

NEUROFISIOLOGIA E ELETROFISIOLOGIA: A POSSIBILIDADE DE QUANTIFICAR E QUALIFICAR A INTELIGÊNCIA VEGETAL

TEIXEIRA, Salathiel Antunes¹

RESUMO

As plantas possuem complexos sistemas de comunicação. A sobrevivência de um organismo depende de uma comunicação célula a célula concatenando o desenvolvimento como um todo. Mudanças coordenadas de potencial controlando fluxo de íons em membranas bem como a presença de neurotransmissores e outras moléculas sinalizadoras assinalam a presença de uma “inteligência” vegetal. Várias espécies de plantas, incluindo de importância agronômica, são objetos de estudo da eletrofisiologia e neurofisiologia. Estes são campos da biologia vegetal que vêm evoluindo muito em função do emprego de tecnologia e instrumentos mais precisos nas mensurações. Assim, com objetivo de construir uma visão crítica a respeito destes temas foi realizada uma revisão que fornece elementos fundamentais para profissionais relacionados com fisiologia vegetal, como profissionais das ciências agrárias por exemplo. Nesta revisão foram abordados aspectos históricos e da instrumentação utilizada na operacionalização de pesquisas. Resultados de uma ampla gama de pesquisadores foram sumarizadas. Nestes fica evidente a importância de uma interpretação dos vegetais como seres possuidores de um sistema cognitivo próprio e como esse impacta em diversos fatores como absorção, crescimento radicular, resposta a estímulos bióticos e abióticos, etc. Conclui-se dessa forma que um paradigma em que plantas são meros elementos na paisagem já não é sustentável do ponto de vista científico.

PALAVRAS-CHAVE: Eletrofisiologia vegetal, neurofisiologia vegetal, sinalização vegetal, fisiologia vegetal.

NEUROPHYSIOLOGY AND ELECTROPHYSIOLOGY: THE POSSIBILITY OF QUANTIFY AND QUALIFY PLANT INTELLIGENCE

ABSTRACT

Plants have a complex communication systems. The survival of an organism depends on a cell-to-cell communication linking development like a whole. Coordinated changes in potential controlling the flow of ions into membranes as well as the presence of neurotransmitters and other signaling molecules point to the presence of a plant "intelligence". Several plant species, including with agronomic importance, are objects of study of electrophysiology and neurophysiology. These are fields of plant biology that are advancing greatly due to the use of technology and more precise instruments in the measurements. Thus, with an objective to construct a critical view on these subjects a review was carried out that provides fundamental elements for professionals related to plant physiology, as professionals in the agricultural sciences for example. In this review, historical aspects and the instrumentation used in the operationalization of research were addressed. Results from a wide range of researchers were summarized. In these the importance of an interpretation of the plants as beings possessing a own cognitive system is evident and how this system impacts on diverse factors like absorption, radicular growth, response to biotic and abiotic stimuli, etc. We conclude that a paradigm in which plants are simple elements in the landscape is no longer sustainable from the scientific point of view.

KEYWORDS: plant eletrophysiology, plant neurophysiology, plant signaling, plant physiology.

1. INTRODUÇÃO

Em muitos eventos durante o desenvolvimento vegetal é possível notar a presença e importância de um sistema de causa-efeito organizado (ARRU, FORNACIARI e MANCUSO, 2013, p. 136) e uma sequência lógica de acontecimentos no corpo das plantas como um todo. A planta que fecha seus

¹Engenheiro Agrônomo, Mestrando em Agronomia, Universidade Estadual de Ponta Grossa (UEPG). e-mail: salathielat@hotmail.com

estômatos para reduzir a condutância e evitar a desidratação prejudicial durante um quadro de déficit hídrico é um exemplo.

Essa simplista visão de uma relação causa-efeito esconde um complexo sistema de interpretação e resposta a um estímulo ambiental externo. Uma visão mais elaborada pode ser descrita ao dizer que o ácido abscísico (ABA) liga-se a receptores específicos nas células guarda em resposta ao estresse hídrico. Uma série de etapas acaba favorecendo o acúmulo de espécies reativas de oxigênio (ERO) no meio apoplástico. Essas EROs influenciam a entrada de Ca^{+2} no protoplasma que se liga a um complexo proteico (CPK) dependente de sua presença. As proteínas CPK e OST1 (*open stomata 1 – quinase reguladora negativa*) proporcionam a saída de ânions do protoplasma para o meio apoplástico. A despolarização de membranas cria um fluxo de íons K^{+} para o meio apoplástico. A redução na concentração de íons no interior da célula implica em uma menor pressão de turgor e consequentemente no fechamento estomático (TAIZ *et al*, 2017, p. 756).

Essa sucinta descrição do fechamento estomático influenciado pela presença do ABA é uma maneira de compreender como a planta possui um intrincado sistema de comunicação bioquímica. Em todas essas entradas e/ou saídas de componentes via complexos proteicos transmembranas existe um gradiente eletroquímico que é a fonte da força necessária para realização do movimento. O estudo das componentes elétricas nos mais variados processos da fisiologia vegetal caracteriza a eletrofisiologia. Adiante, se avaliará a presença de neurotransmissores nas plantas, mas que são frequentemente associados apenas a organismos que não pertencem ao reino vegetal.

Em determinado ponto de vista, neurofisiologia e eletrofisiologia são campos relativamente novos na pesquisa. Ainda que, algumas publicações (HEDRICH, 1994; BRENNER *et al*, 2006) contenham referências a trabalhos de épocas remotas, os progressos têm sido robustos na atualidade em função dos avanços em técnicas (CONFORTI, 2012; GUNSE *et al*, 2016) e materiais utilizados na pesquisa.

As pesquisas em eletrofisiologia e neurofisiologia vêm desenvolvendo ainda mais o conhecimento sobre processos que acontecem no organismo e fisiologia vegetal. Discorrer sobre os temas neurofisiologia e eletrofisiologia é o objetivo, construindo uma visão crítica a respeito destes temas e revisando elementos fundamentais para profissionais relacionados com fisiologia vegetal.

1.1 NEUROFISIOLOGIA

Na célula vegetal uma quantidade grandiosa de moléculas é produzida para mediar funções em sequencia a tradução de estímulos ambientais. Um sistema de transmissão de sinais entre células é

fundamental para sobrevivência de um organismo proporcionando um mecanismo em que as células respondem a estímulos externos. Diante disso, o próprio conceito de “inteligência” nas plantas começa a ser modelado. Apesar de terem óbvia limitação motora as plantas não são meras agentes passivas no ambiente (BALUŠKA *et al.*, 2009). De fato não possuem a racionalidade convencional atribuída pelo senso comum, mas o mundo vegetal interage com o ambiente de maneira organizada.

Aparentemente um organismo vegetal tem que tomar certas decisões tais como quando e onde coletar nutrientes e onde alocar estes e os derivados orgânicos produzidos no seu organismo; quando e que órgãos gerar ou senescer; quando reproduzir e o número de sua progênie; que quantidade de energia investir contra ataques e em quais tecidos ou órgãos; etc. Outros fatores devem ser considerados já que todo esse processo de decisão acontece diante de um ambiente dinâmico com variações com relação à luz, nutrientes, água, temperatura, etc. Um campo relativamente novo com objetivo de entender como as plantas interagem a essas circunstâncias e respondem ao ambiente é a neurobiologia vegetal tendo em conta a combinação molecular, química e elétrica dos componentes de sinalização intercelular (BRENNER *et al.*, 2006).

Em animais superiores o sistema nervoso tem como unidade elementar o neurônio. Contudo, uma rede de neurônios e seus pontos de contato sináptico é que constituem o sistema nervoso e seus órgãos. Ainda, fazem parte desse sistema os neurotransmissores. O que gera curiosidade é a ocorrência dessas moléculas neurotransmissoras, frequentemente associadas a organismos “superiores”, nas plantas. Foi confirmada nas plantas a presença de acetilcolina, adrenalina, melatonina, γ -aminobutírico (GABA), glutamato entre outros (DANELUZZI, 2012).

A constatação é que um universo inexplorado de compostos atuando nas plantas está sendo desvendado. Um esforço multidisciplinar está em curso para a pesquisa e compreensão de como estes e outras moléculas sinalizadoras atuam no metabolismo das plantas. Neurotransmissores não constituem um grupo essencial para o desenvolvimento vegetal, mas podem estar associados com a comunicação entre etapas que compõem processos bioquímicos.

1.2 ELETROFISIOLOGIA

A eletrofisiologia tem um destaque notadamente maior quando se realiza uma rápida busca por bibliografia. Uma busca em que se utilize de palavras como “*ions channels*”, “*electrical activity*”, “*electrical properties*” associadas à “*plasmalemma*” retornarão muitos resultados em bases de dados de periódicos científicos ligados a biologia vegetal. Contudo, a separação entre eletrofisiologia e neurofisiologia é definida (GUNSE *et al.*, 2016, p. 442) ainda que em algumas publicações estes ramos

sejam tratados de maneira interconectada (BRENNER *et al*, 2006)

As descobertas envolvendo eletrofisiologia registram datas do fim século XVIII. Pesquisas realizadas por Luigi Galvani, Alexander von Humbolt, Jagadis Chandra Bose e Emile du Bois-Reymond são exemplos (BRENNER *et al*, 2006). A revisão aponta pesquisas com plantas realizados por Alexander von Humbolt e Jagadis Chandra Bose. Seus trabalhos pioneiros permitiram registrar sinais que caracterizam o potencial de ação. Bose registrou potenciais de ação medidos em *Mimosa* sp.

Hedrich (1994) registra a importância das diferenças de potencial gerada pelas concentrações de íons entre a membrana celular. A discussão pormenorizada de como se dá o processo de abertura estomática, e os vários aspectos da voltagem dependência dos canais de ânions, consolidam a importância da eletrofisiologia na compreensão de processos celulares. Ressalta ainda a importância dos experimentos de *voltagem-clamp* para compreensão do potencial de ação gerado pelas trocas de condutância com respeito aos íons de cálcio, cloro e potássio.

Estudos atuais utilizando a técnica conhecida como *patch-clamp* contribuem para compreensão do funcionamento de canais de íons em organelas como cloroplasto e mitocôndria (CARRARETTO *et al*, 2016) e como a expressão gênica controla relações entre íons e sua translocação (GILLIHAM, 2005) conferindo diferentes níveis de tolerância a salinidade (CUBERO-FONT *et al*, 2016).

2. MOTIVAÇÃO AGRONÔMICA E LINHA DO TEMPO

O profissional da agronomia está diretamente envolvido com plantas no cultivo comercial. Muito do que se trabalha na pesquisa envolve plantas de valor comercial. Como exemplos podemos ver trabalhos que citam ou pesquisam diretamente a cultura da soja (DANELUZZI, 2016; OH; SEO; KIM, 2018), milho (ARRU, FORNACIARI e MANCUSO, 2014; SUROVA *et al*, 2016) e trigo (GILLIHAM e TYERMAN, 2016; SZECHYŃSKA-HEBDA, LEWANDOWSKA e KARPIŃSKI, 2017).

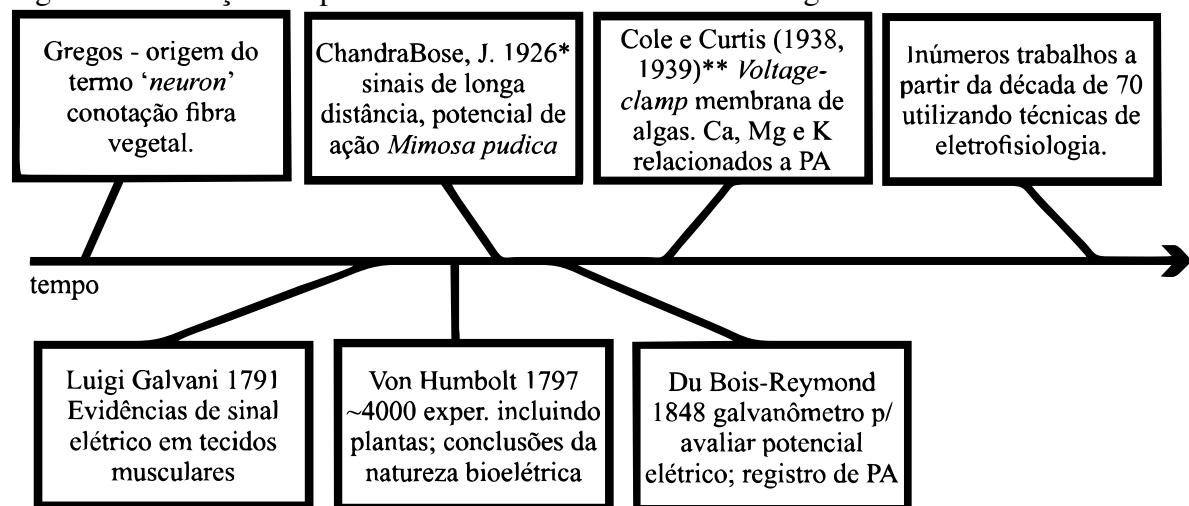
Assim, é importante que o profissional da agronomia tenha uma noção concreta a respeito dos processos de sinalização nas plantas. Isso porque táticas de manejo impactam diretamente no metabolismo da planta. Ainda, permite que o profissional tenha contato intenso com processos fundamentais da fisiologia vegetal como fotossíntese, nutrição vegetal, ação de hormônios vegetais, fotoperiodismo, etc.

A racionalidade de acontecimentos exposta na introdução sobre abertura estomática, se apresenta novamente como exemplo. A sequência de acontecimentos parece normal ao realizar a

leitura de um capítulo com detalhes, esquemas e descrição dos eventos. Contudo, um grande esforço teve de ser empenhado para desvendar essas etapas por pesquisadores que ainda não tinham a visão em um manuscrito.

Os pioneiros da eletrofisiologia foram contemplados na revisão de Brenner *et al* (2006) a respeito da neurofisiologia pela amplitude que esses temas têm. Eletro e neurofisiologia estão conectados seja pelos objetos de estudos ou pela técnica utilizada. Trabalhos e metodologias como a *voltage-clamp* desenvolvidos por Cole e Curtis são destacados por Hedrich (1994). Um resumo com alguns nomes e época que desenvolveram seus trabalhos parece adequado a julgar pela repercussão que causaram. Um detalhe da evolução da eletrofisiologia e alguns personagens podem ser visualizados na Figura 1.

Figura 1 - Evolução temporal das descobertas em eletrofisiologia.



Notas: Ca – cálcio; Mg – magnésio; K – potássio; PA – potencial de ação.

Fonte: desenvolvido pelo autor com informações de Brenner *et al* (2006), Coldstream (1927)*, Shepherd (1927)* e Hedrich (1994)**.

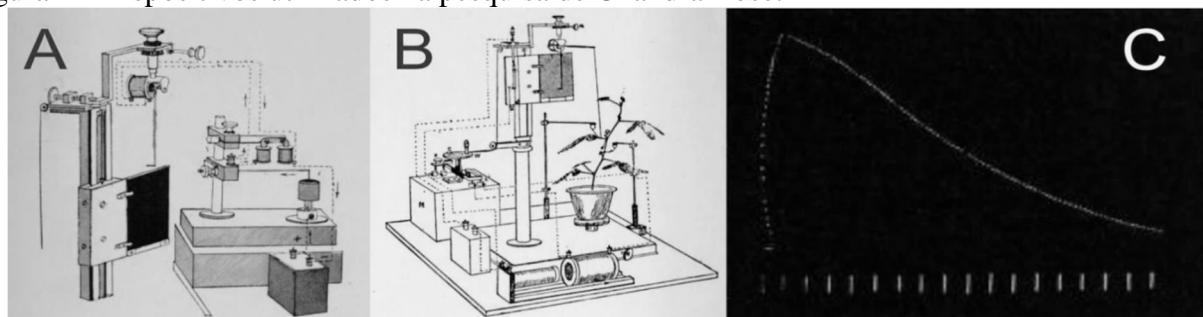
2. SISTEMAS UTILIZADOS EM ESTUDOS DE ELETROFISIOLOGIA VEGETAL

A incorporação de metabólitos ou mudança na permeabilidade da membrana celular, em resposta a sinais externos, ocorre em função da passagem de íons por canais proteicos. O transporte seletivo que regula a passagem de íons gera variações locais e transitórias no potencial da membrana. A comunicação e sincronismo celular permitem uma sinalização e sensoriamento elétrico como um mecanismo de disseminação sendo observada em diferentes níveis da organização biológica que vão desde uma bactéria até uma planta superior (CANALES, HENRIQUEZ-VALENCIA e BRAUCHI, 2018).

Várias estratégias de pesquisa vêm sendo utilizadas para fornecer uma melhor compreensão das funções fisiológicas. Dentre várias, bioinformática e eletrofisiologia são apontadas. Tais ferramentas podem ser úteis na compreensão de como atuam os canais de íons e a sinalização em plantas (CARRARETTO *et al.*, 2016). Dessa forma se evidencia a multidisciplinaridade da ciência. Conhecimento nas mais diversas áreas como física e matemática (HODGKIN e HUXLEY, 1952) são necessárias e motivo de esforço na completa compreensão dos fatos no ramo da eletrofisiologia.

Jagadis Chandra Bose (1858-1937) construiu dispositivos avançados à época para trabalhos medindo movimento de plantas, potencial elétrico, consequência de estímulos elétricos em plantas, etc. Exemplo (Figura 2), um dispositivo com rolamentos para evitar atrito, hastes de alumínio conectadas à folha ou pecíolo, com uma agulha vertical que descrevia a resposta em uma placa de vidro esfumaçado movida a uma velocidade regular. A fricção da agulha contra a placa foi sanada fazendo o gravador vibrar, gerando contatos intermitentes com a placa, através de corrente contínua envolvendo frequências geradas em dispositivos de eletroímãs (BOSE, 1913). Os movimentos da folha eram gravados com precisão (~1/100 segundo). Resposta mecânica e o estímulo elétrico foram acoplados com a placa em queda fazendo contato elétrico que produzia o choque (SHEPHERD, 2005).

Figura 2 - Dispositivos utilizados na pesquisa de Chandra Bose.



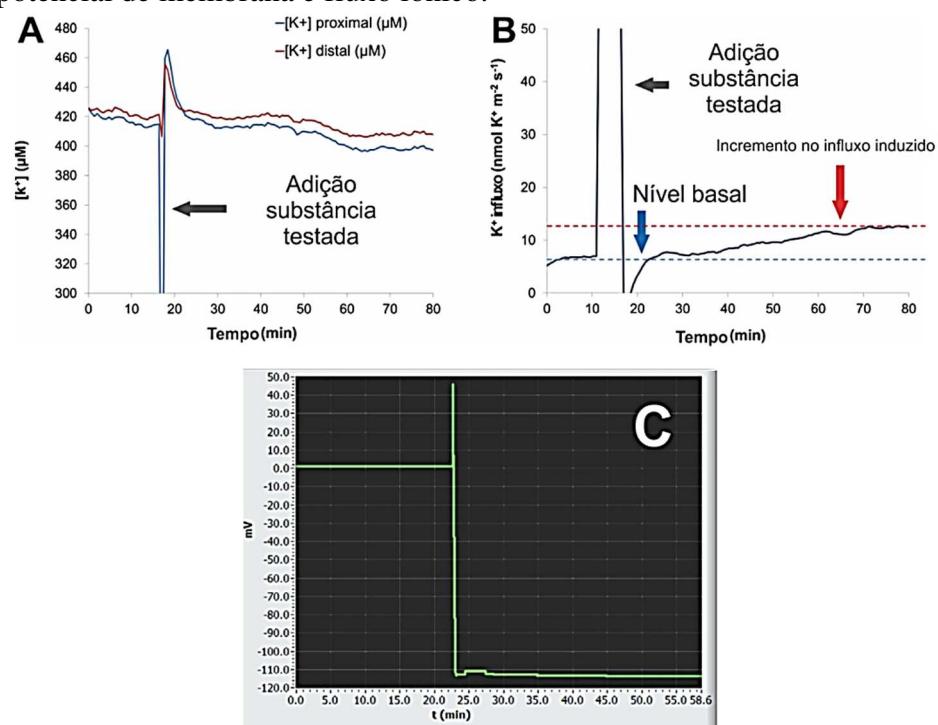
Notas: (A) Gravador ressonante – a placa esfumaçada (preta) desliza em velocidade regular pelo anteparo e a agulha vibra contra a placa gerando pontos nos contatos. A oscilação da agulha acontece através da geração de uma corrente contínua em um circuito de eletroímãs. (B) Visão geral do aparato completo e das conexões elétricas que estimulam a planta através de um choque de duração definida (metrônomos e relógios eram acoplados ao dispositivo para realizar o controle). Uma haste liga o pecíolo à agulha realizando a transferência de movimento. (C) Resposta de Mimosa sp. gravada na placa. A sucessão de pontos está a um intervalo de 1/10 de segundo durante período de “contração” e a cada 10 segundos durante a recuperação (movimento das folhas). Marcas verticais indicam intervalos de um minuto.

Fonte: Bose (1913, p. 17, 20, 41).

Atualmente os dispositivos alcançam precisão muito maior permitindo uma avaliação mais acurada. A programação computacional proporciona a possibilidade de um sistema integrado de módulos mecânicos, elétrico, óptico e digital. Avaliações de um sistema específico com micro manipuladores hidráulicos e motores de passos acoplados apontam precisão de posicionamento de 1

μm com erro menor que 0,5% (GUNSE *et al*, 2016). Fatores externos que causam a ocorrência de “ruídos” e interferências na avaliação e captação de sinais elétricos devem ser considerados. Contudo, depois de solucionados quaisquer problemas externos, a calibração de medidas permite basear-se no coeficiente de regressão e coeficiente angular de amostras, com valores bem definidos para descarte dos eletrodos. São duas aplicabilidades principais do dispositivo (Figura 3): medir potencial de membranas e medir gradiente iônico gerado pelo fluxo de íons através da membrana.

Figura 3 - resultados de um sistema específico avaliado por GUNSE *et al*. (2016) na determinação de potencial de membrana e fluxo iônico.

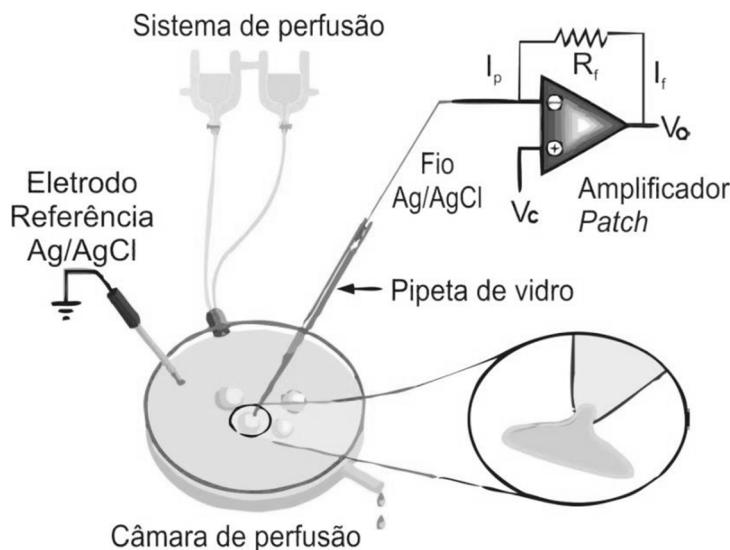


Notas: (A) Avaliação do fluxo de íons. Após a adição de substância de concentração conhecida ocorre uma alteração nas concentrações distal e proximal. (B) Gráfico gerado evidenciando a perturbação após a adição da substância e consequente aumento na concentração de K^+ na região próxima a raiz (a concentração se altera em função do influxo). (C) Gráfico gerado por um novo sistema de avaliação computacional. Variação de potencial na membrana é mostrada neste gráfico gerado pelo sistema.

Fonte: Gunsé *et al* (2016).

Uma técnica amplamente difundida nos dias de hoje é o *patch-clamp*. Marcos iniciais desta técnica foram os trabalhos que descrevem quantitativamente a corrente na membrana e experimentação em nervos (HODGKIN e KATZ, 1949; HODGKIN e HUXLEY, 1952). A partir daí a técnica permitiu a descoberta de uma variedade de canais de íons e suas classificações. A técnica (Figura 4) consiste em “selar” a ponta de uma pipeta de dimensão muito pequena na plasmalema de uma célula de maneira que é possível isolar um pequeno pedaço da membrana (*patch*) e controlar a voltagem enquanto, simultaneamente, se registra a corrente no canal de íons no *patch* (CONFORTI, 2012).

Figura 4 - Esquema da técnica de *patch-clamp*.



Nota: As células são plaqueadas na câmara de perfusão, onde soluções de diferentes composições podem ser rapidamente trocadas através de um sistema de perfusão. O terra (ou eletrodo de referência) é feito de Ag/AgCl e colocado na câmara de perfusão diretamente ou através de uma ponte de agar (1 e 3% de agar em solução salina a 0,9%). Uma pipeta de vidro que entra em contato com a membrana da célula e forma a reentrância (mostrado em detalhes na inserção). A pipeta de vidro, preenchida com uma solução salina, é conectada ao amplificador através de um fio Ag/AgCl. Durante a experiência, uma corrente é injetada através do amplificador para que a tensão registrada V (junção negativa do amplificador) seja mantida igual ao comando V_c de tal forma que a saída V_o seja igual à V_c com sinal oposto. Nesta condição, $I_f \times R_f = -I_p \times R_f$, onde I_f é a corrente de realimentação, I_p é a corrente da pipeta e R_f é a resistência da realimentação.

Fonte: Conforti (2012, p. 371)

3. PESQUISAS ENVOLVENDO A ELETROFISIOLOGIA E NEUROFISIOLOGIA

As células da zona de transição na raiz têm propriedades únicas, mostrando sensibilidade a muitos fatores como cálcio, estresse salino, alumínio, hipóxia, auxina e gravidade (ARRU, FORNACIARI e MANCUSO, 2013, p. 130). Uma perspectiva de existir uma “secreção sináptica de auxina” fornecendo um sentido gravitacional é um dos pontos defendidos como suporte a ideia “raiz-cérebro”. A pressão protoplasmática na porção inferior da célula é experimentada na forma de tensão da membrana, sendo aliviada pela adição de membranas provenientes de fusão vesicular. Assim, um modelo secretório pode incorporar uma mediação gravitacional. Princípios mecânicos semelhantes são observados em *Drosophila*. Então, sugere-se uma sedimentação de estatólitos incrementando a carga protoplasmática sobre a plasmalema na parte inferior da célula, alterando a polaridade da “secreção sináptica de auxina” (BALUŠKA *et al*, 2009).

Uma despolarização de potencial de membrana seguida do retorno ao estado inicial de polarização é o que caracteriza um potencial de ação (PA) (DANELUZZI, 2016, p. 22). Respostas

dos organismos aos estímulos ambientais são traduzidas em mudanças no potencial bioelétrico das células. Contudo, estudos de fato indicam que membrana celular e suas proteínas, bem como o potencial associado às membranas, estão envolvidas com um sistema de percepção gravitacional (MAZARS *et al*, 2014). O PA e a sua velocidade de propagação são afetados de maneira significativa sob influencia da gravidade (MASI *et al*, 2015).

Ainda na raiz, a sinalização através de peptídeos coordenam processos em uma comunicação célula a célula. Os peptídeos estão demonstrando ser fundamentais na sinalização e coordenação destes processos. Estes estão sendo relacionados a desenvolvimento inicial e lateral da raiz bem como associados à sinalização de processos de nodulação (OH, SEO e KIM, 2018). Estes podem ser considerados então como agentes que participam de um processo de sinalização em uma analogia a processos da fisiologia animal, permitindo uma interpretação a fim de resolver questões ainda indefinidas sobre o comportamento das plantas (STRUIK, YIN e MEINKE, 2008).

É fato que substâncias associadas ao sistema nervoso de animais superiores são encontradas em plantas. São exemplos: ácido γ -aminobutírico (GABA), melatonina, acetilcolina (DANELUZZI, 2012). Ainda que muito necessite ser feito, pesquisas já apontam para algumas relações entre esses neurotransmissores e o metabolismo das plantas.

A presença de acetilcolina tem sido detectada em um representativo número espécies vegetais. Sua síntese deve estar associada a rotas metabólicas em folhas novas e tendo como precursores a acetil coenzima A e colina. A acetilcolina pode influenciar movimento de folhas, permeabilidade da membrana, germinação, crescimento. Um inchaço no protoplasto isolado de uma folha de trigo foi observado na presença de acetilcolina e Ca^{2+} propondo um mecanismo primário de ação e uma via de regulação a permeabilidade de íons (TRETYN e KENDRICK, 1991). Contudo, em plantas ainda não se tem a total compreensão a respeito do aparato biológico do “sistema colinérgico”, enzimas de síntese e degradação entre outros aspectos biológicos importantes (DANELUZZI, 2012).

Nas plantas a evidência da presença de melatonina (5-metoxi-N-acetylriptamina) é crescente assim como as várias publicações a respeito dessa molécula e suas relações com germinação, crescimento primário e lateral das raízes, senescência foliar, fotoproteção, ritmo cardiano, etc. (SHI, LOVE e HU, 2017). Em trabalho com extratos de *Chenopodium rubrum* a concentração de melatonina permaneceu baixa em períodos de luz e aumentou no escuro. Tanto o aumento noturno quanto a faixa de concentração são similares àquelas conhecidas nos animais (KOLÁŘ *et al*, 1997). Em *Arabidopsis thaliana* outros resultados indicam concentrações de melatonina maiores nas plantas mantidas sob radiação natural comparadas a radiação artificial; a aplicação de melatonina proporcionou maior viabilidade de sementes em condições de estresse; baixa concentração de melatonina estimulou o crescimento radicular (HERNÁNDEZ *et al*, 2015).

O GABA é produzido em resposta a estresse biótico - infecção, danos devido a herbívoros - ou abiótico - calor, seca, frio (BOWN e SHELP, 2016). O GABA é metabolizado em uma rota curta chamada de derivação do GABA em plantas. Respostas fisiológicas como regulação de pH no citoplasma, metabolismo de nitrogênio, dissuasão de insetos, amenização do estresse oxidativo, osmorregulação e sinalização são alguns dos pontos influenciados pelo GABA (BOUCHÉ e FROMM, 2004). Trabalhos tratam do GABA como um sinalizador específico no ciclo do ácido tricarboxílico (GILLIHAM e TYERMAN, 2016) induzindo mudanças nas diferenças de potencial elétrico entre membranas (ŽÁRSKÝ, 2015).

Assim, há evidências sobre a existência de componentes neurológicos que têm atividades em vegetais. São confirmadas as presenças de neurotransmissores (*e. g.* GABA), neuroreguladores (*e. g.* cafeína) e neurotoxinas. A classificação de neurotoxinas nas plantas é diversa e complexa incluindo desde auxinas até compostos estranhos como β -oxalilaminoalanina (BOAA) e β -metilamino-L-alanina (BMAA) (CAO, COLE e MURCH, 2006). Há uma associação de BOAA e BMAA a doenças degenerativas em humanos. Estudos de surtos de doenças degenerativas em *Chamorros* e uma região da Etiópia consideram BMAA e a possibilidade de bioacumulação na cadeia trófica (MURCH, 2006, p. 145–147).

A eletrofisiologia naturalmente participa do processo de descoberta e esclarecimento. Como visto, PA são estímulos provenientes de uma variação de potencial transmitidos em cadeia pela ação de sinalizadores. Desde hormônios vegetais consagrados como auxinas até moléculas (até então relacionadas com os estímulos neurais em animais superiores) podem ser esses sinalizadores.

Existem três tipos de sinais elétricos de longa distância. O potencial de ação (PA) é uma despolarização da membrana como definido anteriormente, porém acrescente-se que a este está associada uma voltagem típica. A variação de potencial (VP) também dito potencial de ondas lentas, se caracterizam por uma despolarização da membrana onde o tempo e amplitudes da despolarização são variáveis. Finalmente, o potencial de sistema (PS) reflete respectivamente uma hiperpolarização da membrana (em contraste aos anteriores) ou despolarização da voltagem apoplástica (ZIMMERMANN e MITHÖFER, 2013).

A indução de variação de potencial modificou as taxas respiratórias e fotossintéticas de *Pisum sativum* (Ervilha) aumentando o teor de ATP nas folhas. Essas respostas foram determinadas pela variação de potencial local através de aquecimento em uma folha específica. Esse procedimento de aquecimento pela variação de potencial foi registrado com eletrodos extracelulares e intracelulares (SUROVA *et al*, 2016).

Particularmente a sinalização elétrica é apropriada para comunicação intracelular e intercelular, resposta a estresse, crescimento e desenvolvimento, etc. A resistência sistêmica adquirida (SAR),

segundo as pesquisas atuais, tem intensa relação com a sinalização elétrica (SZECHYŃSKA-HEBDA, LEWANDOWSKA e KARPIŃSKI, 2017).

Um trabalho inteiro baseado na técnica *patch-clamp* associada à fluorescência foi desenvolvida para determinação de fluxo de cálcio e potássio através de proteína canal não seletiva permeável a ambos. Faz-se o registro que cálcio apresenta-se na forma iônica divalente e potássio monovalente (CARPANETO e GRADOGNA, 2018).

4. CONSIDERAÇÕES FINAIS

As plantas têm uma óbvia restrição de mobilidade em função da concepção evolutiva. Contudo, em um exame mais apurado se constata que estas não são meras agentes passivas no ambiente.

As estratégias evolutivas que não permitiram sua mobilidade, ancorando-a ao solo através de um sistema radicular responsável pela absorção de água e nutrientes, proporcionaram a ascensão de organismos vegetais que possuem um intrincado sistema de comunicação extracelular e intracelular.

Nesse sistema cognitivo vegetal são varias as substâncias participando de forma a transmitir uma sinalização em um circuito causa-efeito. Toda essa intrincada rede de comunicação é tema de estudo da neurofisiologia vegetal.

A eletrofisiologia contribui na compreensão de como esse processo de comunicação acontece e como as mudanças eletrofisiológicas no metabolismo vegetal coordenam desde processos de fluxo iônico nas membranas até a sinalização em longa distância.

É significativa a contribuição que a pesquisa fornece na atualidade sobre estes dois temas. Contudo, é evidente a necessidade de esclarecer inúmeros pontos criando um campo fértil para a pesquisa.

REFERÊNCIAS

ARRU, L.; FORNACIARI, S.; MANCUSO, S. Oxygen Deficiency-Induced Root-to-Shoot Communication. In: BALUŠKA, F. (Ed.). **Long-Distance Systemic Signaling and Communication in Plants**. Berlin, Heidelberg: Springer Berlin Heidelberg, 2013. p. 125–147.

BALUŠKA, F.; MANCUSO, S.; VOLKMANN, D.; BARLOW, P. The ‘Root-Brain’ Hypothesis of Charles and Francis Darwin: Revival after More than 125 Years. **Plant Signaling & Behavior**, v. 4, n. 12, p. 1121–1127, dez. 2009.

BOSE, J. C. **Researches on irritability of plants**, 1913. Disponível em: <<https://archive.org/details/researchesonirri1913bose>>. Acesso em: 26 abr. 2018.

BOUCHÉ, N.; FROMM, H. GABA in Plants: Just a Metabolite? **Trends in Plant Science**, v. 9, n. 3, p. 110–115, mar. 2004.

BOWN, A. W.; SHELP, B. J. Plant GABA: Not Just a Metabolite. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 10, p. 811–813, out. 2016.

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**, v. 11, n. 8, p. 413–419, ago. 2006.

CANALES, J.; HENRIQUEZ-VALENCIA, C.; BRAUCHI, S. The Integration of Electrical Signals Originating in the Root of Vascular Plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 10 jan. 2018.

CAO, J.; COLE, I. B.; MURCH, S. J. Neurotransmitters, Neuroregulators and Neurotoxins in the Life of Plants. **Canadian Journal of Plant Science**, v. 86, n. 4, p. 1183–1888, 10 out. 2006.

CARPANETO, A.; GRADOGNA, A. Modulation of Calcium and Potassium Permeation in Plant TPC Channels. **Biophysical Chemistry**, v. 236, p. 1–7, maio 2018.

CARRARETTO, L.; TEARDO, E.; CHECCHETTO, V.; FINAZZI, G.; UOZUMI, N.; SZABO, I. Ion Channels in Plant Bioenergetic Organelles, Chloroplasts and Mitochondria: From Molecular Identification to Function. **Molecular Plant**, v. 9, n. 3, p. 371–395, mar. 2016.

COLDSTREAM, W. The Nervous Mechanism of Plants. **RSA Journal**, v. 75, n. 3874, p. 356, 1927.

CONFORTI, L. Patch-Clamp Techniques. In: **Cell Physiology Source Book**. [s.l.] Elsevier, 2012. p. 369–381.

CUBERO-FONT, P.; MAIERHOFER, T.; JASLAN, J.; ROSALES, M. A.; ESPARTERO, J.; DÍAZ-RUEDA, P.; MÜLLER, H. M.; HÜRTER, A.-L.; AL-RASHEID, K. A. S.; MARTEN, I.; HEDRICH, R.; COLMENERO-FLORES, J. M.; GEIGER, D. Silent S-Type Anion Channel Subunit SLAH1 Gates SLAH3 Open for Chloride Root-to-Shoot Translocation. **Current Biology**, v. 26, n. 16, p. 2213–2220, ago. 2016.

DANELUZZI, G. S. **Uma abordagem neurofisiológica da acetilcolina em plantas de milho hidratadas e sob condições de estresse hídrico**. Dissertação. Universidade de São Paulo - Esalq. 2012.

DANELUZZI, G. S. **Sinalização elétrica de longa distância pós-irrigação em plantas de girassol sob déficit hídrico**. Tese. Universidade de São Paulo - Esalq, 2016.

GILLIHAM, M. The Regulation of Anion Loading to the Maize Root Xylem. **Plant Physiology**, v. 137, n. 3, p. 819–828, 25 fev. 2005.

GILLIHAM, M.; TYERMAN, S. D. Linking Metabolism to Membrane Signaling: The GABA–Malate Connection. **Trends in Plant Science**, v. 21, n. 4, p. 295–301, abr. 2016.

GUNSÉ, B.; POSCHENRIEDER, C.; RANKL, S.; SCHRÖEDER, P.; RODRIGO-MORENO, A.; BARCELÓ, J. A Highly Versatile and Easily Configurable System for Plant Electrophysiology. **MethodsX**, v. 3, p. 436–451, 2016.

HEDRICH, R. Chapter 1 Voltage-Dependent Chloride Channels in Plant Cells: Identification, Characterization, and Regulation of a Guard Cell Anion Channel. In: **Current Topics in Membranes**. [s.l.] Elsevier, 1994. 42p. 1–33.

HERNÁNDEZ, I. G.; GOMEZ, F. J. V.; CERUTTI, S.; ARANA, M. V.; SILVA, M. F. Melatonin in Arabidopsis Thaliana Acts as Plant Growth Regulator at Low Concentrations and Preserves Seed Viability at High Concentrations. **Plant Physiology and Biochemistry**, v. 94, p. 191–196, set. 2015.

HODGKIN, A. L.; HUXLEY, A. F. A Quantitative Description of Membrane Current and Its Application to Conduction and Excitation in Nerve. **The Journal of Physiology**, v. 117, n. 4, p. 500–544, 28 ago. 1952.

HODGKIN, A. L.; KATZ, B. The Effect of Sodium Ions on the Electrical Activity of the Giant Axon of the Squid. **The Journal of Physiology**, v. 108, n. 1, p. 37–77, 1 mar. 1949.

KOLÁŘ, J.; MACHÁČKOVÁ, I.; EDER, J.; PRINSEN, E.; VAN DONGEN, W.; VAN ONCKELEN, H.; ILLNEROVÁ, H. Melatonin: Occurrence and Daily Rhythm in Chenopodium Rubrum. **Phytochemistry**, v. 44, n. 8, p. 1407–1413, abr. 1997.

MASI, E.; CISZAK, M.; COMPARINI, D.; MONETTI, E.; PANDOLFI, C.; AZZARELLO, E.; MUGNAI, S.; BALUŠKA, F.; MANCUSO, S. The Electrical Network of Maize Root Apex Is Gravity Dependent. **Scientific Reports**, v. 5, n. 1, jul. 2015. Disponível em: <<http://www.nature.com/articles/srep07730>>. Acesso em: 25 abr. 2018.

MAZARS, C.; BRIÈRE, C.; GRAT, S.; PICHEREAUX, C.; ROSSIGNOL, M.; PEREDA-LOTH, V.; ECHE, B.; BOUCHERON-DUBUISSON, E.; LE DISQUET, I.; MEDINA, F. J.; GRAZIANA, A.; CARNERO-DIAZ, E. Microgravity Induces Changes in Microsome-Associated Proteins of Arabidopsis Seedlings Grown on Board the International Space Station. **PLoS ONE**, v. 9, n. 3, p. e91814, 11 mar. 2014.

MURCH, S. J. Neurotransmitters, neuroregulators and neurotoxins in plants. In: **Communication in Plants**. [s.l.] Springer, 2006. p. 137–151.

OH, E.; SEO, P. J.; KIM, J. Signaling Peptides and Receptors Coordinating Plant Root Development. **Trends in Plant Science**, v. 23, n. 4, p. 337–351, abr. 2018.

SHEPHERD, V. A. From semi-conductors to the rhythms of sensitive plants: the research of J. C. Bose. **Cellular and Molecular Biology**, v. 51, 2005, p. 607-619.

SHI, H.; LOVE, J.; HU, W. Editorial: Melatonin in Plants. **Frontiers in Plant Science**, v. 8, 25 set. 2017. Disponível em: <<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fpls.2017.01666/full>>. Acesso em: 4 maio. 2018.

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**, v. 88, n. 3, p. 363–370, fev. 2008.

SUROVA, L.; SHERSTNEVA, O.; VODENEEV, V.; KATICHEVA, L.; SEMINA, M.; SUKHOV, V. Variation Potential-Induced Photosynthetic and Respiratory Changes Increase ATP Content in Pea Leaves. **Journal of Plant Physiology**, v. 202, p. 57–64, set. 2016.

SZECHYŃSKA-HEBDA, M.; LEWANDOWSKA, M.; KARPIŃSKI, S. Electrical Signaling, Photosynthesis and Systemic Acquired Acclimation. **Frontiers in Physiology**, v. 8, 14 set. 2017. Disponível em: <<http://journal.frontiersin.org/article/10.3389/fphys.2017.00684/full>>. Acesso em: 25 abr. 2018.

TAIZ, L.; ZEIGER, E.; MØLLER, I. M.; MURPHY, A. **Fisiologia e Desenvolvimento Vegetal** 7. ed. [s.l.] Artmed, 2017.

TRETYN, A.; KENDRICK, R. E. Acetylcholine in Plants: Presence, Metabolism and Mechanism of Action. **The Botanical Review**, v. 57, n. 1, p. 33–73, jan. 1991.

ŽÁRSKÝ, V. Signal Transduction: GABA Receptor Found in Plants. **Nature Plants**, v. 1, n. 8, ago. 2015. Disponível em: <<http://www.nature.com/articles/nplants2015115>>. Acesso em: 4 maio. 2018.

ZIMMERMANN, M. R.; MITHÖFER, A. Electrical long-distance signaling in plants. In: **Long-Distance Systemic Signaling and Communication in Plants**. [s.l.] Springer, 2013. p. 291–308.