.br

² Doutora em Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela ESALQ/USP
Pós-Doutoranda do Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP
francynesmacedo@gmail.com (*Autora para correspondência)

³ Doutora em Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela ESALQ/USP
Pós-Doutoranda do Instituto Federal Goiano (Campus Rio Verde)
fabia Barbosa@usp.br

⁴ Doutor em Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela ESALQ/USP
gsdaneluzzi@alumni.usp.br

⁵ Doutorando em Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela ESALQ/USP
aldeirronaldo@usp.br

⁶ Doutor em Fisiologia e Bioquímica de Plantas pela ESALQ/USP
diogocapelin@alumni.usp.br

Resumo

As plantas despertam o fascínio do ser humano há séculos e cada pessoa, cientista ou não, tem uma visão sobre elas, que no geral remete a seres vivos passivos com respostas pré-programadas ao longo de milhões de anos de evolução. Talvez isso se deva pelo fato delas estarem presas a um substrato e sujeitas a ação de fatores bióticos e abióticos. Mas justamente por essa situação, as plantas, desde as mais simples até as mais complexas, tiveram que se adaptar as condições ambientais para poderem prosperar no planeta. Para tanto, seu metabolismo essencial à manutenção da vida foi além da produção de compostos orgânicos, até atingir um grau para lidar com informações do ambiente e do seu conjunto de células exibindo isso como um comportamento complexo, de tomada de decisões e resolução de problemas culminando em um ser inteligente dentro do contexto vegetal. Nessa revisão, apresentamos a perspectiva neurobiológica de estudo das plantas e o surgimento da Neurobiologia Vegetal e seu início no Brasil e no mundo. Apresentamos uma visão integrada da sinalização em plantas, a ocorrência de neurotransmissores e sinais elétricos bem como inteligência vegetal e a comunicação entre plantas e outros organismos. A Neurobiologia Vegetal tem contribuído para uma mudança na forma como vemos as plantas e nos posicionamos diante delas enquanto seres vivos e com o ambiente a nossa volta. Enquanto ciência, a Neurobiologia transcende os limites das ciências vegetais e atinge o interesse das ciências humanas, por nos fazer refletir sobre o nosso lugar no planeta.

Palavras-chave: Biologia vegetal. Filosofia. Sinalização elétrica. Inteligência vegetal. Neurotransmissores.

Abstract

Plants have aroused the fascination of humans for centuries and each person, scientist or not, have a vision about them, which generally refers to passive living beings with pre-programmed responses over millions of years of evolution. Perhaps this is because they are attached to a substrate and subjected to the action of biotic and abiotic factors. But just because of this situation, plants, from the simplest to the most complex, had to adapt to environmental conditions in order to thrive on the planet. Therefore, its essential metabolism to the maintenance of life went beyond the production of organic compounds, until it reached a degree to deal with information from the environment and its set of cells, exhibiting this as a complex behavior, decision making and problem solving culminating into an intelligent being within the plant context. In this review, we present the neurobiological perspective of studying plants and the emergence of Plant Neurobiology and its beginning in Brazil and worldwide. We present an integrated view of plant signaling, the occurrence of neurotransmitters and electrical signals as well as plant intelligence and communication between plants and other organisms. Plant Neurobiology has contributed to a change in the way we see plants and position ourselves in face of them as living beings and with the environment around us. As a science, Neurobiology transcends the limits of the plant sciences and reaches the interest of the human sciences, by making us reflect on our place on the planet.

Keywords: Plant biology. Philosophy. Electrical signaling. Plant intelligence. Neurotransmitters.

1 Introdução

As plantas sempre foram tidas como seres vivos passivos e pré-programados para responder a estímulos do ambiente de forma automática, tanto a partir de uma perspectiva de senso comum como científica. A partir de uma perspectiva darwiniana, em quinhentos milhões de anos de evolução as plantas já experienciaram todas as condições ambientais e já são geneticamente e fisiologicamente programadas para responder a variações do meio à sua volta.

No entanto, avanços na Biologia Molecular, na Genética e na Ecologia têm demonstrado que o organismo vegetal é extremamente complexo, e que por trás da imagem inerte de uma planta existe um ser completamente ativo e em constante interação com os fatores bióticos e abióticos do ecossistema do qual faz parte. A capacidade de interagir com o ambiente, principalmente de forma equilibrada, exige a percepção deste ambiente, o que, por sua vez, implica em capturar informações, armazená-las, processá-las e transmiti-las, não apenas para todos os órgãos do organismo vegetal, mas também para plantas e demais organismos vizinhos (STRUICK, YIN & MEINKE, 2008, p. 363; TREWAVAS, 2003, p. 5).

No processo de interação planta-ambiente estão envolvidos, além de outras plantas, microrganismos e animais que podem atuar facilitando ou dificultando a captura de recursos. Assim, no ambiente natural as plantas competem e cooperam ativamente para garantir a captura de recursos limitados e extremamente disputados por outros organismos (NOVOPLANSKY, 2009, p. 726).

Com o intuito de estudar os complexos mecanismos de processamento e transmissão de informações em plantas, em meados dos anos 2000, foi criada a Sociedade Internacional de Neurobiologia Vegetal. Este novo ramo das Ciências Vegetais propõe o estudo dos diferentes aspectos da sinalização e da comunicação em plantas, de forma interdisciplinar, com o objetivo de compreender a organização vegetal como um todo, desde moléculas, passando por tecidos, órgãos e extrapolando ao nível do indivíduo para sua relação com os demais indivíduos e com o meio a sua volta (BRENNER *et al.*, 2006, p. 414).

Brenner *et al.* (2006, p. 413) postulam que a Neurobiologia Vegetal é a área de pesquisa que procura entender como os vegetais percebem as alterações no meio e respondem a estes estímulos de forma integrada, levando em conta a combinação de componentes moleculares, químicos e elétricos na sinalização intercelular. Dessa forma, a Neurobiologia Vegetal objetiva elucidar a complexa estrutura da rede de processamento de informações que existe nas plantas, e desvendar os mecanismos de transmissão de tais informações dentro e entre plantas. Ainda segundo Brenner *et al.* (2006, p. 413) a Neurobiologia Vegetal apresenta três principais linhas de pesquisa: Sinalização Elétrica, Neurotransmissores em Plantas e Inteligência Vegetal.

O eletrofisiologista Jagadish Chandra Bose (1858-1937) foi o primeiro a considerar a importância da sinalização elétrica entre células vegetais na coordenação de respostas ao ambiente. Bose provou que os rápidos movimentos em folhas de *Mimosa* e *Desmodium* eram estimulados por sinalização elétrica de longa distância e mostrou também que as plantas produzem contínuos pulsos elé-

tricos sistêmicos (BOSE, 1926, p. 42). A Eletrofisiologia Vegetal tem despertado interesse dos estudiosos e nos últimos anos tem avançado consideravelmente na compreensão dos mecanismos que envolvem os sinais elétricos e processos vitais para as plantas, como fotossíntese, respiração, polinização, transporte no floema e respostas a estresses (SUKHOV *et al.*, 2019, p. 63).

A presença de moléculas que atuam como neurotransmissores em animais em altas concentrações em plantas, é outro ponto de interesse da Neurobiologia. Embora não seja claro o papel dessas moléculas no organismo vegetal, o fato é que as plantas investem energia metabólica para produzi-las, sendo as principais acetilcolina, melatonina, serotonina, dopamina, entre outras (ROSH-CHINA, 2001, p. 4). Outra importante questão levantada pela Neurobiologia Vegetal, e que tem gerado uma série de discussões é a afirmação da planta como um ser inteligente (TREWAVAS, 2003, p. 1). Não se trata de um tema novo e o próprio Charles Darwin declarou em 1880, em seu influente livro intitulado *O poder do movimento das plantas*, que o ápice das raízes funcionava como um cérebro difuso, semelhante ao cérebro dos animais inferiores, sugerindo a existência de um sistema de processamento e armazenamento de informações em plantas. Atualmente, existe um consenso geral de que as plantas superiores são capazes não somente de receber diversos sinais do ambiente, mas que elas também possuem mecanismos para a rápida transmissão destes sinais. E mais ainda, as plantas podem processar informações obtidas do meio à sua volta e apresentarem comportamento de aprendizagem o qual envolve o alcance de

metas, análise custo benefício e mecanismos de memória (TREWAVAS, 2005, p. 413; TREWAVAS, 2009, p. 606).

Para Trewavas (2005, p. 414), inteligência vegetal pode ser definida como crescimento e desenvolvimento adaptativamente variável durante o tempo de vida do indivíduo, sendo o resultado dessa inteligência o comportamento inteligente, o qual é um aspecto do complexo comportamento adaptativo que fornece a capacidade para a solução de problemas. Para Brenner *et al.* (2006, p. 413), a inteligência vegetal pode ainda ser definida como a habilidade intrínseca para processar informações de estímulos bióticos e abióticos que permite a tomada de decisões sobre atividades futuras num dado ambiente.

Além do ramo das Ciências Biológicas, a Neurobiologia Vegetal tem chamado a atenção de pesquisadores também das ciências humanas, como antropologia (SOARES, 2018, p. 226) e filosofia (CALVO, 2016, p. 1323). De acordo com Soares (2018, p. 226), a Neurobiologia propõe uma discussão mais rica na qual os cientistas buscam acessar a perspectiva das plantas, para além dos conceitos reducionistas e mecanicistas da Biologia, focados nas células e genes, mas com a atenção voltada para os organismos e suas relações intra e interespecíficas. No que se refere a filosofia, Calvo (2016, p. 1329) defende que a filosofia da Neurobiologia das plantas não se dedica a fornecer evidências empíricas a respeito dos fenômenos de interesse que supostamente merecem o rótulo de 'inteligentes'; trata antes de questões fundamentais nas ciências das plantas (CALVO, 2016, p. 1329). Assim, a filosofia pode contribuir para o estabelecimento e consolidação da Neurobiologia como um campo interdisciplinar, fornecendo um ar-

cabouço teórico e metodológico para as pesquisas relacionadas à inteligência vegetal.

A ênfase interdisciplinar da Neurobiologia de plantas é expressa pelo objetivo compartilhado de explicar a sinalização vegetal e o comportamento adaptativo com o objetivo de fornecer uma explicação satisfatória da inteligência da planta; uma conta que honra o lugar da vida vegetal na natureza. A filosofia não deve ser estranha a este projeto (CALVO, 2016, p. 1339).

A Neurobiologia Vegetal é um tema abrangente e que promove discussões profundas que desafiam os limites entre as ciências da natureza e humanas. Ao mesmo tempo em que parte do entendimento de mecanismos celulares para explicar a manifestação da vida em um ser vegetal, extrapola para reflexões referentes à forma como vemos e nos relacionamos com os vegetais e demais seres vivos. Isso tem implicações sérias na forma como fazemos ciência, e mais além, na forma como nos portamos no mundo.

Neste contexto, objetivamos com esta revisão apresentar a visão da Neurobiologia Vegetal sobre as plantas, em que se baseia o estudo da Neurobiologia e como esta tem contribuído para uma mudança do paradigma científico no campo da Biologia Vegetal.

2 Neurobiologia de plantas: uma ideia provocativa?

A Neurobiologia de Plantas surgiu como uma área de pesquisa oficialmente em 2005, quando ocorreu a primeira reunião científica internacional rea-

lizada em Florença na Itália. Na ocasião foi criada a Sociedade Internacional de Neurobiologia de Plantas e também sua revista científica. Em 2006, Eric D. Brenner, Rainer Stahlberg, Stefano Mancuso, Jorge Vivanco, Frantisek Baluška, e Elizabeth Van Volkenburgh publicaram na *Trends in Plant Science*, o artigo intitulado: *Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling* (Neurobiologia de Plantas: uma visão integrada da sinalização vegetal – tradução livre). Neste artigo os autores apresentaram o conceito de Neurobiologia Vegetal e justificaram o uso do termo ‘neurobiologia’ para plantas.

De acordo com os autores a Neurobiologia de Plantas é um campo de pesquisa destinado a entender como as plantas percebem o ambiente a sua volta e como respondem a este ambiente de forma integrada, levando em consideração componentes moleculares, químicos e elétricos na sinalização intercelular. Os autores colocam ainda que a Neurobiologia se distingue das outras disciplinas da Biologia Vegetal, na medida em que tem por objetivo entender a complexa rede de processamento de informações que existe dentro da planta. Os neurobiologistas propõe uma integração de todo conhecimento já produzido pela biologia molecular, bioquímica, fisiologia, associados ao entendimento das propriedades elétricas das células para compreender o funcionamento da rede neural das plantas. E não se limitando ao indivíduo, mas partindo para compreender as interações que se dão também ao nível de comunidade.

Nesse sentido, os autores afirmam que circuitos gênicos têm sido extensivamente estudados em uma única planta, mas especificamente ao nível celular ou subcelular. No entanto, o significado ecológico das interações gênicas, em

termos de competição e cooperação entre plantas da mesma espécie e outras espécies e com outros organismos, como bactérias fixadoras de nitrogênio, fungos micorrízicos, animais herbívoros, polinizadores, entre outros, têm sido negligenciados e devem passar a ser considerados (BRENNER *et al.* 2006, p.413).

O prefixo *neuro* leva a uma associação direta com o termo neurônio, nervo e cérebro, que são componentes do sistema nervoso de animais e que, por conseguinte, estão também associados à inteligência e capacidades cognitivas em geral. Por isso, o uso do termo Neurobiologia para plantas foi motivo de muita discussão na comunidade científica. Neste sentido, Brenner *et al.* (2006, p. 414) explicam que a escolha foi feita considerando a origem etimológica da palavra neurônio, que em grego significa fibra vegetal.

Além disso, a propagação de sinais elétricos, como potenciais de ação e a presença de moléculas que atuam como biorreguladores e neurotransmissores no sistema nervoso animal, são fortes argumentos que sustentam o uso do termo neurobiologia para plantas. Um outro argumento fortemente usado pelos proponentes da neurobiologia é referente ao transporte polar de auxina em vesículas, o qual conforme Baluška *et al.* (2003 p. 284) pode ser comparado a liberação de um neurotransmissor em uma fenda sináptica.

No entanto, a Neurobiologia de Plantas foi recebida por parte da comunidade científica da área como uma ideia provocativa. Em resposta a Brenner e colaboradores, 33 pesquisadores das diversas áreas da Biologia Vegetal assinaram uma carta, também publicada na *Trends in Plant Science*, com o título: *Plant Neurobiology: no brain, no gain?* (Neurobiologia de plantas: sem cérebro, sem ga-

nho? – tradução livre). Este texto inicia-se com a seguinte afirmação: “Nos últimos três anos temos assistido ao nascimento de uma ideia provocativa na ciência de plantas” (ALPI *et al.*, 2007, p. 135). Os autores criticam fortemente o uso do termo e afirmam que a origem da palavra neurônio significar fibra vegetal não é um argumento atraente, e que a sugestão de que as plantas superiores possuem nervos, sinapses, algo equivalente a um cérebro localizado nas raízes e são inteligentes, não passam de especulações e extrapolações, com fracas evidências científicas. Concluem, ainda, sugerindo aos proponentes da neurobiologia revisar criticamente o conceito e desenvolverem uma base intelectualmente rigorosa para ele (ALPI *et al.*, 2007, p. 136).

Ainda em 2007, o periódico *Trends in Plant Science* publicou a resposta de Brenner e colaboradores a carta de Alpi e colegas. Com o título: *Response to Alpi et al.: Plant Neurobiology: the gain is more than the name* (Resposta a ALPI *et al.*: Neurobiologia de plantas: o ganho é maior que o nome – tradução livre). Os autores escrevem:

Nossas declarações e publicações deixam claro que a Neurobiologia está buscando estruturar ideias introduzidas por representantes das ciências vegetais, como Wilhelm Pfeffer, Charles Darwin, Julius von Sachs, Georg Haberlandt e Erwin Bünning. Ninguém propõe que procuremos literalmente um pequeno cérebro em forma de noz na raiz ou ponta de um broto ou algum condutor super-mielinizado de células nervosas nas plantas. Haberlandt também não o fez, quando ele comparou a sinalização de longa distância em *Mimosa* com a que ocorre em animais, nem Darwin quando considerou a armadilha de Vênus como a planta mais parecida com um animal ou conjecturou que a ponta da raiz realiza tarefas complexas como um cérebro (BRENNER *et al.*, 2007, p. 1).

Destacam ainda que:

A Neurobiologia Vegetal cria um importante e ainda não preenchido nicho para Biologia Vegetal. O campo já tem evoluído consideravelmente desde a sua criação. A interdisciplinaridade e a natureza econômica dos três simpósios internacionais realizados fizeram mais do que apenas desafiar (e em alguns casos rejeitar) o uso de termos neurobiológicos e nossa compreensão do comportamento das plantas. Gerou ideias sobre como entender de forma mais ampla a sinalização da planta. Juntos nos movemos rumo a uma visão mais integrada, buscando os meios pelos quais plantas se comunicam dentro e entre si bem como com outros organismos, e se este é um processo centralizado ou descentralizado (ou em algum lugar intermediário) dentro da planta (BRENNER *et al.*, 2007, p. 1).

Ainda em resposta à carta de Alpi e colegas, Anthony Trewavas, um renomado fisiologista de plantas e um dos principais estudiosos e autores do tema inteligência vegetal, escreveu o artigo: *Response to Alpi et al.: Plant Neurobiology - all metaphors have value* (Resposta a Alpi *et al.*: Neurobiologia de plantas – todas as metáforas têm valor – tradução livre). Trewavas (2007, p. 231), afirma:

Eu não conheço nenhum biólogo de plantas que contradiga as centenárias evidências anatômicas de que plantas não têm nervos ou cérebro. Neurobiologia é uma metáfora (TREWAVAS, 2007, p. 231).

Trewavas defende que o uso de metáforas na ciência tem um valor substancial e que a crítica de Alpi e colegas é incorreta. Ele apresenta alguns exemplos que demonstram o uso de metáforas por celebridades científicas como Darwin e Barbara McClintock, (TREWAVAS, 2007, p. 231). O autor conclui afirmando que as metáforas propostas pela neurobiologia são um comple-

mento essencial a mente científica imaginativa no enfrentamento de problemas profundos da Biologia.

De fato, todo o desconforto trazido pela neurobiologia também se deve a proposição de que temas como inteligência, cognição, consciência tornem-se objeto de pesquisa na ciência de plantas, visto que a Biologia Vegetal avançou muito a partir da perspectiva das plantas como produtoras de alimento para a humanidade e os demais animais. Isso pode explicar porque uma linha de pesquisa que propõe olhar a planta como um ser vivo altamente especializado e complexo seja recebida como sendo provocativa.

As discussões acerca da Neurobiologia se seguiram, e apesar das controvérsias, as ideias se difundiram e a Sociedade de Neurobiologia de Plantas crescia e chamava a atenção de pesquisadores no mundo inteiro. Seus proponentes permaneceram firmes realizando uma reunião internacional por ano, em diversos países. Mas as pressões sobre o nome não cessavam e acabavam por desviar a atenção das importantes pesquisas que vinham sendo realizadas em Eletrofisiologia Vegetal, neurotransmissores e inteligência em plantas. Em função disso, em 2009, por meio de votação, foi decidida a mudança do nome da Sociedade que passou a se chamar Sinalização e Comportamento Vegetal (*Plant Signaling and Behavior*), cuja a página pode ser acessada no endereço eletrônico: <https://www.plantbehavior.org/>, onde é descrita como:

Sinalização e comportamento vegetal descreve um crescente, mas também velho e fascinante campo da Biologia de Plantas endereçado as bases fisiológicas e neurobiológicas do comportamento adaptativo das plantas.

Apesar da mudança de nome as proposições da neurobiologia permanecem norteando as pesquisas na área.

3 Uma visão integrada da sinalização em plantas: neurotransmissores e sinais elétricos

A capacidade de perceber e responder a estímulos ambientais é uma característica comum a todos os seres vivos. Seres multicelulares precisam coordenar a atividade de diversas células para manter a unidade em nível de organismo, e precisam responder ao contexto ambiental em que estão inseridos (MANCUSO & MUGNAI, 2006, p. 333). Para serem capazes de realizar isso, as plantas precisam de um sistema de sinalização interior tanto de curta quanto de longa distância baseado em componentes químicos, hidráulicos e elétricos (HUBER & BAUERLE, 2016, p. 2064).

A Fisiologia Vegetal clássica já conhece bem a sinalização hidráulica e química, e a Neurobiologia Vegetal se ocupa dos estudos da sinalização elétrica e aspectos negligenciados da sinalização química, como a ocorrência, em plantas, de moléculas tradicionalmente conhecidas como neurotransmissoras em animais (STRUIK *et al.*, 2008, p. 365).

As moléculas neurotransmissoras, muito associadas aos animais, são encontrados em plantas (seres desprovidos de sistema nervoso) (ROSHCHINA, 2001; MURCH, 2006, p. 137) e também em micro-organismos (seres unicelulares) (ROSHCHINA, 2010, p. 17). Atualmente, existem robustas evidências que

os neurotransmissores, mais conhecidos pela transmissão sináptica, são substâncias multifatoriais que participam de processos do desenvolvimento de micro-organismos, plantas e animais e que possuem papéis universais como compostos reguladores e de sinalização (ROSHCHINA, 2010, p. 17; BALUŠKA, VOLKMANN & MENZEL, 2005, p. 106; BRENNER *et al.*, 2006, p. 415).

O caráter universal dos neurotransmissores, devido sua ocorrência e similaridade de funções em nível celular, deveria forçar a comunidade científica a substituir o termo neurotransmissor por biomediador a fim de permitir a melhor aplicação do conceito para qualquer organismo, não apenas aqueles que possuem um sistema nervoso (ROSHCHINA, 2010, p. 17).

Nesse texto ainda usamos o termo neurotransmissores por tradição. Os neurotransmissores encontrados em plantas incluem acetilcolina, dopamina, serotonina, adrenalina, noradrenalina, ácido γ -aminobutírico (GABA) e glutamato (ROSHCHINA, 2001). Muitos neurotransmissores são derivados de, e estruturalmente similares, a aminoácidos. Portanto, não causa surpresa o fato que os transportadores de aminoácidos e neurotransmissores sejam altamente conservados em plantas e animais (WIPF *et al.*, 2002, p. 139). Moléculas derivadas do triptofano também tem tido seu papel na sinalização vegetal investigado, incluindo serotonina (ROSHCHINA, 2001) e melatonina (KOLAR & MACHACKOVA, 2005, p. 333).

Especial atenção tem sido dada a atuação da auxina, a qual é um importante regulador do crescimento e do desenvolvimento vegetal, mas que devido principalmente a sua forma de transporte célula-a-célula, tem sido tratada como

um dos principais neurotransmissores vegetais, apontando-se inclusive para a atuação da auxina em uma sinapse vegetal (BALUŠKA *et al.*, 2003, p. 283). Os autores defendem a ideia de sinapse vegetal à medida que as células de plantas estabelecem modos de trocar informações entre si tendo propriedades em comum com as sinapses neuronais (BALUŠKA, VOLKMANN & MENZEL, 2005, p. 106). No entanto, ainda não está claro se esses compostos desempenham um papel metabólico ou sinalizador em plantas (BRENNER, 2002, p. 680; BALUŠKA *et al.*, 2004, p. 10).

Dentre esses neurotransmissores, evidências suportam o glutamato como uma molécula sinalizadora em plantas, principalmente pela descoberta de seu receptor, conhecido como canal do tipo receptor de glutamato (GLR), homólogo ao receptor ionotrópico de glutamato em animais (LAM *et al.*, 1998, p. 125; WUDICK *et al.*, 2018, p. 4151). Todas as implicações fisiológicas em vegetais, documentadas até agora, sobre GLR, estão relacionadas a sua ação no influxo de cálcio para o citosol, levando a despolarização da membrana (WUDICK *et al.*, 2018, p. 4151).

As membranas celulares possuem uma propriedade chamada potencial elétrico de membrana, que nada mais é que a diferença de potencial elétrico entre os meios intra e extracelular. Essa diferença se dá graças ao transporte de íons por canais e bombas e suas propriedades seletivas. Isso permite a excitabilidade celular e a geração e propagação de sinais elétricos (KRÓL, DZIUBIŃSKA & TRĘBACZ, 2010, p. 2).

O primeiro registro de um sinal elétrico em vegetais, que no futuro viria a ser conhecido como potencial de ação, foi feito na planta insetívora *Dionaea muscipula* em 1873 (BURDON SANDERSON, 1873, p. 495). Atualmente, a sinalização elétrica em plantas é bem estabelecida sendo que quatro tipos de sinais elétricos são conhecidos: potenciais de ação (PA), potenciais de variação (PV), também conhecidos como potenciais de ondas lentas, potenciais de ferimentos (PF) e potenciais sistêmicos (PS) (HUBER & BAUERLE, 2016, p. 2068).

De maneira geral, os sinais elétricos são definidos como uma alteração iônica através da membrana plasmática levando a uma variação transitória de voltagem (HUBER & BAUERLE, 2016, p. 2067), com o potencial de membrana alterando entre despolarização e repolarização ou hiperpolarização e repolarização. Esse potencial é definido como a diferença de voltagem entre os lados interior e exterior da membrana plasmática e os principais íons envolvidos, em plantas, são Ca^{2+} , Cl^- e K^+ (TRĘBACZ, DZIUBIŃSKA & KRÓL, 2006, p. 277).

As principais características de PAs são: 1) rápida fase de despolarização do potencial de membrana (decréscimo da diferença no potencial elétrico) seguida de uma rápida fase de repolarização (recuperação da diferença no potencial); 2) seguem a lei do tudo-ou-nada, ou seja, ao atingir o limiar de excitação o PA será gerado e se propagará com amplitude e velocidade constantes; 3) possuem período refratário (período transitório de falta de excitabilidade); 4) propagam-se pelo floema (TRĘBACZ, DZIUBIŃSKA & KRÓL, 2006, p. 277).

Por outro lado, os PVs são sinais elétricos únicos em plantas superiores. PVs são caracterizados por uma rápida fase de despolarização seguida de uma

lenta repolarização, mais duradoura e variável quando comparada com os PAs (STAHLBERG, CLELAND & VAN VOLKENBURGH, 2006, p. 295; VODENEEV, AKINCHITS & SUKHOV, 2015, p. 2).

PVs não seguem a lei do tudo-ou-nada já que a magnitude do sinal varia de acordo com a intensidade do estímulo. À medida que o sinal se distancia do local estimulado sua velocidade de propagação e amplitude decrescem (OYARCE & GUROVICH, 2011, p. 104). Assim como os PAs, PVs possuem período refratário (BRENNER *et al.*, 2006, p. 415) e são originados por mudança na pressão hidráulica no tecido estimulado (STAHLBERG, CLELAND & VAN VOLKENBURGH, 2006, p. 291).

PFs são similares a PVs quanto ao mecanismo iônico das fases de despolarização e repolarização. PFs, como PVs, não se auto perpetuam e sempre decorrem de mudanças na pressão hidráulica do tecido (HUBER & BAUERLE, 2016, p. 2069).

Potenciais sistêmicos (PSs) ocorrem, também, após ferimentos e não seguem a lei do tudo-ou-nada podendo ter sua intensidade modulada a fim de carregar informações sobre a severidade da lesão. Enquanto PAs, PVs e PFs são eventos de despolarização da membrana plasmática, PSs são gerados por hiperpolarização da membrana (ZIMMERMANN *et al.*, 2009, p. 1593).

Sinais elétricos em vegetais são a resposta fisiológica inicial a estímulos bióticos e abióticos e têm efeitos importantes na fisiologia das plantas, entre eles na fotossíntese (SUKHOV *et al.*, 2012, p. 703; VODENEEV *et al.*, 2018, p. 160), respiração (DZIUBIŃSKA, TRĘBACZ & ZAWADZKI, 1989, p. 417), absorção de

água (DAVIES, ZAWADZKI & WITTERS, 1991, p. 119), transpiração (FROMM & FEI, 1998, p. 203), trocas gasosas em folhas (FROMM & ESCHRICH, 1993, p. 673; KOZIOLEK *et al.*, 2003, p. 715; KAISER & GRAMS, 2006, p. 2087), expressão gênica (WILDON *et al.*, 1992, p. 62) e transmissão/produção de hormônios de estresse (PEÑA-CORTÉS *et al.*, 1995, p. 4106; HLAVINKA *et al.*, 2012, p. 89).

Reações eletrofisiológicas como PAs, PVs e PSs são desencadeadas também após ataques de insetos, tanto localmente quanto sistemicamente (ZIMMERMANN *et al.*, 2016, p. 2407). Movimentos rápidos em plantas como *Mimosa pudica* e *Dionaea muscipula* são também mediados por sinais elétricos (PAVLOVIC *et al.*, 2011, p. 1991; VOLKOV *et al.*, 2013, p. 1317).

Apenas recentemente os principais livros de Fisiologia Vegetal começaram a apresentar ao leitor a ocorrência de sinais elétricos em plantas (TAIZ *et al.*, 2017, p. 712), mas a presença de neurotransmissores está restrita a livros específicos. Apesar disso, a descoberta de tais fatos foi um avanço científico de importantes consequências. Ela corrigiu uma crença de longa data que as plantas têm pouca sensibilidade a fatores ambientais e levou a estimulante ideia de que os sinais elétricos carregam informações importantes dentro do corpo vegetal.

Embora as plantas não tenham células especializadas em gerar e propagar sinais elétricos como neurônios, elas possuem células excitáveis capazes de tais ações (GALLÉ *et al.*, 2015, p. 15; HEDRICH *et al.*, 2016, p. 376). A estrutura mais próxima a neurônios em plantas é o vaso do floema, um tecido que possui um citoplasma preenchido por eletrólitos e que apresenta baixa resistência a

propagação de sinais elétricos. Uma via de sinalização muito simples do tipo rede neural é formada ao longo do floema, permitindo as plantas transmitirem informações em longas distâncias, já que esse tecido se estende por todo o corpo vegetal. O motivo pelo qual plantas desenvolveram redes de sinalização elétrica é, muito provavelmente, pela necessidade de terem respostas rápidas a estímulos ambientais e fatores de estresse (GALLÉ *et al.*, 2015, p. 15).

Diferentemente da sinalização química, sinais elétricos são capazes de transmitir informações em longas distâncias muito rapidamente, de 1 cm s^{-1} a 20 cm s^{-1} (FROMM, 2006, p. 269) até 3000 cm s^{-1} , como encontrado em soja (VOLKOV, COLLINS & MWESIGWA, 2000, p. 153).

4 Inteligência e descentralização da cognição

Outra importante questão levantada pela Neurobiologia Vegetal, e que tem gerado uma série de discussões, é a afirmação das plantas como sendo seres inteligentes (TREWAVAS, 2003, p. 1; TREWAVAS, 2005; BRENNER *et al.*, 2006, p. 414). Os estudos sobre inteligência vegetal iniciaram com Aristóteles, aproximadamente 280 a.C., o qual estava convencido de que as plantas tinham uma alma e um sentido e culminaram com Charles Darwin (1880, p. 1), o qual declarou em seu livro “O poder do movimento das plantas”, que o ápice das raízes funcionava como um cérebro difuso, semelhante ao cérebro dos animais inferiores.

Em geral, a inteligência é atribuída a seres que possuem um sistema nervoso, ou no mínimo algum tecido especializado capaz de alterar o funcionamento do sistema motor e perceptivo e assim resolver problemas, tomar decisões, ter a capacidade de aprender e se ajustar ao ambiente (LANZ, 2000, p. 20). As plantas, assim como organismos unicelulares, não possuem células nervosas (e sinapses), mas são capazes de reunir informações sobre o ambiente e atualizar continuamente essas informações, tomando decisões que conciliem o seu bem-estar com o ambiente (CALVO & FRISTON, 2017, p. 5), portanto, inteligentes. A compreensão de plantas como organismos cognitivos exige superar a suposição de que a cognição está restrita a formas humanas de processamento de informações e a sistemas artificiais que imitam o desempenho humano.

Boisseau *et al.*, (2016, p. 1), por exemplo, demonstraram que o mixomiceto *Physarum polycephalum*, um organismo unicelular, é dotado de habilidades como evitar armadilhas e otimizar sua alimentação. Os autores submeteram diferentes grupos de *P. polycephalum* a pontes contendo quinino e cafeína, as quais teriam que atravessar para alcançar uma fonte de alimento. Inicialmente relutantes em viajar através dessas substâncias, no entanto, gradualmente perceberam que eram inofensivas e as atravessaram cada vez mais rapidamente. Assim, a célula aprendeu a não temer uma substância inofensiva depois de ser confrontada com ela em várias ocasiões, um fenômeno que os cientistas chamam de *habituação*. Essa forma de aprendizado existe em todos os animais, mas ainda não havia sido observada em organismos não-neurais.

Atualmente, existe um consenso geral de que as plantas superiores são capazes não somente de receber diversos sinais do ambiente, mas que elas também possuem mecanismos para a rápida transmissão destes sinais. E mais ainda, as plantas podem processar informações obtidas do meio à sua volta e apresentar comportamento de aprendizagem o qual envolve o alcance de metas, análise custo-benefício e mecanismos de memória (THELLIER *et al.*, 1982, p. 281; GOH *et al.*, 2003, p. 240; TREWAVAS, 2003, p. 4). Gagliano *et al.* (2014, p. 63) demonstraram que o comportamento defensivo de *Mimosa pudica* ao dobrar suas folhas é uma forma de aprendizado. Essas plantas analisam a intensidade do estímulo para evitar o desperdício de energia ao ajustar a dobra da folha. Se o estímulo de toque ocorrer suavemente, com o tempo, a planta não dobra suas folhas, tendo aprendido que esse tipo de toque representa pouca ou nenhuma ameaça.

A capacidade das plantas em avaliar o ambiente e ajustar seu fenótipo para as condições locais, acontece em função de uma sofisticada rede de sinalização de cálcio (Ca^{2+}) presente nas células. À medida que a intensidade do sinal externo é alterada, cinéticas transientes de Ca^{2+} (assinaturas de cálcio) são geradas (QUDEIMAT & FRANK, 2009, p. 350) e reproduzidas para outras células, para a geração da resposta ao sinal (TREWAVAS, 1999, p. 4218; CALVO *et al.*, 2017, p. 2858; TREWAVAS, 2017, p. 3). Essas assinaturas podem ser passadas para outros tecidos contribuindo para avaliação de toda a planta e incorporadas no sistema de aprendizagem celular. Assim, caso as condições do ambiente mudem, o sinal desencadeado pela célula é reconhecido, e a planta conseguirá ex-

pressar de forma rápida uma resposta adaptativa, conferindo o reforço da aprendizagem (TREWAVAS, 1999, p. 1). A planta também pode avaliar os custos e benefícios desse fluxo de informação para se proteger de alterações ambientais futuras, modelando sua morfologia, anatomia e fisiologia, garantindo um comportamento futuro que beneficie toda a planta.

Sabe-se que a memória em plantas é comumente caracterizada por respostas moleculares aumentadas após exposição a um estresse subsequente (CRISP *et al.*, 2016, p. 1). Mudanças sustentadas nos níveis de metabólitos ou fatores de transcrição, alterações da cromatina, metilação da DNA ou RNA polimerase fornecem uma explicação de como o metabolismo das plantas é alterado e mantido pela exposição a vários estresses sustentando as respostas de memória (BRUCE *et al.*, 2007, p. 603; VRIET *et al.*, 2015, p. 1267).

Um exemplo de memória bem documentado é o provisionamento de sementes, pelo qual os desafios ambientais, principalmente para a planta materna influenciam os recursos que são destinados a sementes e que são críticos para a germinação e crescimento inicial da planta (HERMAN *et al.*, 2011, p. 5). Por exemplo, a concentração de ABA em sementes pode ser aumentada em até 44% ao sombrear as plantas parentais (JHA *et al.*, 2010, p. 19), sendo este um exemplo de efeito materno herdado, ou seja, uma memória do ambiente da geração anterior.

Szechynska-Hebda *et al.* (2010, p. 1391), por outro lado, apontaram que as plantas podem armazenar e usar informações fisiológicas e bioquímicas (dissipação do excesso de energia na forma de calor, eficiência do fotossistema II e ní-

veis de espécies reativas de oxigênio) da composição espectral da luz por vários dias ou mais para otimizar respostas futuras de aclimatação à luz e de defesa imunológica. Em outras palavras, sugerem que as plantas podem realmente lembrar, funcionando como um dispositivo de computação quântica biológica capaz de processar informações criptografadas na intensidade da luz e em sua energia, transmutá-las em informações análogas e finalmente memorizá-las fisiologicamente com a ajuda de moléculas como o H_2O_2 e o O_2^- .

5 Comunicação entre plantas e outros organismos

Conforme supracitado, as plantas mesmo com uma organização corporal relativamente simples possuem sofisticados processos coordenativos para viver, sobreviver e interagir com outras plantas e organismos (BALUŠKA & MANCUSO, 2008, p. 57). Apesar das plantas serem imóveis, isso não representa um aspecto limitante no seu processo de comunicação com outros organismos (CHAMOVITZ, 2012, p. 192). Nesse sentido, é eminente que o sinergismo decorrido da interação entre plantas ou com outro organismo vivo, resulta em vantagens evolutivas para ambas as espécies (HEIL & KARBAN, 2010, p. 7).

A comunicação pode ocorrer tanto a nível celular quanto de tecido no próprio indivíduo, como com outras plantas ou organismos, a fim de perceber e coletar informações sobre as condições do ambiente, possíveis riscos de competição e agentes patogênicos ou herbívoros (KARBAN, 2017, p. 1). A percepção

de sinais ocorre por uma diversidade de proteínas sensoriais presentes na membrana plasmática, as quais permitem uma rápida resposta dos vegetais (MANCUSO & VIOLA, 2015, p. 144). Os sinais captados podem indicar uma situação favorável ou desfavorável para as plantas receptoras. As situações consideradas desfavoráveis, como por exemplo a competição com outras plantas, permitirão que elas possam reagir metabolicamente em prol de sua defesa (NINKOVIC *et al.*, 2005, p. 1). Já a comunicação considerada favorável permitirá não somente a troca de nutrientes entre plantas auxiliando no desenvolvimento e crescimento próprio e das demais plantas, mas também nos processos de polinização e dispersão de sementes.

A competição entre vegetais, seja interespecífica ou intraespecífica, pode ocasionar a limitação de recursos vitais principalmente para um dos organismos envolvidos, como luz, água e nutrientes (HODGE, 2009, p. 632; NOVOPANSKY, 2009, p. 16). Normalmente a competição ocorre pela alta densidade de plantas, e afeta principalmente a absorção de água e nutrientes naquelas mais sensíveis, tendo, portanto, um favorecimento das plantas dominantes e/ou tolerantes a estresses abióticos (KALISZ *et al.*, 1999, p. 1560; RONCE, 2007, p. 253; PLANSKY *et al.*, 1990, p. 3).

No entanto, a limitação luminosa também pode ocorrer onde há o crescimento de árvores, com destaque para as pioneiras e secundárias iniciais, o qual reduz a incidência de luz, podendo afetar o crescimento de árvores baixas e arbustos (PAULA *et al.*, 2004). Além disso, a tolerância aos estresses (biótico e abiótico) pode incentivar comportamentos competitivos de dominância para

com outras espécies vegetais, onde as modificações plásticas permitem maior sobrevivência durante os períodos de carência de recursos (GRIME & MACKIE, 2002, p. 307).

A comunicação permite, ainda, antecipar a ativação do sistema de defesa em resposta a herbívoros e agentes patogênicos. Após a percepção do estresse, a planta desencadeia a comunicação interna, permitindo que a defesa ocorra inclusive nos órgãos não afetados, denominada resposta sistêmica adquirida (SAR) (HEIL, 2009, p. 7). A resposta sistêmica pode ou não ser efetiva na proteção das plantas, a depender da severidade do estresse, condições ambientais, além do estágio de desenvolvimento. Além da liberação dos compostos voláteis, pode ocorrer também o acúmulo de compostos secundários tóxicos, antidiestivos ou antinutritivos que atuam diretamente na defesa das plantas que os produzem (KESSLER & BALDWIN, 2004, p. 11).

Além da resposta sistêmica interna, as plantas possuem a capacidade de perceber compostos voláteis liberados por outras plantas atacadas por insetos ou patógenos (DOUMA & ANTEN, 2019, p. 378), e ativar mecanismos de defesa previamente ao ataque (DIXIT *et al.*, 2019, p. 18). A emissão de compostos voláteis pelas plantas ocorre, ainda, como uma informação popularizada, podendo ser recebida pelos diversos organismos próximos, como outras plantas, por herbívoros com função de atuar na sua repelência, e até mesmo como estímulo aos predadores secundários no intuito de eliminar os herbívoros (BOUWMEESTER *et al.*, 2019, p. 16; GROSS, 2016, p. 3). A emissão de compostos voláteis frente ao ataque de herbívoros foi observada pela interação entre plantas de tabaco selva-

gem (*Nicotiana attenuata*). Essas plantas aumentam o teor de nicotina que pode limitar o ataque de herbívoros via diminuição da palatabilidade e paralisação de funções neuromusculares; ou, ainda, atrair o inimigo natural do inseto herbívoro, como efeito indireto (KESSLER & BALDWIN, 2004, p. 11).

Como comunicação favorável às plantas, foi observado recentemente que grande parte das espécies vegetais existentes em uma floresta na Alemanha estão interligadas por entremeados de raízes, o que permite a troca de nutriente em momentos de carência nutricional (WOHLLEBEN, 2017, p. 223). Ainda, a ocorrência de incêndios naturais e altas temperaturas, apesar de serem considerados estresses abióticos, permitem a quebra da dormência de inúmeras espécies vegetais, além de melhorar significativamente a dispersão de sementes (CLARKE & FRENCH, 2005, p. 445), o que está fortemente correlacionado com a remoção de grandes concorrentes, ou seja, uma maneira de evitar a competição.

As plantas também podem realizar a comunicação interna (entre os diferentes órgãos) e entre plantas através de hormônios vegetais como a auxina, ácido abscísico e ácido jasmônico influenciando no aumento da transcrição de genes em outra parte da planta, como a alta emissão de etileno, que estabelece uma interação entre a planta emissora e a receptora (BALDWIN, 2010, p. 392). A produção de diferentes pigmentos, por exemplo em flores, também permite a comunicação química, o que pode estar relacionado à atração de insetos polinizadores (LEOPOLD, 2014, p. 5).

Tendo em vista os diversos processos de comunicação previamente discutidos, observa-se que o sistema de percepção das plantas é seletivo. Isso permite que elas diferenciem as informações, utilizando-as de forma eficiente e direcionada na sua resposta competitiva, de evitação do estresse e até mesmo auxiliando seus vizinhos no crescimento e desenvolvimento, evitando, assim, o gasto desnecessário de energia e alocação de recursos (HODGE, 2009, p. 628; NOVOPLANSKY, 2009, p. 16).

6 Neurobiologia de Plantas no Brasil

A Neurobiologia de Plantas foi trazida ao Brasil pelo Professor Ricardo Ferraz de Oliveira da Escola Superior de Agricultura “Luiz de Queiroz” – ESALQ/USP. O Professor Ricardo consolidou sua carreira pesquisando a resposta das plantas a estresses abióticos, mas sempre o inquietou a abordagem que os livros de Botânica e Fisiologia Vegetal traziam sobre as plantas como sendo seres passivos que respondiam ao ambiente seguindo puramente as leis físico-químicas. Movido por esta inquietação buscava continuamente artigos e reuniões científicas que apresentassem um olhar sobre as plantas enquanto seres vivos dotados de capacidades altamente sofisticadas, como verdadeiramente os são. Nessas buscas, descobriu e participou do I Simpósio de Neurobiologia de Plantas, que ocorreu em Florença, na Itália, em 2005 e, foi lá que encontrou uma consonância com suas ideias. Passou então a estar presente nos encontros que ocorreram nos anos seguintes, acompanhou o nascimento da Sociedade In-

ternacional de Neurobiologia de Plantas de perto, tornou-se membro e mergulhou no estudo das plantas a partir da perspectiva da Neurobiologia.

O ano de 2009 pode ser considerado o marco inicial da Neurobiologia no Brasil. O Professor Ricardo propôs a criação da disciplina de pós-graduação Neurofisiologia Vegetal¹ vinculada ao Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ/USP, a qual foi aprovada mediante a apresentação de um dossiê com centenas de referências científicas que suportavam a proposta e não abriam margem para contra-argumentos. Neste mesmo ano iniciou o primeiro trabalho de pesquisa na área, o qual foi desenvolvido pela então aluna de mestrado, Francynês da Conceição Oliveira Macedo, vinculada ao Programa de Pós-Graduação em Fisiologia e Bioquímica de Plantas da ESALQ, e que resultou na dissertação de mestrado intitulada: Avaliação do comportamento competitivo de raízes de ervilha (*Pisum sativum*) cv. Mikado (MACEDO, 2011), a qual foi defendida em 2011 e é o primeiro trabalho de pesquisa realizado no Brasil que tem como arcabouço teórico a Neurobiologia de Plantas. Ainda em 2009, o Professor Ricardo ministrou uma palestra sobre Neurobiologia de Plantas no XII Congresso Brasileiro de Fisiologia Vegetal, o que foi um momento importante de apresentação da Neurobiologia para um grande público acadêmico.

Em 2012 foi defendida a segunda dissertação de mestrado, referente a pesquisa, também iniciada em 2009, desenvolvida por Gabriel Silva Daneluzzi e intitulada: Uma abordagem neurofisiológica da acetilcolina em plantas de milho hidratadas e sob condições de estresse hídrico (DANELUZZI, 2012). Neste

1 A disciplina recebeu o nome de Neurofisiologia porque a mesma aborda aspectos da Neurobiologia relacionados a fisiologia de plantas.

momento já estava em andamento a pesquisa de doutorado de Francynês, e havia sido iniciada uma parceria com um grupo de pesquisadores poloneses, coordenado por Kazimierz Trębacz e Halina Dziubińska da Universidade Marii Curie-Skłodowskiej – UMCS, de Lublin, na Polônia. Por meio desta colaboração foi realizado o doutorado sanduíche de Francynês, o que possibilitou sua formação técnica para a medição de sinais elétricos em plantas, e posteriormente a montagem do aparato de medidas no Laboratório de Estudos de Plantas sob Estresse (LEPSE), coordenado pelo Professor Ricardo Ferraz de Oliveira.

O domínio da técnica de sinais elétrico consolidou a pesquisa que vinha sendo desenvolvida no LEPSE e tem possibilitado o avanço no entendimento da sinalização elétrica nas respostas das plantas a estresses bióticos, por meio das teses de doutorado já defendidas (MACEDO, 2015; DANELUZZI, 2016; CAPELLIN, 2016; SILVA, 2020), e outras que estão em andamento. Concomitantemente, o Professor Ricardo criou mais uma disciplina de Pós-Graduação vinculada ao Departamento de Ciências Biológicas da ESALQ, Eletrofisiologia da Célula Vegetal. As disciplinas são fundamentais para dar o suporte teórico para as pesquisas e contribuir com a formação de futuros pesquisadores.

Atualmente há outros grupos de pesquisa trabalhando no Brasil com as temáticas de inteligência em plantas e sinalização elétrica, e esses são temas com espaço para discussão na comunidade científica em âmbito nacional. Cada vez mais tem crescido o interesse de estudantes e pesquisadores sobre esses conteúdos, mas não foi sempre assim, as propostas da Neurobiologia foram tratadas

com descrédito também no Brasil. É preciso destacar que para chegarmos até aqui, um caminho de resistências foi vencido.

7 Considerações finais

De fato, a biologia do século XX foi dominada por enfatizar que o comportamento das plantas é puramente reativo e mecânico, resultando em uma ideia de seres passivos. Mas esta forma de ver as plantas ultrapassa os limites do mundo acadêmico-científico. Wandersee & Schussler (1999, p. 2) propuseram o conceito de cegueira botânica, o qual se refere a incapacidade de reconhecer a importância das plantas na biosfera e cotidiano, bem como seus aspectos estéticos e biológicos exclusivos; e a ideia de que os animais são superiores as plantas e aos outros seres vivos. A cegueira botânica tem se intensificado com o modo de vida contemporâneo, em que cada vez mais nos vemos como seres separados do ambiente natural. Para Neves *et al.* (2019, p. 756) a educação é um caminho para a superação da cegueira botânica e nós acrescentamos que a produção de conhecimento científico que revele o quão sofisticado é o comportamento das plantas, contribui significativamente com os processos educativos.

Nesse sentido, a Neurobiologia de Plantas tem contribuído enormemente, na medida em que nos faz perceber as plantas como seres ativos, que cooperam e competem entre si e com os seres a sua volta, que interagem com o ambiente de forma dinâmica (GANGLIANO & RENTON, 2013, p. 1) e que além dis-

so tem papel fundamental para a manutenção da vida, por comporem, juntamente com outros organismos autótrofos, a base da produção de matéria e energia do planeta (RAVEN, 2001, p. 2).

Além disso, a Neurobiologia de Plantas abriu espaço para discussões relacionadas a inteligência e consciência em plantas, o que tem promovido avanços no entendimento desse assunto, uma vez que mais atenção e, por conseguinte, pesquisas têm sido desenvolvidas sobre o tema. Barlow (2015, p. 1) faz uma ampla discussão sobre a questão da consciência em plantas a partir de uma abordagem quântica. Para Barlow é preciso superar a definição de consciência a partir da perspectiva humana, sempre associando a consciência e a mente a presença de um órgão ou tecido específico para esta função. Assim, se não há um cérebro, nem um tecido nervoso, conforme uma abordagem newtoniana e cartesiana, não há consciência.

No entanto, os estudos da física quântica, inaugurados no século XX tem trazido uma nova abordagem para a questão da consciência. De acordo com Vannini (2008, p. 165), a consciência quântica é uma consequência do estado de ordem quântico coletivo. Assim, a consciência emerge dos sistemas físicos. Nesse sentido, a própria organização a nível de elétrons, moléculas, células, e partindo para estruturas mais complexas como órgãos e sistemas podem apresentar algum nível de consciência.

Assim, para compreender todos os aspectos trazidos pela Neurobiologia faz-se necessário uma abordagem interdisciplinar porque dentro da Biologia Vegetal é preciso integrar as vias de sinalização e comunicação em todos os ní-

veis de organização como, a Biologia Molecular com a Fisiologia Vegetal, Anatomia e o comportamento individual do organismo, até a análise da planta inteira e o ecossistema, proposta pela Ecologia. Mas é preciso ir além e abarcar a Filosofia, Psicologia, Neurobiologia, e os modernos conhecimentos trazidos pela física quântica para uma compreensão mais ampla do ser planta.

Por fim, basta colocar que independente de todas as contestações, a Neurobiologia Vegetal surge como uma possibilidade de esclarecer os complexos processos de sinalização, comunicação e organização dos vegetais, a partir de uma perspectiva que pode levar a uma mudança de postura do próprio homem diante de sua relação com os demais seres vivos e com o meio ambiente.

Referências

ALPI, A.; AMRHEIN, N.; BERTEL, A.; BLATT, M. R.; BLUMWALD, E.; CERVONE, F.; DAINTY, J.; DE MICHELIS, M. I.; EPSTEIN, E.; GALSTON, A. W.; GOLDSMITH, M. H.; HAWES, C.; HELL, R.; HETHERINGTON, A.; HOFTE, H.; JUERGENS, G.; LEAVER, C. J.; MORONI, A.; MURPHY, A.; OPARKA, K. & WAGNER, R. Plant neurobiology: no brain, no gain? *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 12, n. 4, p.135-6, abr. 2007.

BALDWIN, I. T. Plant volatiles. *Current Biology*, Bethesda, v. 20, n. 9, p. 392-7, mai. 2010.

BALUŠKA, F.; SAMAJ, J. & MENZEL, D. Polar transport of auxin: carrier-mediated flux across the plasma membrane or neurotransmitter-like secretion? *Trends in Cell Biology*, Cambridge, v. 13, p. 282-5, mai. 2003.

BALUŠKA, F.; MANCUSO, S.; VOLKMANN, D. & BARLOW, P. Root apices as plant command centres: the unique 'brain-like' status of the root apex transition zone. *Biologia*, Bratislava, v. 59, p. 9-17, dez. 2004.

BALUŠKA, F.; VOLKMANN, D. & MENZEL, D. Plant synapses: actin-based domains for cell-to-cell communication. *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 10, p.106-11, mar. 2005.

BALUŠKA, F. & MANCUSO, S. Plant neurobiology: from sensory biology, via plant communication, to social plant behavior. *Cognitive Processing*, Londres, v. 10, n. 1, p. 3-7, nov. 2008.

BARLOW, P. W. The natural history of consciousness, and the question of whether plants are conscious, in relation to the Hameroff-Penrose quantum-physical 'Orch OR' theory of universal consciousness. *Communicative & Integrative Biology*, Londres, v. 8, n. 4, p.1-28, jul-ago. 2015.

BOISSEAU, R. P.; VOGEL, D. & DUSSUTOUR, A. Habituation in non-neural organisms: evidence from slime moulds. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, Londres, v. 283, n. 1829, p. 20160446, abr. 2016.

BOSE, J. C. *The nervous mechanism of plants*. Londres: Longmans, Green and Co., 1926.

BOUWMEESTER, H.; SCHUURINK, R. C.; BLEEKER, P. M. & SCHIESTL, F. The role of volatiles in plant communication. *The Plant Journal*, Oxford, v. 100, p. 892-907, ago. 2019.

BRENNER, E. D. Drugs in the plant. *Cell*, Cambridge, v. 109, p. 680-1, 2002.

BRENNER, E. D.; STAHLBERG, R.; MANCUSO, S.; VIVANCO, J.; BALUŠKA, F. & VAN VOLKENBURGH, E. Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 11, n. 8, p. 413-9, ago. 2006.

BRENNER, E. D.; STAHLBERG, R.; MANCUSO, S.; BALUŠKA, F. & VAN VOLKENBURGH, E. Response to Alpi *et al.*: Plant neurobiology: the gain is more than the name. *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 12, n. 7, p. 285-6, jul. 2007.

BRUCE, T. J. A.; MATTHES, M. C.; NAPIER, J. A. & PICKETT, J. A. Stressful “memories” of plants: evidence and possible mechanisms. *Plant Science*, Amsterdã, v. 173, n. 6, p. 603-8, nov. 2007.

BURDON SANDERSON, J. Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionaea muscipula*. *Proceedings of the Royal Society of London*, Londres, v. 21, p. 495-6, jan. 1873.

CALVO, P. The philosophy of plant neurobiology: a manifesto. *Synthese*, Londres, v. 193, p. 1323-43, fev. 2016.

CALVO, P. & FRISTON, K. Predicting green: really radical (plant) predictive processing. *Journal of The Royal Society Interface*, Londres, v. 14, n. 131, 20170096, jun. 2017.

CALVO, P.; SAHI, V. P. & TREWAVAS, A. Are plants sentient? *Plant, Cell & Environment*, v. 40, n. 11, p. 2858-2869, set. 2017.

CAPELIN, D. *Caracterização eletrofisiológica em girassol: cinética, rotas de propagação, trocas gasosas e fluorescência da clorofila*. Piracicaba: ESALQ/USP, 2016. Tese de Doutorado.

CHAMOVITZ, D. *What a Plant Knows: A Field Guide to the Senses*. Oxford: OneWorld Publications, 2012.

CLARKE A. B. S. & FRENCH, A. K. Germination response to heat and smoke of 22 Poaceae species from grassy woodlands. *Australian Journal of Botany*, Melbourne, v. 53, n. 5, p.445-54, abr. 2005.

CRISP, P. A.; GANGULY, D.; EICHTEN, S. R.; BOREVITZ, J. O. & POGSON, B. J. Reconsidering plant memory: Intersections between stress recovery, RNA turnover, and epigenetics. *Science Advances*, Nova Iorque, v. 2, n. 2, e1501340, fev. 2016.

DANELUZZI, G. S. *Uma abordagem neurofisiológica da acetilcolina em plantas de milho hidratadas e sob condições de estresse hídrico*. ESALQ/USP, 2011. Dissertação de Mestrado.

DANELUZZI, G. S. *Sinalização elétrica de longa distância pós-irrigação em plantas de girassol sob déficit hídrico*. Piracicaba: ESALQ/USP, 2016. Tese de Doutorado.

DAVIES, E.; ZAWADZKI, T. & WITTERS, D. Electrical activity and signal transmission in plants: how do plants know? *In*: PENEL, C. & GREPPIN, H. (Eds.). *Plant signalling, plasma membrane and change of state*. Genebra: University of Geneva, 1991.

DARWIN, C. *Das Variiren der Thiere und Pflanzen im Zustande der Domestication*. E. Schweizerbart'sche Verlagshandlung (E. Koch), 1880.

DIXIT S.; JANGID, V. K. & GROVER, A. Evaluation of suitable reference genes in Brassica juncea and its wild relative Camelina sativa for qRT-PCR analysis under various stress conditions. *PLoS One*, São Francisco, v. 14, n. 9, p.1-18, set. 2019.

DOUMA, J. C. & ANTEN, N. P. R. Touch and plant defence: volatile communication with neighbours. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 70, n. 2, p. 371-8, jan. 2019.

DZIUBIŃSKA, H.; TRĘBACZ, K. & ZAWADZKI, T. The effect of excitation on the rate of respiration in the liverwort *Conocephalum conicum*. *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 75, n. 3, p. 417-23, mar. 1989.

FROMM, J. & ESCHRICH, W. Electric Signals Released from Roots of Willow (*Salix viminalis* L.) Change Transpiration and Photosynthesis. *Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v. 141, n. 6, p. 673-80, jan. 1993.

FROMM, J. & FEI, H. Electrical signaling and gas exchange in maize plants of drying soil. *Plant Science*, Limerick, v. 132, n. 2, p. 203-13, fev. 1998.

FROMM, J. Long-distance electrical signaling and physiological functions in higher plants. In: VOLKOV A. G. (Ed.). *Plant electrophysiology— theory and methods*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 269-85.

GANGLIANO, M. & RENTON, M. Love thy neighbour: facilitation through an alternative signalling modality in plants. *BMC Ecology*, Londres, v. 13, n.19, p.1-6, mai.2013.

GAGLIANO, M.; RENTON, M.; DEPCZYNSKI, M. & MANCUSO, S. Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, Londres, v. 175, n. 1, p. 63-72, jan. 2014.

GALLÉ, A.; LAUTNER, S.; FLEXAS, J. & FROMM, J. Environmental stimuli and physiological responses: the current view on electrical signalling. *Environmental and Experimental Botany*, Nova Iorque, v. 114, p. 15-21, set. 2015.

GOH, C.; NAM, H. G. & PARK, Y. S. Stress memory in plants: a negative regulation of stomatal response and transient induction of rd22 gene to light in abscisic acid-entrained *Arabidopsis* plants. *The Plant Journal*, v. 36, n. 2, p. 240-55, jul. 2003.

GORZELAK, M. A.; ASAY, A. K.; PICKLES, B. J. & SIMARD, S. W. Inter-plant communication through mycorrhizal networks mediates complex adaptive behaviour in plant communities. *AoB Plants*, Oxford, v. 15, n. 7, p. 1-13, mai. 2015.

GRIME, J. & MACKEY, J. The role of plasticity in resource capture by plants. *Evolutionary Ecology*, Amesterdã, v.16, p. 299-307, mai. 2002.

GROSS, M. Could plants have cognitive abilities? *Current Biology*, Cambridge, v. 26, n. 5, p. 181-4, mar. 2016.

HEDRICH, R.; SALVADOR-RECATALÀ, V. & DREYER, I. Electrical Wiring and Long-Distance Plant Communication. *Trends in Plant Science*, Oxford, v. 21, n. 5, p. 376-87, mai. 2016.

HEIL, M. Plant Communication. In: *Encyclopedia of Life Sciences (ELS)*. Chichester: John Wiley & Sons, Ltd., 2009, p. 1-7.

HEIL, M. & KARBAN, R. Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution*, Amsterdã, v. 25, n. 3, p.137-44, mar. 2010.

HERMAN, J. J. & SULTAN, S. E. Adaptive transgenerational plasticity in plants: case studies, mechanisms, and implications for natural populations. *Frontiers in Plant Science*, Lausanne, v. 2, p. 1-10, dez. 2011.

HLAVINKA, J.; NOŽKOVÁ-HLAVÁČKOVÁ, V.; FLOKOVÁ, K.; NOVÁK, O. & NAUŠ, J. Jasmonic acid accumulation and systemic photosynthetic and electrical changes in locally burned wild type tomato, ABA-deficient sitiens mutants and sitiens pre-treated by ABA. *Plant Physiology and Biochemistry*, Paris, v. 54, p. 89-96, mai. 2012.

HODGE, A. Root decisions. *Plant, Cell & Environment*, Nova Iorque, v. 32, p. 628-640, mai. 2009.

HUBER, A. E. & BAUERLE, T. L. Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 67, n. 7, p. 2063-79, mar. 2016.

JHA, P.; NORSWORTHY, J. K.; RILEY, M. B. & BRIDGES, W. Shade and plant location effects on germination and hormone content of Palmer amaranth (*Amaranthus palmeri*) seed. *Weed Science*, Cambridge, v. 58, n. 1, p. 16-21, jan. 2010.

KAISER, H. & GRAMS, T. E. E. Rapid hydropassive opening and subsequent active stomatal closure follow heat-induced electrical signals in *Mimosa pudica*. *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 57, n. 9, p. 2087–92, jan. 2006.

KALISZ, S.; FRANCES, M.; STEPHEN, J. H.; DENISE, A.T. & VOIGT, S. T. Ant-mediated seed dispersal alters pattern of relatedness in a population of trillium grandiflorum. *Ecology*, Washington, v. 80, p. 2620-34, dez. 1999.

KARBAN, R. Plant communication increases heterogeneity in plant phenotypes and herbivore movement. *Functional Ecology*, Londres, v. 31, p. 990-1, mai. 2017.

KESSLER, A. & BALDWIN, I. T. Herbivore-induced plant vaccination. Part I. The orchestration of plant defenses in nature and their fitness consequences in the wild tobacco *Nicotiana attenuata*. *The Plant Journal*, v. 38, p. 639-49, mai. 2004.

KOLAR, J. & MACHACKOVA, I. Melatonin in higher plants: occurrence and possible functions. *Journal of Pineal Research*, Copenhagen, v. 39, n. 4, p. 333-41, nov. 2005.

KOZIOLEK, C.; GRAMS, T. E. E.; SCHREIBER, U.; MATYSSEK, R. & FROMM, J. Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals. *New Phytologist*, Cambridge, v. 161, p. 715-22, fev. 2003.

KRÓL, E.; DZIUBIŃSKA, H. & TRĘBACZ, K. What do plants need action potentials for? In: DUBOIS, M. L. (Ed.). *Action potential: biophysical and cellular context, initiation, phases, and propagation*. Nova Iorque: Nova Science Publisher, 2010.

LAM, H. M.; CHIU, J.; HSIEH, M. H.; MEISEL, L.; OLIVEIRA, I. C.; SHIN, M. & CORUZZI, G. Glutamate-receptor genes in plants. *Nature*, Londres, v. 396, p. 125-6, nov.1998.

LANZ, P. The concept of intelligence in psychology and philosophy. In: CRUSE, H.; DEAN, J.; RITTER, H (Eds.). *Prerational Intelligence: Adaptive Behavior and*

Intelligent Systems Without Symbols and Logic, v. 1, Dordrecht: Springer, 2000, p. 19-30.

LEOPOLD, A. C. Smart plants: Memory and communication without brains. *Plant Signaling & Behavior*, Filadélfia, v. 10, n. 10, e972268, nov. 2014.

MACEDO, F. C. O. *Avaliação do comportamento competitivo de raízes de ervilha (Pisum sativum) cv. Mikado*. Piracicaba: ESALQ/USP, 2011. Dissertação de Mestrado.

MACEDO, F. C. O. *Electrical signaling, gas exchange and turgor pressure in ABA-deficient tomato (cv. Micro-Tom) under drought*. Piracicaba: ESALQ/USP, 2015. Tese do Doutorado.

MANCUSO, S. & MUGNAI, S. Long-distance signal transmission in trees. In: BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. & VOLKMANN, D. (Eds.). *Communication in plants. Neuronal aspects of plant life*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 333-49.

MANCUSO, S. & VIOLA, A. *Brilliant Green: The Surprising History and Science of Plant Intelligence*. Island Press, 2015.

MURCH, S. J. Neurotransmitters, neuroregulators and neurotoxins in plants. In: BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. & VOLKMANN, D. (Eds.). *Communication in plants: Neuronal aspects of plant life*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 137-51.

NEVES, A.; BÜNDCHEN, M. & LISBOA, C. P. Cegueira botânica: é possível superá-la a partir da Educação? *Ciência e Educação*, Bauru, v. 25, n. 3, p. 745-62, jul-set. 2019.

NOVOPLANSKY, A.; COHEN, D. & SACHS, T. How *Portulaca* seedlings avoid their neighbours. *Oecologia*, Londres, v. 82, p. 490-3, abr. 1990.

NOVOPLANSKY, A. Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, Cell & Environment*, Nova Iorque, v. 32, p. 726-41, mai. 2009.

NINKOVIC, V.; GLINWOOD, R. & PETTERSSON, J. Communication Between Undamaged Plants by Volatiles: The Role of Allelobiosis. *In*: BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. & VOLKMANN, D. (Eds.). *Communication in plants: Neuronal aspects of plant life*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 421-34.

OYARCE, P. & GUROVICH, L. Evidence for the transmission of information through electric potentials in injured avocado trees. *Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v. 168, n. 2, p. 103-8, jan. 2011.

PAULA, A.; SILVA, A. F.; MARCO, J. P.; SANTOS, F. A. & SOUZA, A. L. Sucessão ecológica da vegetação arbórea em uma Floresta Estacional Semidecidual, Viçosa, MG, Brasil. *Acta Botanica Brasilica*, Porto Alegre, v. 18, n. 3, p. 407-23, jul-set, 2004.

PAVLOVIC, A.; SLOVÁKOVÁ, L.; PANDOLFI, C. & MANCUSO, S. On the mechanism underlying photosynthetic limitation upon trigger hair irritation in the carnivorous plant Venus flytrap (*Dionaea muscipula* Ellis). *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 62, n. 6, p. 1991–2000, mar. 2011.

PEÑA-CORTÉS, H.; FISAHN, J. & WILLMITZER, L. Signals involved in wound-induced proteinase inhibitor II gene expression in tomato and potato plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the United States of America*, Washington, v. 92, n. 10, p. 4106-13, mai.1995.

QUDEIMAT, E. & FRANK, W. Ca^{2+} signatures: the role of Ca^{2+} -ATPases. *Plant Signaling & Behavior*, Filadélfia, v. 4, n. 4, p. 350-2, abr. 2009.

RAVEN, P. H.; EVERT, F. R. & EICHHORN, S. E. *Biologia Vegetal*. 6.ed. Rio de Janeiro: Guanabara Koogan, 2001.

RHODES, C. J. The Whispering World of Plants: 'The Wood Wide Web'. *Science Progress*, Thousand Oaks, v. 100, n. 3, p. 331–7, set. 2017.

RONCE, O. How Does It Feel to Be Like a Rolling Stone? Ten Questions About Dispersal Evolution. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, Palo Alto, v. 38, p. 231-53, dez. 2007.

ROSHCHINA, V. V. *Neurotransmitters in plant life*. Enfield: Science Publishers, 2001.

ROSHCHINA, V. V. Evolutionary considerations of neurotransmitters in microbial plant and animal cells. In: LYTE, M. & FREESTONE, P. P. E. (Eds.). *Microbial endocrinology: Interkingdom signaling in infectious disease and health*. New York: Springer, 2010, p. 17-52

SCHENK, H. J. Clonal splitting in desert shrubs. *Plant Ecology*, Londres, v. 141, p. 41-52, abr. 1999.

SILVA, F. B. *Sinais elétricos em microtomateiros mutantes em ABA: Aspectos eletrofisiológicos e metabólicos sob diferentes condições hídricas*. Piracicaba: ESALQ/USP, 2020. Tese de Doutorado.

SOARES, G. Neurobiologia das plantas: uma perspectiva interespecífica sobre o debate. *Revista do Instituto de Estudos Brasileiros*, São Paulo, v. 69, p. 226-49, fev. 2018.

STAHLBERG, R.; CLELAND, R.E. & VAN VOLKENBURGH, E. Slow wave potentials - a propagating electrical signal unique to higher plants. In: BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. & VOLKMANN, D. (Eds.). *Communication in plants: neuronal aspects of plant life*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 291-308.

STRUIK, P. C.; YIN, X. & MEINKE, H. Plant neurobiology and green plant intelligence: science, metaphors and nonsense. *Journal of the Science of Food and Agriculture*, Londres, v. 88, p. 363-70, dez. 2008.

SUKHOV, V.; ORLOVA, L.; MYSYAGIN, S.; SINITSINA, J. & VODENEEV, V. Analysis of the photosynthetic response induced by variation potential in geranium. *Planta*, Londres, v. 235, p. 703-12, abr. 2012.

SUKHOV, V.; SUKHOV, E. & VODENEEV, V. Long-distance electrical signals as a link between the local action and the systemic physiological responses in higher plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*. Londres, v. 146, p. 63-84, nov. 2019.

SZECHYNSKA-HEBDA, M.; KRUK, J.; GORECKA, M.; KARPINSKA, B. & KARPINSKI, S. Evidence for light wavelength-specific systemic photoelectrophysiological signalling and cellular light memory of excess light episode in *Arabidopsis*. *The Plant Cell*, Rockville, v. 22, p. 1-18, jul. 2010.

TAIZ, L.; ZEIGER, E. & MURPHY, A. *Fisiologia e desenvolvimento vegetal*. Porto Alegre: Artmed, 2017.

THELLIER, M.; DESBIEZ, M. O.; CHAMPAGNAT, P. & KERGOSIEN, Y. Do memory processes occur also in plants? *Physiologia Plantarum*, Copenhagen, v. 56, n. 3, p. 281-4, nov. 1982.

TREBACZ, K.; DZIUBIŃSKA, H. & KRÓL, E. Electrical signals in long-distance communication in plants. *In*: BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. & VOLKMANN, D. (Eds.). *Communication in plants: neuronal aspects of plant life*. Berlin: Springer-Verlag, 2006, p. 277-90.

TREWAVAS, A. How plants learn. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, Washington, v. 96, n. 8, p. 4216-8, abr. 1999.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*, Oxford, v. 20, n. 92, p. 1-20, jul. 2003.

TREWAVAS, A. Green plants as intelligent organisms. *Trends Plant Science*, Cambridge, v. 10, p. 413-9, set. 2005.

TREWAVAS, A. What is plant behaviour? *Plant, Cell & Environment*, Hoboken, v. 32, p. 606-16, mai. 2009.

TREWAVAS, A. The foundations of plant intelligence. *Interface Focus*, Londres, v. 7, n. 3, 20160098, abr. 2017.

VANNINI A. Quantum models of consciousness. *Quantum Biosystems*, Osaka, v. 2, p. 165-84, jul-aug. 2008.

VLADIMIR SUKHOV, V.; SUKHOVA, E. & VODENEEV, V. Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology*, Amsterdã, n. 146, p. 63-84, set. 2019.

VODENEEV, V.; AKINCHITS, E. & SUKHOV, V. Variation potential in higher plants: Mechanisms of generation and propagation. *Plant Signaling & Behavior*, Filadélfia, v. 10, n. 9, e1057365, mai. 2015.

VODENEEV, V.; MUDRILOV, M.; AKINCHITS, E.; BALALAEVA, I. & SUKHOV, V. Parameters of electrical signals and photosynthetic responses induced by them in pea seedlings depend on the nature of stimulus. *Functional Plant Biology*; Victoria, v. 45, n. 2, p. 160-70, jan. 2018.

VOLKOV, A. G.; COLLINS, D. J. & MWESIGWA, J. Plant electrophysiology: pentachlorophenol induces fast action potentials in soybean. *Plant Science*, Limerick, v. 153, n. 2, p. 185-90, abr. 2000.

VOLKOV, A. G.; O'NEAL, L.; VOLKOVA, M. I. & MARKIN, V. S. Morphing structures and signal transduction in *Mimosa pudica* L. induced by localized thermal stress. *Journal of Plant Physiology*, Stuttgart, v. 170, n. 15, p. 1317-27, jun. 2013.

VRIET, C.; HENNIG, L & LALOI, C. Stress-induced chromatin changes in plants: of memories, metabolites and crop improvement. *Cellular and Molecular Life Sciences*, Basel, v. 72, n. 7, p. 1261-73, abr. 2015.

WILDON, D.C.; THAIN, J.F.; MINCHIN, P.E.H.; GUBB, I.R.; REILLY, A.J.; SKIPPER, Y.D.; DOHERTY, H.M.; O'DONNELL, P.J. & BOWLES, D. Electrical

signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant. *Nature*, Londres, v. 360, p. 62-5, nov. 1992.

WIPF, D.; LUDEWIG, U.; TEGEDER, M.; RENTSCH, D.; KOCH, W. & FROMMER, W.B. Conservation of amino acid transporters in fungi, plants and animals. *Trends in Biochemical Sciences*, Amsterdã, v. 27, n. 3, p. 139-47, mar. 2002.

WOHLLEBEN, P. & RISSATI, P. *A vida secreta das árvores*. Rio de Janeiro: Editora Sextante, 2017.

WANDERSEE, J. H. & SCHUSSLER, E. E. Toward a theory of plant blindness. *Plant Science Bulletin*, St. Louis, v. 47, n. 1, p. 2-9, 2001.

WUDICK, M. M.; MICHARD, E.; NUNES, C. O. & FEIJÓ, J. A. Comparing plant and animal glutamate receptors: common traits but different fates? *Journal of Experimental Botany*, Oxford, v. 69, n. 17, p. 4151-63, abr. 2018.

ZIMMERMANN, M. R.; MAISCHAK, H.; MITHOFER, A.; BOLAND, W. & FELLE, H. H. System Potentials, a Novel Electrical Long-Distance Apoplastic Signal in Plants, Induced by Wounding. *Plant Physiology*, Washington, v. 149, n. 3, p. 1593–600, mar. 2009.

ZIMMERMANN, M. R.; MITHÖFER, A.; WILL, T.; FELLE, H. H. & FURCH, A. C. Herbivore-triggered electrophysiological reactions: candidates for systemic signals in higher plants and the challenge of their identification. *Plant Physiology*, Washington, v. 170, n. 4, p. 2407-19, abr. 2016.



Esta obra está licenciada sob a licença [Creative Commons Atribuição – Não Comercial 4.0 Internacional](https://creativecommons.org/licenses/by-nc/4.0/).