

Aspectos de inteligência em plantas

Aspects of intelligence in plants

*Evandro Binotto Fagan¹; Derblai Casaroli¹
Elmiro Correa Peres²; Luís Henrique Soares²; André Luis Soares²
Karla Vilaça Martins³*

1. Professor Doutor do Centro Universitário de Patos de Minas
 2. Graduando do Curso de Agronomia, Centro Universitário de Patos de Minas, MG
 3. Aluna de pós-graduação, Centro Universitário de Patos de Minas, Patos de Minas, MG
-

Resumo: As plantas são organismos capazes de responder a diversos estímulos do ambiente, sejam eles bióticos ou abióticos. Essas respostas envolvem complexos mecanismos de transmissão de sinais a curtas e longas distâncias. Alguns mecanismos são compreendidos como a capacidade que a planta tem de memorizar e aprender com certas situações encontradas durante o seu desenvolvimento. Embora pouco utilizado, algumas literaturas já mencionam o termo neurobiologia de plantas. Este é um novo ramo da biologia que ajuda a entender como as plantas processam a informação que elas obtêm do ambiente para desenvolver, prosperar e reproduzir. Esses termos incluem sinais elétricos de longa distância mediados pela auxina e produção de substâncias químicas similares às encontradas em animais. Portanto, são necessárias pesquisas que comprovem a ação destas moléculas sinalizadoras, bem como seus mecanismos de transmissão de sinais pela planta.

Palavras-chave: Objetivo. Tentativa-erro. Sinapse. Auxina.

Abstract: Plants are organisms capable of responding to various environmental stimuli being biotic or abiotic. These responses involve complex mechanisms of signal transmission on short and long distances. Some mechanisms have been understood as the capacity of the plant to remember and learn from certain situations found during its development. Although not commonly used, some literatures have mentioned the term Plant Neurobiology. This is a term from Biology that aims at understanding how plants obtain the information from their environment to develop, prosper and reproduce. These terms include electric signals from long distances mediated by auxin and production of chemical substances similar to those found in animals. Therefore, new studies are needed to prove the action of signaling molecules as well as their mechanism transmission signals in plants.

Keywords: Goal. Trial-error. Synapse. Auxin.

Introdução

O termo inteligência ou neurobiologia de plantas é uma área que vem se destacando em trabalhos realizados com fisiologia de plantas (TREWAVAS, 2003; FIRN, 2004;

GRUNTMAN; NOVOPLANSKY, 2004). Trewavas (2003) argumenta que o uso do termo “inteligência” no que diz respeito ao comportamento da planta conduzirá a uma melhor compreensão da complexidade de transdução do sinal da planta, da discriminação e da sensibilidade com que as plantas constroem imagens do ambiente. O autor ressalta neste conceito questões importantes sobre como elas respondem a isso como um todo.

Inteligência não é um termo comumente usado em plantas (TREWAVAS, 2003). A palavra *inteligência* vem do latim. As palavras-chave nessa definição são discernir, compreender e escolher, todas elas termos significativos no contexto do comportamento humano. Esses termos, e o conceito de inteligência, foram adotados por participarem do desenvolvimento da língua inglesa para descrever ações e expressar pensamentos sobre o próprio comportamento deles. Os termos *discernir*, *compreender* e *escolher*, cada um pressupõe um considerável grau mental processado da mais básica informação sensorial (FIRN, 2004).

Por muitos anos sabe-se que as plantas desempenham sinalização rápida em longas distâncias, usando as clássicas ações potenciais que têm impactos em diversos processos na planta (BALUSKA et al., 2005).

Recentes avanços em fisiologia vegetal e ecologia têm revelado que as plantas podem na verdade ser consideradas como organismos inteligentes mostrando uma complexa vida mediada preferencialmente pelas suas próprias raízes (TREWAVAS, 2003; BALUSKA, et al., 2004; GRUNTMAN; NOVOPLANSKY, 2004). As plantas recebem, armazenam e processam uma larga quantidade de informação sobre seu desenvolvimento, incluindo informação de plantas vizinhas e de outros organismos. No entanto as células de plantas não necessariamente precisam se estender em processos longos (axions) para contatar seus vizinhos (TREWAVAS, 2003).

Assim sendo, este trabalho tem como objetivo fornecer uma visão a respeito do termo neurobiologia de plantas, relacionando a transmissão de sinais e informações envolvidas em correntes elétricas, sinapses e mecanismos de defesa pelas plantas.

Hipóteses que alicerçam o termo *inteligência* em plantas

Aprendizagem (tentativa-erro)

Em animais, crescimento e desenvolvimento referem-se às modificações morfológicas e fisiológicas do indivíduo. Já em plantas, crescimento e desenvolvimento também incluem a adição de novos membros, ou o descarte de alguns dos membros velhos, o que é chamado de confederação democrática (FIRN, 2004).

O aprendizado pelo organismo requer dois termos: (i) um objetivo (ou ponto de partida), usualmente determinado dentro do avanço, e (ii) um erro indicando que o mecanismo quantifica quão próximo o comportamento mudado e recém-construído se aproxima do objetivo, como, por exemplo, uma pessoa aprendendo a andar de bicicleta. O processo de aprendizagem requer uma contínua mudança de informação e conhecimento do atual comportamento até o objetivo, em certa ordem para corrigir este e direcionar o mais próximo e futuro comportamento visando à conquista do objetivo (TREWAVAS, 2003).

O fato de que muitos exemplos de comportamento oscilatório ocorrem em órgãos efêmeros também gera uma dúvida se algum benefício se acumularia a partir da

obtenção de uma habilidade de aprender. Têm-se, como exemplo, raízes que crescem a partir do estímulo gravitotrópico. Essas na verdade são raízes diferentes no início e no final do processo. Se a raiz é exposta a um estímulo gravitacional duas vezes, 12 horas depois, o segundo estímulo iniciará uma nova resposta nas células que não têm necessariamente experimentado o primeiro estímulo, e daí elas não podem de maneira útil terem aprendido. A partir daí se nota a diferença existente entre animais e plantas, sendo que a mão não possui memória quando está sendo queimada, mas o cérebro controlando a mão possui o conhecimento suficiente de uma experiência de aprendizagem obtida antes para tomar uma atitude adequada (FIRN, 2004).

Memória

O termo utilizado como memória em plantas pode ser quantificado por alguns comportamentos verificados em condições de campo. Podemos citar as plantas em crescimento com suas raízes pré-expostas a baixos níveis de cádmio ou sais, que podem se desenvolver normalmente, mesmo quando forem aplicadas concentrações letais. A exposição moderada a baixas temperaturas ou a reduzida oferta de água habilita a planta a sobreviver e crescer em taxas menores após o déficit hídrico severo e com temperaturas drasticamente baixas (TREWAVAS, 2003).

Qualquer mudança iniciada na raiz beneficia todo o organismo, sendo esta uma das principais formas de percepção das alterações do ambiente pelas plantas. A aprendizagem observada nos pré-tratamentos e a memória obtida a partir desses pode ser considerada por períodos de tempo e é por isso que as plantas aprendem. Essa aprendizagem com os pré-tratamentos pode ser facilmente transtornada pela reversão ocasional das condições normais de crescimento. Mesmo os sinais mais fortes acima citados são claramente experimentados pelas raízes, sendo depois adaptados para as demais partes da planta (TREWAVAS, 2003).

Pode-se destacar também quanto à memória em plantas, a exposição breve a baixas temperaturas; mecanismo que pode tornar a planta mais tolerante a temperaturas extremas e letais, sendo denominada de termotolerância induzida (TAIZ; ZEIGER, 2002).

Outro exemplo que pode ser comparado com uma planta é o sistema de aquecimento em um apartamento. A fonte do total de calor para o apartamento é controlada por sensores internos e externos ligados ao envio e ao retorno deste calor pelos canos. A saída da fonte de calor é proporcionalmente regulada pela demanda encontrada. Para antecipar a demanda, são utilizadas as medições de temperaturas obtidas pelos sensores internos e externos ligados ao controle central da fonte de calor. Dessa forma ocorre a transferência da informação até a fonte (centro de controle), a qual mede a quantidade de calor a ser demandada pelo sistema. Em outras palavras, algumas camadas de controle operando em níveis superiores, amplamente monitoradas pelo estado de maior fluxo dentro e fora do sistema, podem fornecer adequadamente um sistema regulado, robusto e versátil que trabalharia na maioria dos ambientes (FIRN, 2004).

Objetivo (Ponto de partida)

Em uma semente existem claros objetivos de dispersão, sobrevivência e germinação no tempo certo. A habilidade de alcançar os objetivos tem sido melhorada a par-

tir das gerações que têm sobrevivido às variações nas condições de sobrevivência, no ciclo de vida das plantas, incluindo o ambiente. Muitos organismos são multifuncionais e crescem em ambientes heterogêneos. Alguns do total desses objetivos devem ser flexíveis e necessariamente baseados em compromissos conservativos (TREWAVAS, 2003).

A capacidade funcional variável de cada unidade da planta permite no estado atual e em curto prazo a funcionalidade que precisa ser conhecida. Por exemplo, a capacidade de troca de gases das folhas na planta é em parte determinada pelo número e abertura de estômatos, e variando mais tarde para uma forma mais efetiva, dando controle operacional às folhas em ambientes variados. Além do mais, em condições ambientais variáveis, as experiências com folhas em desenvolvimento podem diferir consideravelmente das experiências com folhas adultas. Sendo assim para um organismo podem existir um ou mais objetivos de desenvolvimento e alguns objetivos operacionais. Modificando o ambiente, o resultado final deve fornecer suficiente flexibilidade funcional para suportar eficientemente qualquer mudança que seja operada (TREWAVAS, 2003).

Em condições de estresse a planta não pode se permitir perder água, ocorrendo respostas ao longo das células, da parede e dos tecidos, no sentido de se evitar a perda de água. Estes componentes (célula, parede e tecidos) não reconhecem condições de estresse por eles mesmos. Eles recebem alguma resposta programada e a partir desse momento eles mudam, no sentido de contribuir para a união da forma física da planta. O mais importante significa dizer que é pela união econômica que a planta alcança o fundamental objetivo comum a todas as criaturas viventes (sobrevivência e reprodução), por possuir ambos uma maneira flexível de controlar o número e os tipos de órgãos (órgãos podem ser formados e descartados), e por permitir a cada um deles uma considerável autonomia funcional. A seleção em plantas tem favorecido a modulação de organismos flexíveis em que a estrutura interna é apenas um de muitos diferentes resultados possíveis (TREWAVAS, 2003).

Deteção do erro

O mecanismo de deteção de erro é responsável por fazer um julgamento do estado atual contra o estado de referência (objetivo). Este elemento precisa também ser considerado por uma perspectiva de resposta adaptativa das plantas (TREWAVAS, 2003). Quando as folhas são carentes de água, os estômatos reduzem a abertura do ostíolo, mas a tendência da planta é alterar a taxa de crescimento (STALFELT, 1929, *apud* RASCHKE, 1979). Raschke (1970) detectou oscilações na média de abertura estomática determinada por porometria em diferentes regiões da folha de milho durante o período diurno. Johnsson (1976) concluiu que tanto a aprendizagem (*feedback*) quanto a contínua procura por alimento são mecanismos envolvidos na correção do erro otimizando a abertura estomática.

Transmissão de sinais

Corrente Elétrica em plantas

Em comparação com o sistema nervoso de animais, no qual o controle do metabolismo e das reações é centralizado, o controle em plantas é descentralizado. Isto pos-

sibilita à planta iniciar seu crescimento independentemente ou desenvolver atividades metabólicas em certas regiões, como por exemplo, de que maneira um ramo deve crescer, dependendo do vento, do ângulo de luminosidade, do corpo da planta e de sua inteira arquitetura (TREWAVAS, 2005).

A comunicação em curtas distâncias difere consideravelmente da comunicação em longas distâncias; como um regulamento, elas se complementam. A comunicação intercelular informa às outras partes da planta a respeito dos eventos específicos nos órgãos ou em regiões da planta (especialmente em plantas grandes), como por exemplo, a produção de açúcar nas folhas, a reprodução das flores e a utilização de fotoassimilados pelas raízes (XOCONOSTLE et al., 1999).

As primeiras evidências de sinais elétricos foram obtidas por Luigi Galvani em 1791, em células musculares de animais. A partir daí Alexander von Humboldt (1797) desenvolveu aproximadamente 4000 experimentos, todos com animais e plantas. Ele concluiu que a natureza bioelétrica de plantas e animais está baseada nos mesmos princípios. Depois, Emil Du Bois-Reymond (1848) usou um galvanômetro para medir o potencial elétrico entre uma superfície intacta e a ponta do corte de fibras nervosas (primeiro trabalho sobre potencial elétrico na membrana). Ele descobriu que um estímulo mecânico e elétrico causa um rápido sinal negativo (negativo de Schwankung). Este experimento foi nomeado por ele como ação potencial (AP) (BRENNER et al., 2006).

Existem dois tipos de sinalização elétrica a longas distâncias em plantas: ações potenciais (APs) e ondas de baixa potencial (slow wave potencial – SWP) ou variações potenciais (VPs). Os tipos de sinalização são ocasionados por uma momentânea despolarização no potencial da membrana, sinais compartilhados em um período refratário e um intervalo de tempo necessário, antes que o outro sinal possa ser induzido ou propagado. APs são induzidas nas células após o decréscimo do potencial na membrana além do valor limiar (aparecendo como papel principal os canais de íons). Já as SWPs (VPs) são induzidas pelo rápido aumento do turgor da célula (BRENNER et al., 2006).

APs seguem o princípio do tudo-ou-nada aparecendo em amplitudes totais, produzindo numa constante, enquanto que SWPs (VPs) são sinais graduados de tamanho variável. Enquanto os canais de Cálcio, Cloro e Potássio estão envolvidos no mecanismo iônico de APs em plantas, VPs estão envolvidas a um breve desligamento de prótons H^+ da ATPase, em adição a um possível envolvimento com os canais de íons ainda não identificados. No geral, a despolarização é revertida mais lentamente nas SWPs (VPs) do que nas APs. Daí, o termo SWPs (slow wave potencial – onda de baixo potencial) ou variação de potencial (VP) (BRENNER et al., 2006).

Ações potenciais foram detectadas em duas espécies: *Dionaea muscipula* e *Mimosa pudica*. Kunkel (1878) e Bose (1907, 1926) mediram a ação potencial em plantas *Mimosa pudica* onde eles perceberam um visível movimento dos folíolos. Dutrochet e Pfeffer (1872, 1906) desenvolveram um experimento que constituiu na interrupção das células da bainha vascular a partir de uma incisão, sendo que a excitação foi propagada além do corte. Desta forma os autores concluíram que o estímulo deve mover através da bainha vascular, em particular no xilema. Já Haberlandt cortou a parte do caule onde está localizada a bainha celular e concluiu que certas partes do floema fazem parte do caminho responsável pela excitação; uma hipótese que é confirmada por estudos recentes com *Mimosa* e outras espécies (STAHLBERG, 2006).

O floema é um tecido específico da planta importante para o transporte de nutrientes e moléculas metabolizadas pela planta, como, por exemplo, o RNA mensageiro (RNAm). As células das plantas são conectadas via plasmodesmas. Estes canais de co-

nexão possibilitam o fluxo de pequenas moléculas, bem como íons, metabólitos e hormônios, e permite mudança seletiva (exclusão por tamanho limite) de macromoléculas como proteínas, RNAs e até mesmo corpos celulares. Os plasmodesmas integram vários tipos de comunicações, tanto local quanto em longa distância (BALUSKA et al., 2004).

Uma vez estando dentro do sistema de transporte, o RNAm pode alcançar todas as partes da planta de uma forma relativamente rápida. Esses RNAs conseguem controlar as quantidades de outras proteínas. Determinada estrutura da planta contém informações dos tecidos locais, como por exemplo, sobre a condição física geral da planta e sua interação com o ambiente. Para sinalização em longas distâncias as proteínas desenvolvem um importante papel. O movimento das proteínas e suas informações são influenciados pelo RNAm do caule e das folhas transportados para as raízes e flores. O movimento de proteínas se deve ao fluxo de RNAm que atravessa os plasmodesmas, ligado ao fluxo do floema (XOCONOSTLE et al., 1999).

Muitas plantas podem eficientemente produzir sinais elétricos na forma de ações potenciais (APs) e em ondas de baixo potencial (SWP). Normalmente em longas distâncias a propagação desses sinais provém das células da bainha vascular. *Dionea* pode propagar APs com alta eficiência e velocidade sem o uso da bainha vascular, provavelmente porque as células dela estão eletricamente associadas aos plasmodesmas (STAHLBERG, 2006).

Sinapses

A maioria das células da parte aérea e da raiz possui como característica uma fórmula tubular, que adere firmemente em células com pouca expansão como as células que atravessam a parede. Estas células são atravessadas por numerosos plasmodesmas e estes constituem os pólos presentes nas extremidades das células. Recentes avanços no entendimento do processo e na condução da auxina através do transporte polar têm confirmado que esses pólos agem como plataformas para o transporte polar da auxina (BALUSKA et al., 2005).

No transporte de auxina célula-célula, estão presentes transmissores e receptores específicos como glutamato, GABA (gama-aminobutírico), acetilcolina e glicina, que interagem com moléculas para realizarem a rápida comunicação célula-célula na planta. Baluska et al. (2004) ressaltam que o GABA é rapidamente produzido sob diversas situações de estresse e pode ser transportado de célula-célula através dos tecidos das plantas.

Neurotransmissores (Auxina)

Neurotransmissores e o transporte célula-célula da auxina explicariam muitas das habilidades únicas desta molécula sinalizadora, que é considerada apenas como um fitohormônio. Auxina é umas das mais antigas moléculas sinalizadoras e o seu modo de ação também se encaixa como um critério de morfogenia. Esta pequena molécula sinalizadora integra função hormonal, morfogênica e transmissora, fazendo com que os estudos a respeito da auxina sejam extremamente complicados (BALUSKA et al., 2005).

O transporte polar de auxina ocorre de célula-célula, via simplasto-apoplasto e está inerentemente ligado à sinalização baseada na regulação do crescimento e da pola-

ridade das plantas. Por exemplo, o corpo da planta é moldado em resposta aos gradientes do ambiente, particularmente à luz e à gravidade (FIRN, 2003; MUDAY et al., 2003). No entanto, não está claro por que a auxina é transportada via apoplasto, evitando os canais citoplasmáticos dos plasmodesmas, os quais possuem diâmetro que poderiam facilmente acomodar muitas moléculas de auxina. Isto sugere a presença de um mecanismo ativo que previne a entrada da auxina nos plasmodesmas e implica um benefício funcional por incluir uma etapa apoplástica no transporte polar de auxina (SAMAJ et al., 2002).

A maioria da auxina presente na planta flui para baixo ao longo do vetor gravidade. Auxina é transportada de uma forma transcelular do ápice da parte aérea para o ápice da raiz dentro da parte central do caule. Em restrição à raiz, o fluxo acropetal (de baixo para cima) de auxina é redirecionado ao fluxo basipetal (de cima para baixo), que se encontra no córtex. Este transporte transcelular, bem como o transporte polar de auxina, é mediado por carreadores da família PIN, que são geralmente considerados ativos na membrana plasmática (BENNETT, 2003; SWARUP, 2003).

Mecanismos de defesa

Substâncias químicas sinalizadoras são as mais velhas formas de sinais usados por qualquer organismo: micróbios, fungos, animais e plantas (WITZANY, 2007). Elas são transmitidas via líquidos dentro do ambiente e podem ser distribuídas e percebidas através da atmosfera. As folhas sempre emitem substâncias voláteis em pequenas doses, mas dentro de um contexto específico de infestação por insetos parasitas elas emitem maiores quantidades. Isto permite a elas atacar diretamente parasitas por produzir substâncias que os coíbem, ou indiretamente, por atrair outros insetos que são inimigos naturais dos parasitas. Estas substâncias voláteis são percebidas pelas plantas vizinhas, permitindo a elas iniciar uma pré-emissão de respostas de defesa (PARE; TUMLINSON, 1999).

Quando as plantas são atacadas por pragas, elas desenvolvem substâncias imunes que funcionam de uma mesma maneira como nos animais (NURNBERGER et al., 2004). Plantas injuriadas produzem substâncias aromáticas que alertam as outras. Estas plantas advertidas, rapidamente produzem enzimas que fazem com que as folhas não sejam palatáveis para insetos herbívoros. As plantas são organismos ativos (PEAK et al., 2004) que identificam suas pragas e ativamente promovem os inimigos dessas pragas (VAN DER PUTTEN et al., 2001).

Em plantas de feijão (*Phaseolus vulgaris* L.), por exemplo, várias estratégias coordenadas de defesa contra infestação de ácaros têm sido descobertas. Primeiro, elas mudam seu aroma fazendo com que elas não sejam atrativas aos ácaros. A partir daí, as plantas emitem aromas que são percebidos por outras plantas, e assim os feijões ao redor fazem precisamente a mesma coisa para se prevenir do ataque dos ácaros. Algumas das substâncias emitidas têm efeito de atrair outros ácaros que comem os ácaros vermelhos (PEARCE; RYAN, 2003; MITHOFER et al., 2005).

As raízes de plantas possuem a capacidade de produzir uma grande variedade de metabólitos secundários, muitas com propriedades citotóxicas, em ordem a prevenir a disseminação de micróbios, insetos e outras raízes de plantas (BAIS et al., 2003; WALKER et al., 2003). Dentro da posição de defesa, elas podem interromper a comunicação de microrganismos parasíticos de tal forma que a coordenação interna do comportamento do grupo parasítico entre em colapso.

Conclusão

O conceito de inteligência em plantas foi desenvolvido para ajudar a preencher uma lacuna, no intuito de enfatizar o indivíduo que sofre seleção natural ligado a forma. Aprendizagem e memória requerem uma investigação mais detalhada, e a inteligência em plantas, uma maior atenção. Precisamos de mais informações ligadas à comunicação em nível de tecido e célula, e a respeito da distribuição de todos os sinais pelos receptores que têm sido descobertos recentemente. Compreendendo este complexo comportamento da planta ligado ao campo da Neurobiologia de plantas, serão requeridos esforços combinados de cientistas de diversos conhecimentos e de todas as disciplinas.

Referências

- BAIS, H. P. et al. How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*. United Kingdom, vol. 9, p. 26-32, 2003.
- BALUSKA, F. et al. Root apices as plant command centres: the unique, 'brain-like' status of the root apex transition zone. *Biology*. Bratislava, vol. 59, n. 13, p. 7-19, 2004.
- BALUSKA, F. et al. Plant synapses: actin-based domains for cell-to-cell communication. *Trends in Plant Science*. U.K, vol. 10, p. 106-111, 2005.
- BONKE, M. et al. Lessons from the root apex, in: Intercellular Communication in Plants. *Annual Plant Reviews*. Oxford, vol. 16, p. 199-223, 2005.
- BRENNER, E, D. et al. Plant neurobiology: an integrated view of plant signaling. *Trends in Plant Science*. United Kingdom, vol. 11, n. 2, p. 413-419, 2006.
- BENNETT, I.J.; McDAVID, D.A.J.; McCOMB, J.A. The influence of ammonium nitrate, pH and indole butyric acid on root induction and survival in soil of micropropagated *Eucalyptus globulus*. *Biologia Plantarum*, v. 47, p. 355-360, 2003.
- FAUX, M. C. & SCOTT, J. D. *Trends Biochem. Sci.* 21, p. 312-315, 1996.
- FIRN, R. Plant Intelligence: an Alternative Point of View. *Annals of Botany*. United Kingdom, vol. 93, p. 345-351, 2004.
- FIRN, J. Auxin transport - shaping the plant. *Curr. Opin. Plant Biology*, vol. 6, p. 7-12, 2003.
- GALVANI, L. *De viribus Electricitatis in Motu Musculari Commentarius*. Bon. Sci. Art. Inst. Acad. Comm. 7, 363-418, 1791.
- GOLZ, J, F. Lessons from the vegetative shoot apex, in: Intercellular Communication in Plants. *Annual Plant Reviews*. Oxford, vol. 16, p. 147-177, 2005.
- GRUNTMAN, M; NOVOPLANSKY, A. Physiologically mediated self/non-self discrimination in roots. *Proc. Natl. Acad. Sci. USA*, vol. 101, p. 3863-3867, 2004.

- HUMBOLDT, A. *Versuche über die gereizte Muskel - und Nervenfasern nebst Vermuthungen u`ber den chemischen Process des Lebens in der Thier und Pflanzenwelt*. Posen, 1797.
- JOHNSON, H. B. Plant pubescence: an ecological perspective. *Botanical Review*, v. 43, n. 3, p. 233-253, 1975.
- KANT, M. R. et al. Differential Timing of Spider Mite-Induced Direct and Indirect Defenses in Tomato Plants. *Plant Physiology*. USA, vol. 135, p. 483-495, 2004.
- MITHÖFER, A. et al. Effects of Feeding Spodoptera littoralis on Lima Bean Leaves. II. Continuous Mechanical Wounding Resembling Insect Feeding Is Sufficient to Elicit Herbivory-Related Volatile Emission. *Plant Physiology*. USA, vol. 137, p. 1160-1168, 2005.
- MUDAY, G.K. et al. Vesicular cycling mechanisms that control auxin transport polarity. *Trends Plant Sci*. vol. 8, p. 301-304, 2003.
- NÜRNBERGER, T. et al. Innate immunity in plants and animals: striking similarities and obvious differences. *Immunological Review*. USA, vol. 198, p. 249-266, 2004.
- PARE, P. W; TURLINSON J. H. Plant Volatiles as a Defense against Insect Herbivores. *Plant Physiology*. USA, vol. 121, p. 325-331, 1999.
- PEAK, D. et al. Evidence for complex collective dynamics and emergent-distributed computation in plants. *Proceedings of the National Academy of Sciences*. USA, vol. 101, p. 981-922, 2004.
- PEARCE, G; RYAN, C. Systemic signalling in tomato plants for defense against herbivores: isolation and characterization of three novel defense-signalling glycopeptide hormones coded in a single precursor gene. *Journal of Biological Chemistry*. USA, 2003.
- RASCHKE, K. Stomatal responses to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L. *Plant Physiology*, vol. 45, p. 415-423, 1970.
- RASCHKE, K. Movements of stomata. Physiology of movements. *Encyclopedia of plant physiology*, new series, vol. 7. New York: Springer-Verlag, pp. 383-442, 1979.
- SAMAJ, J. et al. Involvement of the mitogen-activated protein kinase SIMK in regulation of root hair tip growth. *EMBO J*, vol. 21, p. 3296-3306, 2002.
- STALHBERG, R. Historical Overview on Plant Neurobiology. *Plant Signaling & Behaviour*, Washington, vol. 1, n. 1, p. 6-8, 2006.
- STENHOUSE, D. *The evolution of intelligence - a general theory and some of its implications*. London: George Allen and Unwin, 1974.
- STONE, J, M; WALKER, J. C. *Plant Physiol*. USA, n. 108, pp. 451-457, 1995.
- SWARUP, R; BENNETT, M. Auxin transport: the fountain of life in plants? *Dev. Cell* , vol. 5, p. 824-826, 2003.
- TAIZ L.; ZIEGER E. *Plant Physiology*. 3rd edition. Sinauer Assoc. 2002.

TREWAVAS, A. How plants learn. Commentary. *Institute of Cell and Molecular Biology*. Scotland. Vol. 96, p. 4216-4218, 1999.

TREWAVAS, A. Aspects of plant intelligence. *Annals of Botany*. Scotland, vol. 92, p. 1-20, 2003.

TREWAVAS, A. Green plants as intelligent organisms. *Trends in Plant Science*. Edinburg, vol. 10, n. 09, p. 413-419. 2005.

VAN DER PUTTEN, W. H. et al. Linking above- and below ground multitrophic interactions of plants, herbivores, pathogens, and their antagonists. *Trends in Ecology and Evolution*. USA, vol. 16, p. 547-554, 2001.

XOCONOSTLE, C. et al. Plant paralog to viral movement protein that potentiates transport of mRNA into the phloem. *Science*, vol. 283, p. 94-98, 1999.

WALKER, T. S. et al. Root exudation and Rhizosphere Biology. *Plant Physiology*. USA, vol. 132, p. 44-51, 2003.

WITZANY, G. Bio-communication of Plants, in: Nature Precedings, 2007, Philosophische Praxis. *Nature Precedings*. Capturado em 15 de dez. 2007. Online.
Disponível em: <http://hdl.handle.net/10101/npre.2007.1429.1>