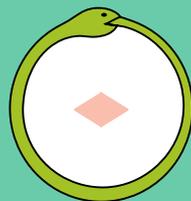
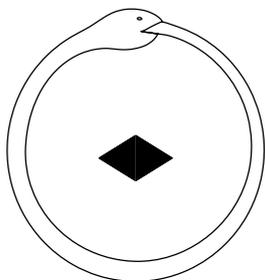


ASPECTOS DA
INTELIGÊNCIA DAS PLANTAS
Anthony Trewavas



cadernos
SELVAGEM



ASPECTOS DA INTELIGÊNCIA DAS PLANTAS

Anthony Trewavas

Tradução do artigo *Aspects of Plant Intelligence*
publicado em Julho de 2003 na revista *Annals of Botany*

INTRODUÇÃO

O termo inteligência está repleto de dificuldades. Em parte, o problema surge por conta da visão humana sobre o uso e o significado da palavra. No entanto, embora, como espécie, sejamos claramente mais inteligentes do que outros animais, é improvável que a inteligência, como propriedade biológica, tenha se originado apenas com o *Homo sapiens*. Portanto, devem haver aspectos de comportamento inteligente em organismos inferiores dos quais nossas capacidades superlativas são apenas a mais recente expressão evolutiva.

Stenhouse (1974) examinou a evolução da inteligência em animais e a descreveu como um “comportamento de adaptabilidade variável durante a vida do indivíduo”. Quanto mais inteligente o organismo, maior o grau de comportamento individual de adaptabilidade variável. Por ter sido usada para descrever a inteligência em organismos diferentes dos humanos, esta definição é útil para investigarmos a questão nas plantas. As plantas exibem um comportamento inteligente? O uso do termo “vegetal” para descrever seres humanos que não pensam ou que tiveram morte cerebral pode nos dar uma ideia sobre a atitude generalizada em relação a isso.

No entanto, em se tratando de animais, comportamento e movimento equivalem-se. Uma vez que as plantas exibem pouca ou nenhuma forma de movimento, nesses termos a inteligência das plantas não existiria. Embora algumas plantas superiores exibam movimentos rápidos (por exemplo, a *Mimosa pudica*), trata-se de exceções e não do que é comum. A *Mimosa* chama a nossa atenção porque opera em uma escala de tempo semelhante à nossa, e é a diferença nas escalas de tempo o que frequentemente faz com que as plantas pareçam imóveis. O uso de dispositivos

de time lapse demonstrou que as plantas realmente operam em escalas de tempo muito mais lentas do que a nossa. Mas quando observadas desse modo, nota-se que o movimento é muito claro.

Além disso, a maioria das plantas multicelulares, incluindo as macroalgas, são sésseis¹, resultado de uma decisão – tomada há vários bilhões de anos – para coletar energia e reduzir o potencial por meio da fotossíntese. Como a luz está disponível gratuitamente, o movimento nunca foi algo particularmente determinante para a sobrevivência das plantas. O movimento observado geralmente se limita a plantas menos complexas, como algas azul-esverdeadas. A rejeição dessa decisão (fotossintética) por parte da primeira célula eucariótica animal fez com que o movimento se tornasse determinante na busca de alimentos e parceiros. Quando os animais passaram a caçar uns aos outros, ocorreu, como consequência inevitável, o desenvolvimento de sistemas sensoriais altamente diferenciados e de células nervosas especializadas em transmitir informações velozmente entre os tecidos sensoriais e os órgãos de movimento. A relação predador-presa agiu como um ciclo de feedback positivo para acelerar o desenvolvimento complexo e a diferenciação de órgãos igualmente complexos na evolução animal (Trewavas, 1986b). Entretanto, o movimento é uma *expressão* da inteligência; não é a própria inteligência. Stenhouse (1974) considerou as primeiras expressões de inteligência em animais como resultado de atrasos na transferência de informações entre o sistema sensorial e os tecidos motores agindo sobre os sinais. Esse atraso permitiu a avaliação da informação e a modificação da informação à luz da experiência anterior, e foi essa avaliação que formou a base da inteligência. A principal diferença entre plantas e animais na definição de Stenhouse (1974) está na palavra “comportamento”. Silvertown e Gordon (1989) definiram o comportamento das plantas como a resposta a sinais internos e externos. Em termos botânicos, trata-se de fenômenos de crescimento familiar e de desenvolvimento, tais como: de-estiolamento, indução de flores, respostas à oscilação do vento, regeneração, brotação/germinação induzida, curvatura trópica, etc. Assim, para uma definição simples de inteligência nas plantas podemos pensar

1. Os organismos são considerados sésseis quando não apresentam a capacidade de se locomoverem, vivendo presos e fixos ao substrato. [N.T.]

em 'crescimento e desenvolvimento de adaptabilidade variável durante a vida do indivíduo'. Para agregar significado a esta definição, o *time lapse* mostra que virtualmente todos os movimentos das plantas são de fato o resultado do crescimento e do desenvolvimento.

Pode-se objetar que os animais também crescem e se desenvolvem, mas existem diferenças qualitativas importantes. A planta sésstil requer um padrão morfológico e de desenvolvimento que permita a exploração de minerais locais, luz e água. Uma vez que o ambiente é uma quantidade variável e muitas vezes imprevisível para qualquer planta individual, o desenvolvimento continua ao longo do ciclo de vida e é necessariamente *plástico* para que a exploração e o crescimento adequados sejam alcançados. Conforme todas as verificações realizadas, a plasticidade é adaptativa (Sultan, 2000), por sua natureza diversa entre indivíduos em ambientes diferentes e, portanto, para ter sucesso, deve envolver um elemento de cálculo (computação). Uma vez que todas as plantas exibem plasticidade adaptativa durante a vida do indivíduo (Bradshaw e Hardwick, 1989), de acordo com a definição acima, todas devem exibir um comportamento inteligente. Em contraste, grande parte do desenvolvimento e diferenciação animal está confinada a um útero ou a um ovo, sendo mínima na forma adulta e, como consequência, frequentemente descrita como unitária. O desenvolvimento da planta é claramente modular, altamente polarizado através do crescimento das extremidades e frequentemente exibe padrões complexos de ramificação para a exploração adequada de recursos, que segue ao longo do ciclo de vida.

É fundamental compreender que todo comportamento inteligente, tanto em animais quanto em plantas, evoluiu para otimizar as condições de adaptabilidade. As plantas devem portanto ter acesso a uma memória interna que especifica o nicho ecológico ideal no qual a aptidão máxima, geralmente considerada como o maior número de sementes viáveis, pode ser alcançada. Quando o nicho está abaixo do ideal, a plasticidade no crescimento e no desenvolvimento intervém para contrabalançar e tentar recuperar, tanto quanto possível, os benefícios do nicho ideal. O nicho quase ideal pode então, de alguma forma, ser comparado com o nicho ótimo para especificar a extensão necessária de plasticidade no crescimento e no desenvolvimento.

Este artigo considera vários aspectos da inteligência das plantas e tenta responder a algumas das críticas inevitáveis que virão com a noção de *planta inteligente*. O maior problema é a mentalidade, comum em cientistas botânicos, que considera as plantas basicamente como seres autômatos. As razões para esta mentalidade serão examinadas mais adiante, e as contraprovas serão fornecidas. Outros aspectos, tais como aprendizado, memória, individualidade e plasticidade nas plantas serão revistos, e o artigo terminará com alguns exemplos interessantes de inteligência em ação que os ecologistas estão começando a descobrir. O artigo é longo – é necessário que seja, quando se tenta justificar uma mudança de atitude. Uma versão muito curta deste artigo foi publicada anteriormente (Trewavas, 2002b), assim como um artigo que o discute, escrito por Phillips (2002).

ALGUMAS CONSEQUÊNCIAS IMPORTANTES DE UMA DEFINIÇÃO DE INTELIGÊNCIA VEGETAL

O comportamento inteligente é considerado uma propriedade de toda a planta ou animal individual. Embora haja discussão entre os ecologistas populacionais sobre se a planta deveria ser considerada como genete ou como ramete individual – por causa do caráter modular e um certo grau de independência de comportamento dos meristemas individuais (White, 1979) – devo considerar que o indivíduo é o genet. Uma consequência de uma estrutura modular repetitiva é que os ramos individuais podem ser considerados como processadores paralelos, contribuindo com diferentes experiências resultantes de diferentes idades para as decisões atuais.

Aprendizagem e memória são as duas propriedades emergentes (holísticas) das redes neurais que envolvem um grande número de células neurais agindo em comunicação umas com as outras. Mas ambas se originam de processos de transdução de sinal em células neurais individuais. De modo notável, o conjunto das moléculas usadas na transdução de sinal é totalmente semelhante quando se compara células nervosas (Kandel, 2001) e células vegetais (Trewavas, 2000; Gilroy e Trewavas, 2001). A maioria das decisões tomadas pelas plantas sobre o crescimento

e o desenvolvimento parece envolver a comunicação entre todas as partes da planta, mas com destaque na decisão dada aos *meristemas* localizados junto ao sinal. No caracol marinho *Aplysia*, e provavelmente em todos os sistemas neurais dos animais, o aprendizado e a memória estão interligados. O aprendizado resulta da formação de novos dendritos, e a memória dura tanto quanto os próprios dendritos recém-formados (Kandel, 2001). A rede neural é fenotipicamente plástica e o comportamento inteligente requer esse potencial plástico. O desenvolvimento da planta também é plástico e não é irreversível; muitas plantas maduras podem ser reduzidas a um botão e uma raiz e regenerar-se em uma nova planta com uma estrutura diferente determinada pelas novas circunstâncias ambientais.

O comportamento adaptável variável em animais é geralmente assegurado pela coordenação de diferentes grupos de músculos. A individualidade no comportamento das células e dos tecidos nas plantas pode sustentar o comportamento de variedades diferentes, mas iguais, em plantas individuais, e será considerada mais tarde.

As plantas trabalham mecanicamente, incapazes de qualquer coisa além de respostas reflexivas?

O arco reflexo animal é invariável sob qualquer condição e a atitude comum vê o comportamento da planta como análogo e igualmente automático, mecânico e invariável. Provavelmente há pelo menos quatro razões para essa percepção equivocada.

1. O USO DE ESTATÍSTICAS PARA SIMPLIFICAR O COMPLEXO COMPORTAMENTO INDIVIDUAL

As estatísticas surgiram como um método para testar se duas populações difeririam significativamente como resultado de seus tratamentos ambientais. No entanto, o resumo geral das respostas fisiológicas por meio de médias ou medianas simplesmente elimina a variação individual da suposição comum, mas incorreta, de que tal variação é apenas um erro experimental (Trewavas, 1998). O comportamento individual (conforme exigido na definição de inteligência) é ignorado e, portanto, o comportamento é simplificado demais. De maneira bastante crítica, a média geralmente não reflete o comportamento de qualquer indivíduo e é sim-

plesmente uma resposta populacional composta, com significado apenas para aqueles que desejam estudar o comportamento de populações inteiras. Mas o comportamento da média é comumente assumido como um reflexo do comportamento de cada indivíduo em toda a população, particularmente ao descrever mecanismos. A média estatística pode enganar seriamente quanto aos mecanismos reais em plantas individuais.

Respostas gravitrópicas ilustram a dificuldade. Ishikawa et al. (1991) aplicou um estímulo gravitacional em raízes jovens em crescimento para, cerca de 5 ou 6 horas depois, produzir, para um livro didático, uma imagem da recuperação do crescimento vertical. No entanto, a trajetória das raízes individuais de volta à vertical estava longe de ser simples, e Ishikawa et al. (1991) reconheceram adequadamente cinco classes aproximadas de resposta. Zieschang e Sievers (1991) descobriram que as trajetórias das raízes individuais do *Phleum pratense* que respondem à gravidade são muito complexas para serem resumidas por meios estatísticos. Hipocótilos ou coleótilos que respondem à gravidade podem, da mesma forma, apresentar enormes variações na trajetória de volta à vertical (Macleod et al., 1987). Foi relatado que luz vermelha, cálcio, toque, umidade, oxigênio, temperatura, etileno e auxina modificam a curvatura gravitrópica, ilustrando a observação comum de que fenômenos fisiológicos são respostas integradas, resultantes de muitas influências ambientais (Trewavas, 1992). Mas as variações na sensibilidade individual das mudas a cada um desses fatores aumentam a variedade de respostas individuais. Rich e Smith (1986) notaram complexidade semelhante no tempo de iniciação no fototropismo, com hipocótilos individuais exigindo de 5 a 40 minutos para iniciar a resposta ao mesmo sinal de luz azul. Eles discutem os problemas que a média incorre ao decidir sobre os mecanismos de transdução para este sinal. A integração de muitas influências ambientais diferentes para produzir uma resposta integrada final é uma característica particular própria do animal inteligente.

2. AMBIENTES CONTROLADOS DURANTE EXPERIMENTOS

Como os efeitos dos inúmeros fatores ambientais no crescimento e desenvolvimento das plantas podem ser complexos, os alunos são

ensinados a examinar essa complexidade mantendo todos os fatores ambientais constantes, exceto um, que é variado de maneira suficientemente forte para obter uma resposta. Novamente, em geral a resposta é resumida de modo estatístico. Essas abordagens experimentais são perfeitamente válidas para fazer perguntas sobre o comportamento da população, mas predispõe a suposições de que as respostas sejam reflexivas porque o sinal é imposto até que uma resposta seja óbvia. Um bom exemplo é a privação de água, em que a água é retida até que uma resposta seja alcançada. No entanto, na natureza, uma multiplicidade de fatores afeta a resposta à privação de água, e a imposição do estímulo ocorre em uma estrutura ambiental em constante mudança, em plantas de diferentes idades, diferentes genótipos e sob circunstâncias muito diferentes. Privar experimentalmente um animal de água ou de nutrientes por vários dias e, em seguida, expô-lo a fontes de qualquer um dos dois, daria origem a uma resposta aparentemente reproduzível (particularmente quando resumida estatisticamente), mas ninguém deveria considerar tais respostas como indicativas de falta de inteligência; longe disso.

3. A CAPACIDADE DE NAVEGAR EM UM LABIRINTO

Uma das marcas registradas de comportamento inteligente em laboratório é a capacidade dos animais de correr através de labirintos com sucesso e receber uma eventual recompensa. Mas a capacidade das plantas de crescer através de um labirinto ambiental não é normalmente considerada como representação de um comportamento inteligente e atrai pouca atenção. Ramos que crescem individualmente por espaços abertos em direção a fontes de luz são um óbvio exemplo (Trewavas, 1986b). Numerosos estudos sobre rizomas sugerem que as plantas superiores são provavelmente capazes de construir uma perspectiva tridimensional de seu espaço local, otimizando seus padrões de crescimento para explorar os recursos, recebendo assim recompensas pelo comportamento bem sucedido. Para qualquer planta selvagem, o ambiente representa um labirinto contínuo que deve ser navegado com sucesso.

Os rizomas diagravitrópicos certamente podem sentir os vetores ambientais verticais, seja por serem enterrados ou por receberem luz

perto da superfície, com o crescimento vertical sendo então ajustado (Bennet-Clark e Ball, 1951; Maun e Lapierre, 1984). Tem sido observado um controle consistente da direção horizontal do rizoma, particularmente em ambientes de solo heterogêneo, que são extremamente comuns (Farley e Fitter, 1999). Áreas de solo rico são exploradas pelo aumento da ramificação ou pelo crescimento; as áreas pobres são diretamente evitadas ou os rizomas se afinam para conservar o uso de recursos e o crescimento é acelerado para acelerar a detecção de novas áreas, mais ricas (Salzmann, 1985; MacDonald e Lieffers, 1993; Aphalo e Ballare, 1995; Evans e Cain, 1995; Kleijn e Van Groenendael, 1999; Wijesinghe e Hutchings, 1999). Evans e Cain (1995) relatam que os rizomas de *Hydrocotyle* desviam-se de manchas de grama e, portanto, da competição.

Raízes são capazes de sentir os gradientes de umidade e assim também constroem uma perspectiva ambiental tridimensional (Takahashi e Scott, 1993). O aumento da ramificação das raízes em áreas de solo ricas em nitrato ou fosfato indica uma capacidade semelhante na percepção ambiental (Drew et al., 1973). Raízes também podem tomar medidas de prevenção quando estão próximas de outras (Aphalo e Ballare, 1995). Esses dados, entre outros, levaram ao conceito de que as plantas forjam ativamente os recursos de forragem de seu ambiente (Hutchings e deKroon, 1994) utilizando mecanismos de avaliação semelhantes aos dos animais.

Tanto as plantas quanto os animais utilizam o comportamento exploratório para aumentar as chances de sobrevivência através da otimização da coleta de recursos alimentares, maximizando assim tanto o potencial de reprodução quanto a passagem egoísta dos genes para a próxima geração.

4. O COMPORTAMENTO INTELIGENTE DOS ANIMAIS REQUER O CONTEXTO AMBIENTAL CORRETO PARA QUE SE EXPRESSE

Uma maneira simples (e às vezes controversa) de detectar o comportamento inteligente em humanos é realizar um teste de QI. Esses dois fatores, contexto ambiental e organismo, são essenciais na detecção e no exame do comportamento inteligente. Assim como o comportamento inteligente evidente não é tão fácil de detectar em animais enjaulados em

zoológicos, ele não será prontamente observado em plantas cultivadas em laboratório; em parte, porque as circunstâncias competitivas e variáveis necessárias para obter respostas inteligentes não estão presentes. A inteligência requer um organismo capaz de computar e circunstâncias ambientais corretas para obter essa computação. Com base nisso, não é tão surpreendente que a maioria das observações que apoiam o conceito de inteligência das plantas venham de ecologistas que estudam o comportamento das plantas em condições que mais se assemelham às das plantas na natureza. As observações de Darwin ou Von Sachs, que sugeriram semelhanças entre o comportamento animal, o sistema nervoso e o comportamento das plantas (as citações podem ser encontradas em Trewavas, 1999) podem representar a falta de crescimento controlado e de instalações de laboratório no século 19 e, portanto, a observação provável de plantas crescendo sob circunstâncias menos controladas e muito mais realistas, provocando um comportamento inteligente.

A BASE DO COMPORTAMENTO INTELIGENTE

A aprendizagem envolve metas e mecanismos de avaliação de erros.

Em seu nível mais simples, a aprendizagem de todo o organismo requer duas coisas: (1) uma meta (ou ponto de ajuste), geralmente determinado com antecedência, e (2) um mecanismo de indicação de erro que quantifica o quão próximo o comportamento recém-alterado se aproxima dessa meta. Para os que preferem um exemplo humano familiar com um objetivo de curto prazo, aprender a andar de bicicleta é um bom modelo. O processo de aprendizagem requer uma troca contínua de informações e *feedback* entre a meta e o comportamento presente, para corrigi-lo e aproximar o comportamento futuro da realização da meta.

As plantas selvagens precisam de aprendizado via tentativa e erro porque as circunstâncias ambientais em que os sinais chegam podem ser muito variáveis. Ou seja, o ponto de partida pode ser indeterminado e o comportamento mecânico seria insuficiente para garantir o progresso bem-sucedido em direção à meta. Considerando que o objetivo de aptidão eventual pode ser sempre o mesmo, as trajetórias de vida tentando alcançar esse objetivo terão que ser aprendidas. As indicações de

aprendizagem por tentativa e erro podem ser deduzidas da presença de oscilações amortecidas ou mesmo robustas no comportamento, à medida que o organismo avalia continuamente e faz outras correções em seu comportamento. A razão pela qual as plantas respondem à gravidade, por exemplo, é principalmente nutricional (dos brotos em relação à luz e das raízes em relação aos minerais e à água), levando a um melhor crescimento e eventual reprodução. Mas raízes e brotos podem se encontrar em qualquer ângulo em relação à posição final desejada e, portanto, devem aprender progressivamente como se aproximar do ângulo ideal especificado internamente, se as condições permitirem. No entanto, o ângulo final do ramo adotado depende da congruência das avaliações ambientais com as informações especificadas internamente, que podem ser acessadas como posição padrão quando as condições são as ideais.

Existem inúmeros exemplos do aprendizado das plantas, e detalho alguns para indicar a questão. Oscilações e excessos de crescimento na aproximação dos brotos ou raízes das mudas à vertical após o deslocamento horizontal foram relatados, por exemplo, por Johnsson e Israelsson (1968); Heathcote e Aston (1970); Shen-Miller (1973); e Ishikawa et al. (1991). Johnsson (1979) lista outras 23 referências anteriores que relatam esse comportamento. Bennet-Clerk e Ball (1951) detalharam o comportamento gravitrópico de muitos rizomas individuais e relatam crescimento excessivo, insuficiente, crescimento inicialmente na direção errada e oscilações sustentadas. Esses autores observam especificamente que a média tende a eliminar a detecção do comportamento individual porque os indivíduos raramente estão em sincronia uns com os outros. Clifford et al. (1982) relataram que a flexão deliberada dos brotos de *Taraxacum* causa crescimento super compensatório na direção oposta após a liberação, novamente indicando uma correção de erro com um objetivo (um ponto de ajuste). Bose (1924) usou o registro contínuo para relatar que o comportamento dos pecíolos, raízes, estiletos e folhinhas de *Mimosa* a estímulos térmicos, mecânicos e de luz frequentemente oscilava em sua aproximação a um novo estado de crescimento.

Quando as folhas são privadas de água, os estômatos reduzem o tamanho da abertura, mas uma tendência ao crescimento excessivo e oscilações no novo estado estacionário foram relatadas (Stalfelt, 1929, citado

em Raschke, 1979). Raschke (1970) detectou oscilações da abertura estomática média determinada por porometria em diferentes regiões das folhas do milho. Johnsson (1976) concluiu que tanto os mecanismos de *feedback* (retorno) quanto os de *feed-forward* (estímulo) estão envolvidos na correção de erros e na otimização da abertura estomática.

Após um estresse hídrico moderado, muitas vezes há um período de crescimento compensatório após a reidratação, indicando um mecanismo de correção de erros (Stocker, 1960). As árvores podem abster-se de produzir a quantidade suficiente de folhas para ajustar os números aos suprimentos de água presentes. Algum mecanismo de tentativa e erro deve determinar quando o suficiente foi descartado (Addicott, 1982). Mecanismos semelhantes devem estar presentes para todos os processos fenotipicamente plásticos. Assim, por exemplo, o espessamento do caule em resposta à oscilação do vento deve ser capaz de acessar a meta de oscilação do vento ideal e uma avaliação de tentativa e erro de quão longe o indivíduo está dessa meta.

A resistência à seca ou ao frio pode ser aumentada pelo tratamento prévio a condições mais suaves de estresse hídrico ou de baixa temperatura (por exemplo, Kramer, 1980; Kacperska e Kuleza, 1987; Griffiths e McIntyre, 1993). Esse comportamento bem conhecido (aclimatação), exigindo mudanças fisiológicas e metabólicas, é análogo ao aprendizado animal.

SEMELHANÇAS NAS RESPOSTAS DE ESCAPE POR PLANTAS E ANIMAIS

Um único estímulo no caracol marinho, *Aplysia*, projetado para produzir respostas de escape (o objetivo neste caso) pode apenas iniciar mudanças de memória de curto prazo com duração de alguns minutos (Kandel, 2001). Os mecanismos intracelulares envolvem os segundos mensageiros Ca^{2+} e nucleotídeos cíclicos e um número limitado de proteínas quinases que fosforilam canais iônicos que servem como memória temporária (Greengard, 2001). A repetição do estímulo ou o aumento de sua intensidade modifica a síntese de proteínas nos neurônios e a formação de novos dendritos (conexões neurais). A transdução desses estímulos de escape envolve MAP quinases, controle da expressão gênica por

elementos de ligação de nucleotídeos cíclicos (CREB) e a via da ubiquitina para descartar proteínas regulatórias da proteína quinase A. Aumentar o tamanho do estímulo novamente aumenta muito a formação de dendritos e resulta em um fortalecimento e maior eficácia dos dendritos já presentes na via de comunicação escolhida por mecanismos de adesão que podem envolver integrinas. Fatores de crescimento adicionais estão agora envolvidos, incluindo EF1 α (Greengard, 2001), uma proteína com funções semelhantes em animais e plantas. Os novos dendritos neste animal representam a memória e, à medida que desaparecem, a memória também desaparece.

O comportamento das plantas para evitar a seca está bem comprovado. Pequenas variações na disponibilidade de água incorrem em reduções igualmente leves, mas temporárias, apenas na taxa de crescimento celular, provavelmente envolvendo mudanças em segundos mensageiros, particularmente Ca²⁺ citosólico, [Ca²⁺]_i, e mudanças de fosforilação em ATPases geradoras de turgor e canais iônicos associados (Begg, 1980; Hanson e Trewavas, 1982; Palmgren, 2001). Sinais de estresse mais intensos iniciam mudanças na síntese de proteínas e parede, espessura da cutícula, condução estomática e reduções morfológicas limitadas da área foliar (Hsaio et al., 1976; Kramer, 1980). Cada um desses processos parece ter um limite de potencial de água discreto no qual é iniciado. Talvez as reduções progressivas na adesão à parede da membrana plasmática sejam as responsáveis, iniciando os mecanismos de transdução e modificando o funcionamento plasmodemático. Os mecanismos de transdução incluem aqueles mencionados acima, MAP quinases e outras proteínas quinases que modificam fatores de transcrição (Hetherington, 2001; Jonak et al., 2002).

Com o estresse hídrico mais severo, a razão raiz : parte aérea aumenta e, em plantas silvestres, pode variar até 20 vezes (Chapin, 1980). Nas folhas em desenvolvimento, a área de superfície interna do mesófilo é reduzida e a densidade estomática modificada, produzindo uma morfologia do tipo xeromórfico (Stocker, 1960). Pilosidade aumentada, floração precoce e sistema vascular modificado são induzidos posteriormente, indicativos da memória do sinal da seca inicial (Stocker, 1960; Kramer, 1980).

Todas as respostas acima, sejam fisiológicas ou morfológicas, devem ser iniciadas e transduzidas por mecanismos que podem avaliar o suprimento atual de água contra um suprimento ideal nocional. A planta aprende por tentativa e erro quando mudanças suficientes ocorrerem para que mais estresse e lesões sejam minimizados e alguma produção de sementes possa ser alcançada. As respostas ao estresse hídrico são modificadas pela interação e integração com outras variáveis ambientais, por exemplo, nutrição mineral, temperatura, umidade, idade, história prévia da planta, doenças e provavelmente com todas as influências ambientais externas; não são, portanto, respostas reflexivas. É claro que as decisões são tomadas por toda a planta.

As semelhanças entre as respostas de escape nos circuitos neurais e o estresse hídrico da planta são: (1) uma resposta gradativa em ambos os casos de acordo com a força do estímulo; (2) mecanismos de transdução semelhantes com as diferentes intensidades dos estímulos; (3) mudanças morfológicas em células nervosas e plantas induzidas apenas por estímulos mais fortes; (4) o resultado do aprendizado neural é coordenar o comportamento de diferentes músculos para permitir uma resposta de escape pelo movimento. O resultado do aprendizado da planta é coordenar o comportamento de desenvolvimento de diferentes tecidos para produzir uma resposta de escape por plasticidade fenotípica. Os músculos são tão limitados em seu comportamento quanto qualquer tecido vegetal; apenas muitos deles podem ser coordenados para gerar grandes variedades de comportamento. (5) A aprendizagem animal estabelece vias adicionais de comunicação. O aprendizado da planta aumenta a vasculatura e a comunicação entre as células por meio dos plasmódios (veja abaixo). (6) Ambos os organismos integram o estado presente do organismo para modificar a resposta a outros sinais. As mudanças morfológicas nas plantas agem como uma memória de longo prazo, porque irão influenciar o comportamento subsequente da planta individual quando outros sinais ambientais forem impostos. Pode-se objetar que a memória animal de longo prazo é reversível na ausência de estimulação posterior, ao passo que as alterações morfológicas não. No entanto, este não é o caso. A curto prazo, os estômatos geralmente se abrem novamente em alguns dias, quando o estresse hídrico ainda é imposto. As folhas

‘xeromórficas’ são muitas vezes as primeiras a serem cortadas após a reidratação e as folhas novas são formadas pela abertura do botão. Há renovação e morte de raízes (Bazzaz, 1996), permitindo alguma recuperação da relação *raiz : ramos*.

AS MUDAS APRENDEM SOBRE SEU AMBIENTE?

O estágio de muda é o mais vulnerável para qualquer planta superior, com flutuações caóticas na superfície do solo em termos de temperatura, umidade, dióxido de carbono, luz, dispersão irregular de nutrientes e os inimigos comuns, mas variáveis, de doenças e predação. Há também um caráter estocástico para a dispersão de sementes, quebra de dormência, grau de individualidade fenotípica (Bradford e Trewavas, 1994) e, portanto, indicações de que o comportamento de cada semente será diferente do de outras, em certos aspectos do comportamento (Bazzaz, 1996). O ambiente integrado pode ser visto como uma superfície topológica que muda continuamente de forma, sendo diretamente mapeada na rede de transdução de sinal em células e tecidos sensíveis em uma imagem espelhada, deduzindo respostas para navegar no labirinto ambiental (Trewavas, 2000). Cada muda precisa experimentar uma superfície ambiental espacial e temporal única. Bazzaz (1996, p. 168) ilustra superfícies topológicas construídas a partir da interação de duas variáveis ambientais em diferentes genótipos.

É reconhecido que os mecanismos de transdução de sinal podem ser representados como uma rede. A questão talvez seja que as vias de fluxo das informações entre o sinal e a resposta podem não ser invariáveis entre diferentes indivíduos (McAdams e Arkin, 1999; Csete e Doyle, 2002; Elowitz et al., 2002; Guet et al., 2002; Levsky et al., 2002). O que se sugere é que, assim que uma determinada muda recebe um sinal, uma resposta fraca é construída usando os elementos constituintes de transdução de sinal que estão à mão, com a informação do sinal encontrando vários canais, através dos quais pode fluir. Sinalizações adicionais reforçam este canal de informação pela síntese dos constituintes de transdução de sinais particulares, assim como o aumento do número de dendritos melhora as taxas de fluxo de informação durante o aprendizado da

rede neural. Desse modo a rede de transdução de sinal aprende (Trewavas, 2001). Mudanças que não aprendem adequadamente morrem rapidamente. Já se sabe que os processos dependentes e independentes de Ca^{2+} podem ser invocados separadamente para induzir processos fisiológicos idênticos (Allan et al., 1994), e que a síntese de muitos constituintes relacionados com a transdução do sinal de cálcio são sintetizados após a sinalização (Trewavas, 1999, 2001).

COMUNICAÇÃO PARA CONSTRUIR REDES INTELIGENTES

A inteligência requer uma rede de elementos capazes de um fluxo de informações de adaptabilidade variável para sustentar o comportamento inteligente. Nos animais, as células nervosas são adaptadas especificamente pela estrutura para permitir cálculos e ajustes fenotípicos rápidos. Mas, de modo crítico, uma rede requer comunicação entre os elementos.

COMUNICAÇÃO EM SISTEMAS NEURAIS

Muitos dos primeiros trabalhos do século passado baseavam-se na noção de que a comunicação através das sinapses nervosas e por todo o cérebro era puramente elétrica. Os potenciais de ação saltavam através da divisão sináptica propagando outros potenciais de ação a jusante. Uma visão contrastante sugeria que a comunicação entre as células nervosas era realizada apenas por produtos químicos, embora estes, por sua vez, gerassem potenciais de ação no axônio longo. Os neurotransmissores seriam liberados pela fusão de vesículas secretoras com a membrana plasmática. Receptores de neurotransmissores específicos através da sinapse induziriam um novo potencial de ação ao modificar a função do canal de íons operado por ligante. A teoria do mensageiro químico está correta: 99% de toda a comunicação no cérebro é química (Greengard, 2001). Os potenciais de ação são usados principalmente para acelerar a comunicação pelos axônios das longas células nervosas.

Dois tipos de transmissão química são reconhecidos. A transmissão rápida, concluída em milissegundos, usa o neurotransmissor

glutamato e os receptores de glutamato; a inibição rápida usa ácido g-aminobutírico (GABA). A transmissão lenta pode levar muitos minutos e é enormemente mais complexa, envolvendo pelo menos 100 substâncias químicas diferentes, classificadas em quatro classes: aminas biogênicas, peptídeos, aminoácidos e óxido nítrico (Greengard, 2001). Surpreendentemente, descobriu-se recentemente que o glutamato influencia o $[Ca^{2+}]_i$ citosólico em células vegetais e o óxido nítrico é um segundo mensageiro reconhecido em células vegetais (Dennison e Spalding, 2000).

COMUNICAÇÃO ENTRE OS TECIDOS VEGETAIS E NO INTERIOR DESTES

Já foi demonstrado por muitos experimentos que as várias partes das plantas se comunicam umas com as outras. Vários tratamentos cirúrgicos (como a remoção da raiz ou rebento ou folhas, imitando predação ou outro dano), estresse de recursos (falta de luz ou água ou minerais) ou exposição de uma parte de uma planta a níveis de recursos variados, dão origem a mudanças específicas em crescimento e desenvolvimento em outras partes da planta, indicando a comunicação do estímulo. Esses fenômenos têm sido chamados de correlações. Nestes casos acima, o desenvolvimento é geralmente ajustado para tentar recuperar um equilíbrio entre a raiz e o rebento ou para garantir um melhor equilíbrio dos recursos básicos. [Observe, novamente, a presença de um objetivo (ponto de ajuste) e um mecanismo de correção de erros (aprendizado).] A floração, a tuberização, a quebra de botões, o crescimento e a ramificação aprimorados da raiz podem ocorrer após a exposição seletiva das folhas a determinados períodos de luz. Os sinais são então transmitidos da folha para outros tecidos (Trewavas, 1986b).

A escassez de recursos específicos leva ao crescimento acelerado do tecido (seja como alongamento, aumento do peso ou ramificação) que normalmente coleta o recurso. Em contraste, a abundância de todos os recursos leva a uma maior ramificação ou, se o recurso for localizado, muitas vezes a uma ramificação local. Quando sombreadas, as espécies intolerantes à sombra apresentam alongamento substancial do caule primário (às custas do crescimento lateral do caule), aumento da área

foliar e redução desproporcional no crescimento de raízes finas (Bloom et al., 1985). A escassez de água leva a um maior crescimento das raízes e à proliferação particular quando há abundância de recursos. Lake et al. (2001) observaram que altos níveis de CO² reduzem as frequências estomáticas, mas os sinais de CO² são detectados por folhas maduras e as informações transmitidas para folhas em desenvolvimento que não podem responder ao alto CO². Recentemente, foi demonstrado que a comunicação do ataque de pulgões entre plantas envolve outros voláteis (Pettersen et al., 1999).

Usando um micro feixe de luz vermelha, Nick et al. (1993) forneceram evidências convincentes para a comunicação célula a célula entre células do cotilédone com inibição de longo alcance da expressão gênica em células do cotilédone não irradiadas a alguma distância do fragmento irradiado. Além disso, as regiões celulares que responderam foram, por sua vez, especificamente determinadas pela região irradiada, sugerindo comunicação seletiva apenas entre certas células no cotilédone.

Sabe-se agora que a informação que está sendo comunicada entre tecidos e células é extraordinariamente complexa. A comunicação envolve ácidos nucleicos, oligonucleotídeos, proteínas e peptídeos, minerais, sinais oxidativos, gases, sinais hidráulicos e outros sinais mecânicos, sinais elétricos, lipídios, fragmentos de parede (oligossacarídeos), reguladores de crescimento, alguns aminoácidos, produtos secundários de vários tipos, minerais e açúcares simples (Bose, 1924; Gilroy e Trewavas 1990, 2001; Jorgensen et al., 1998; Sheen et al., 1999; Mott e Buckley, 2000; Sessions et al., 2000; Kim et al., 2001; Nakajima et al., 2001; Brownlee, 2002; Haywood et al., 2002; Takayama e Sakagami, 2002; Voinnet, 2002; referências sobre reguladores de crescimento em Quatrano et al., 2002). As transcrições podem até mesmo se mover entre uniões de enxerto (Kim et al., 2001). Pelo nível atual de progresso, parece que a comunicação da planta provavelmente será tão complexa quanto a de um cérebro. A demonstração do movimento das macromoléculas entre as células é de considerável importância porque permite que quantidades substanciais de informações sejam incorporadas ao sinal, se necessário; assim, informações complexas podem ser codificadas no sinal.

As conexões plasmáticas permitem o movimento de proteínas e ácidos nucléicos, bem como de moléculas menores entre as células vegetais (Zambryski e Crawford, 2000). O movimento de fatores de transcrição e ácidos nucléicos tem o potencial de ativar ou reprimir genes em células remotas da fonte por ativação da metilação do DNA ou por tradução do mRNA; oligonucleotídeos com sequências específicas podem silenciar genes. Para criar uma rede celular complexa, capaz de computação, também são necessários locais celulares específicos para receptores específicos remotos da fonte do sinal. Como alternativa, a variação substantiva na sensibilidade ao mesmo sinal entre células individuais pode atingir o mesmo fim.

Além disso, assim como as conexões sinápticas (dendritos) podem ser aumentadas para amplificar vias particulares de comunicação durante a aprendizagem, as células individuais podem modular a extensão do transporte plasmodesmatoso. As alterações fisiológicas do transporte plasmodesmatoso resultam de estresse anaeróbico e osmótico, ou mudanças na $[Ca^{2+}]_i$ ou fosfatos de inositol (Ding et al., 1999). Espero que essa lista aumente. Mesmo pequenas mudanças nas condições de cultivo foram observadas para modificar a transmissão do sinal (Zambryski e Crawford, 2000). Mudanças quantitativas e qualitativas no número de plasmodesmatas ocorrem durante o desenvolvimento, e os plasmódios secundários podem ser formados na ausência de divisão celular e podem até mesmo se ramificar como na síntese de novos dendritos.

As conexões plasmáticas parecem estar limitadas às células adjacentes. Não está claro se a força plasmodemática, análoga à força sináptica, poderia ser aumentada, mas, curiosamente, uma das proteínas que se ligam às proteínas plasmáticas é a pectina metilesterase (Jackson, 2000). Tais observações podem implicar que as conexões entre os plasmodesmos e a parede podem ser alteradas e que as restrições mecânicas alteram a função plasmodemática levando a um fluxo modificado de informação. Nesse caso, as interações com a parede poderiam controlar a capacidade dos plasmodesmos de agir como uma válvula de infor-

mação, mudando as taxas de fluxo de acordo com tensões mecânicas impostas pelo ambiente ou resultantes de tensões mecânicas induzidas pelo crescimento.

COMUNICAÇÃO NO INTERIOR DAS CÉLULAS

A comunicação dentro das células é igualmente complexa, e complexos de transdução estáveis e transitórios são conhecidos por serem usados para interpretar novas informações (Gilroy e Trewavas, 2001). O Ca^{2+} citosólico, $[\text{Ca}^{2+}]_i$, em particular, parece atuar como um segundo mensageiro celular com papéis ubíquos na transdução de sinal e comunicação intracelular. O $[\text{Ca}^{2+}]_i$ tem mobilidade citoplasmática muito limitada, e a entrada aprimorada através dos canais, após a sinalização, ativa as proteínas de ligação ao Ca^{2+} dentro do micro domínio no qual os canais estão agrupados (Trewavas, 2002a). Distribuições intracelulares localizadas e propriedades de controle específicas de canais e ATPases que bombeiam Ca^{2+} de volta para os compartimentos ou paredes subcelulares resultam em ondas e oscilações de Ca^{2+} (Mahlo et al., 1998; Schroeder et al., 2001), uma fonte rica de informações e comunicação específica. Ondas de Ca^{2+} em movimento rápido foram observadas em vários tipos de células e, portanto, podem atuar para coordenar partes da célula receptora em direção a um objetivo comportamental (Sanders et al., 2002). A onda se move na superfície das membranas celulares, mais provavelmente no retículo endoplasmático (RE) e na superfície da membrana plasmática interna. A onda em si é um movimento de liberação de Ca^{2+} induzida por Ca^{2+} e não uma transmissão física de íons Ca^{2+} . Similaridades topológicas entre ondas de Ca^{2+} e circuitos neurais simples que permitem que aspectos de computação sejam compreendidos já foram desenhadas (Trewavas, 1999).

Muitos sinais ambientais diferentes (por exemplo, toque, vento, frio, doença, gravidade, etc.) modificam $[\text{Ca}^{2+}]_i$ e são responsáveis por gerar plasticidade fenotípica. Como um único íon pode mediar essa variedade de respostas? A realidade é que $[\text{Ca}^{2+}]_i$ é apenas um de um grande número de sinais que operam na transdução de sinais, mas que atua como um ponto nodal em uma rede robusta de transdução. A complexidade na

sinalização de $[Ca^{2+}]_i$ é aumentada por contribuições de várias organelas, como o núcleo, ER ou cloroplasto (Van der Luit et al., 1999). Acredita-se que o núcleo tenha seu próprio sistema de mobilização de Ca^{2+} , e as mitocôndrias e cloroplastos têm controle interno de Ca^{2+} . O ER e o vacúolo modificam os sinais citoplasmáticos (Sanders et al., 2002). Diferentes sinais de fechamento em células-guarda extraem respostas de Ca^{2+} de diferentes compartimentos (Gilroy e Trewavas, 2001). A amplitude e a cinética da oscilação ondulatória de Ca^{2+} e de diferentes regiões do transiente também podem iniciar sequências de transdução discretas. Mudanças na $[Ca^{2+}]_i$ podem ser extremamente rápidas (dentro da faixa de 100 ms) e podem iniciar mudanças seletivas na expressão gênica. Mudanças na $[Ca^{2+}]_i$ também são essenciais para a comunicação e aprendizagem dentro das células nervosas (Greengard, 2001).

MEMÓRIA DAS PLANTAS E RECUPERAÇÃO DE INFORMAÇÕES

Nos sistemas nervosos, novas conexões (dendritos) entre as células nervosas podem formar a base da memória (Kandel, 2001) e a perda do dendrito coincide com a perda de memória. O que é necessário para a memória é a capacidade de acessar experiências passadas de modo que novas respostas incorporem informações relevantes do passado. Muitas formas diferentes de memória vegetal podem ser consideradas, todas as quais modificam a transdução de sinal, desde a química e a enzimologia atuais das membranas (Gilroy e Trewavas, 2001) ou características da parede (Trewavas, 1999), até a expressão prévia de genes específicos. É claro também que a história da estimulação modifica a transdução subsequente (Ingolis e Murray, 2002) e, nas plantas, a interpretação através do $[Ca^{2+}]_i$ é igualmente modificada pela sinalização anterior, garantindo que outra forma de memória esteja presente (Trewavas, 1999). Todas essas formas de memória podem ser reconhecidas pela capacidade de interagir e modificar as vias de transdução para novos sinais. O único requisito é que a memória possa simplesmente ser acessada e possa influenciar a resposta ao sinal atual. Uma forma mais complexa de memória requer armazenamento das informações de sinalizações anteriores,

com a capacidade de recuperar as informações em um momento muito posterior. Ambas as formas ocorrem nas plantas.

MEMÓRIA DO ESTADO DE DESENVOLVIMENTO

É óbvio que o estado presente de desenvolvimento atua como memória para qualquer planta individual porque o mesmo sinal pode ter efeitos diferentes determinados pelo momento em que a planta, tecido ou célula o recebe. Os efeitos dos sinais de luz azul ou vermelha são bons exemplos, tendo efeitos diferentes dependendo do estágio de desenvolvimento. Assim, a luz vermelha pode afetar o movimento da folha, o alongamento do caule ou a germinação. Além disso, as plantas fotoperiódicas podem ser expostas a um ou dois fotoperíodos indutivos e, em seguida, retornadas a um esquema claro/escuro não indutivo, onde continuarão a florescer. É óbvio que alguma memória de longa duração terá sido instituída. As plantas que são vernalizadas² por 3 semanas de baixa temperatura, ou sementes dormentes embebidas apropriadas com 3 ou 4 semanas de baixa temperatura, retêm a memória daquele tratamento e florescem ou germinam quando o esquema indutivo não é mais imposto. Lloyd (1980) sugeriu que a floração consiste de uma série de pontos de reavaliação em que ajustes no número final de flores podem ser feitos de acordo com a disponibilidade nutricional, em uma forma de aprendizado e memória. Se a embebição³ da semente ocorre em condições que são adversas à germinação, então um estado mais prolongado de dormência - dormência secundária - pode ser estabelecido, durando muitos anos (Trewavas, 1986a). Algumas sementes dormentes embebidas podem apresentar ondas anuais nas taxas de germinação, frequentemente na forma de oscilações amortecidas em número, germinando ao longo de anos sucessivos. Muitos aspectos da dormência são análogos à

2. A vernalização é uma técnica agrícola que expõe as sementes ou plantas a temperaturas baixas, o que acelera a produção de flores ou frutos. [N.T.]

3. A fase de embebição consiste na captação de água que provoca o umedecimento inicial dos tecidos mais próximos à superfície. A quantidade de água absorvida deve ser suficiente não só para iniciar a germinação, como também para garantir que o processo ocorra até o fim. [N.T.]

memória nervosa; existem versões de curto e longo prazo, a dormência pode ser reforçada ou substituída e uma variedade de aspectos ambientais interagem para modificar a germinação e a dormência. Mesmo a base molecular da dormência de longo prazo pode ser semelhante à memória animal (Trewavas, 1986a). Os zigotos apolares de *Fucus* podem ser polarizados por um flash de 1s de luz azul direcional intensa e assim por diante. Os exemplos não faltam.

Em toda a planta existem muitos exemplos onde os sinais anteriores modificam a resposta aos sinais subsequentes rápidos, indicando assim a memória do sinal anterior. Dostal (1967) descreve muitos exemplos produzidos por ele mesmo. Por exemplo, a exposição de mudas de linho destioladas à luz branca ou vermelha geralmente não tem influência no crescimento do botão cotiledonar. Mas se o caule principal acima dos cotilédones das mudas de linho for removido, os dois botões cotiledonares crescem. Quando Dostal removeu um cotilédone e o caule principal das mudas de linho e colocou a muda truncada em luz branca, apenas o botão axilar subtendido pelo cotilédone remanescente cresceu. Mas quando colocado em luz vermelha, o botão oposto cresceu. Ambos os botões recuperam informações sobre a presença ou ausência do ápice e terão recebido sinais para crescer. Mas a recuperação dessa informação pode ser substituída posteriormente por qualquer botão por outros sinais posteriores decorrentes da exposição à luz, o comprimento de onda da luz e a presença ou ausência do cotilédone.

Na *Scrophularia nodosa*, a recuperação de informações por botões dormentes é evidentemente modificada pelo estado de desenvolvimento (Dostal, 1967). Esta planta possui caules em forma de quadrado, ramificações dicotômicas e, portanto, arranjos vasculares conhecidos. As estacas foram feitas de pedaços de caule contendo duas folhas opostas e, portanto, duas gemas axilares. Se mantidos úmidos, ambos os botões axilares quebram a dormência e crescem; raízes adventícias se formam nos quatro lados da base do caule cortado. No entanto, se as folhas estivessem maduras, a remoção de uma das folhas inibia o crescimento do botão axilar subtendido enquanto permitia que o outro botão crescesse. As raízes adventícias então se formaram apenas na lateral da folha amputada. Se a folha deixada para trás não estivesse totalmente madura,

a inibição do crescimento do botão axilar ainda permanecia evidente, mas as raízes se desenvolveram no lado oposto abaixo da folha restante. Quando a folha deixada para trás era muito jovem em termos de desenvolvimento, tanto o botão axilar quanto as raízes cresceram apenas no lado da folha. Há, portanto, uma interação complexa entre a idade das folhas, a remoção de folhas, o crescimento de botões e a formação de raízes que modificam o sinal de excisão original, mas a memória desse sinal permanece na atividade dos botões.

RECUPERAÇÃO DE INFORMAÇÕES APÓS UM ATRASO

Abordagens experimentais semelhantes realizadas em *Bidens pilosa* mostraram que o sinal inicial pode ser separado de seus efeitos por muitos dias. A remoção do ápice de crescimento de mudas jovens novamente resulta no crescimento de botões cotiledonares (Desbiez et al., 1991). A punção de um cotilédone de plantas não decapitadas não teve efeito sobre os botões cotiledonares que permaneceram quiescentes. Mas quando um cotilédone foi picado com uma agulha, ambos os cotilédones removidos em 5 minutos e a muda decapitada vários dias depois, o botão oposto ao cotilédone picado começou a crescer muito mais rápido do que o outro. Um estado assimétrico foi alcançado, mas geralmente em apenas cerca de metade das mudas. A resposta é claramente um exemplo de individualidade. A memória de informações sobre o dano original da agulha exigia que a muda estivesse no estado adequado. Vários tratamentos ambientais, como temperaturas frias ou quentes, podem anular a recuperação de informações que especificam a assimetria. Pensou-se que uma onda de despolarização era o sinal transmitido ao botão a partir do sinal de punção no cotilédone. Os tratamentos ambientais predominantes são todos conhecidos por modificar a $[Ca^{2+}]_i$.

O Ca^{2+} controla a memória acessível dos sinais ambientais envolvidos na indução dos meristemas epidérmicos do linho (Verdus et al., 1997). Esses meristemas de hipocótilo podem ser induzidos por sinais de seca ou vento, que também são conhecidos por aumentar o $[Ca^{2+}]_i$ transitoriamente. Mas a indução exigiu um esgotamento do Ca^{2+} da muda por cerca de 1 dia antes que os efeitos da seca e do vento pudessem

ser detectados. Usando este sistema, a memória dos sinais anteriores de seca e vento pode ser armazenada e acessada por pelo menos 8 dias ininterruptos, antes que a expressão fosse finalmente extraída por um esgotamento de Ca^{2+} . O mecanismo é desconhecido, mas mudanças na expressão gênica ou na atividade da proteína quinase resultantes da seca e dos sinais de vento podem ser responsáveis.

Outros exemplos de memória de curto prazo envolvendo $[\text{Ca}^{2+}]_i$ surgiram. A exposição de folhas de cereais estioladas à luz vermelha resulta no desenrolar das folhas. No entanto, seções da folha não se desenrolam em luz vermelha se o Ca^{2+} for removido do meio (Viner et al., 1988). Mas se as seções das folhas forem expostas primeiro à luz vermelha, o Ca^{2+} pode ser adicionado de volta ao meio para induzir a abertura em até 4 horas depois. Algum estado de excitação das células é induzido pela luz vermelha e é mantido por pelo menos 4 horas. A administração de um choque hiperosmótico normalmente induz um transiente $[\text{Ca}^{2+}]_i$ de curta duração (Takahashi et al., 1997). Mas se o choque for administrado na ausência de Ca^{2+} extracelular, a oscilação não aparecerá até que o Ca^{2+} extracelular retorne ao meio. A separação do choque e do retorno do Ca^{2+} extracelular pode durar até 20 minutos.

ACESSO A INFORMAÇÕES INTERNAS; O NICHOS É UMA MEMÓRIA ACESSÍVEL?

Talvez não seja por acaso que a aptidão máxima (*'fitness'*) é o objetivo geral de qualquer animal individual, e o comportamento inteligente contribui para esse objetivo (Wright, 1932; Dawkins, 1976). Wright (1932) usou a metáfora de uma paisagem adaptativa para produzir uma representação visual de aptidão na qual os indivíduos representam colinas ou montanhas com a aptidão máxima sendo a mais alta.

A meta do ciclo de vida operacional a que todas as plantas individuais aspiram também é a adequação máxima ou ideal. No entanto, a boa forma está indissoluvelmente ligada ao ambiente local em que o indivíduo se encontra e cresce. A aptidão máxima pode ser alcançada quando a planta cresce em seu nicho ecológico ideal (fundamental). O nicho é difícil de caracterizar (Bazzaz, 1996, e veja abaixo) e, com a competição

por recursos em plantas silvestres, limita-se ao nicho realizado. Mas as medições mostram que o nicho é individual para o genótipo, não para a espécie. Com base nisso, é provável que cada planta individual possua uma memória de nicho única, com a qual tentará igualar o crescimento e o desenvolvimento. O importante é que a informação, que descreve o nicho fundamental, está presente no organismo e pode ser acessada, representando uma espécie de memória de longo prazo (ciclo de vida). Não compreendemos como as informações sobre o nicho fundamental podem ser herdadas, quando raramente são realizadas (Hunt e Lloyd, 1987).

O trabalho teórico e experimental sugere que as espécies devem ter diferentes requisitos de recursos para que possam coexistir em uma comunidade; elas devem ocupar nichos diferentes com apenas um mínimo de sobreposição. Além disso, o reconhecimento deve estar presente, ou seja, a informação codificada no indivíduo, que indica quando as condições do nicho são atendidas e quando não. Uma vez que todas as plantas requerem minerais, água e luz, a diferenciação de nicho é considerada mais difícil de definir em plantas do que em animais, onde o conceito surgiu pela primeira vez (Bazzaz, 1996). Porém, se o conceito for útil, deve poder informar sobre o assunto deste ensaio.

A plasticidade fenotípica (e fisiológica) representa parte ou todos os mecanismos de correção de erros que os indivíduos vegetais usam na tentativa de atingir a aptidão ideal no nicho realizado. Mecanismos fenotipicamente plásticos não são respostas reflexas (veja abaixo), mas dependem de uma capacidade de avaliar não apenas quais tecidos devem ser alterados (com a avaliação influenciando o desenvolvimento do tecido precoce), mas também da capacidade de interromper a plasticidade quando uma mudança suficiente em direção ao objetivo ideal tiver sido feita. No entanto, ter que recorrer à plasticidade fenotípica implica que a aptidão ideal pode não ser alcançada. Plantas individuais que expressam plasticidade se aproximam mais do objetivo de aptidão do que indivíduos que não o fazem. Mas o mecanismo de correção de erros deve envolver mecanismos complexos de *feedback* negativo com versões de tentativa e erro; ou seja, aprendendo.

Inerentemente, todas as descrições de nicho devem basicamente dizer respeito à interação da planta com o seu ambiente, ou seja, a posição

do indivíduo no espaço e no tempo (Wright, 1932). Além disso, o nicho pode ser diferente para plantas cultivadas em laboratório em comparação com aquelas presentes na natureza. Sabe-se da existência de grupos uniformes de algumas plantas, como trigo selvagem, *Phragmites* e *Spartina*, que podem até ser geneticamente idênticos. Mas a maioria das plantas existe em comunidades complexas, o que implica em discriminação pelas plantas individuais entre os numerosos fatores do meio ambiente. Sabe-se que as populações selvagens contêm enorme diversidade genética (Burdon, 1980) e pensa-se que isso reflete, em grande parte, a diversidade ambiental que deve ser correspondentemente complexa (Antonovics, 1971).

Muitas plantas mostram respostas fisiológicas e morfológicas diferentes (não equitativas) ao longo dos gradientes de qualquer um dos recursos primários, e parece improvável que muitos ou, na verdade, qualquer um desses eixos de recursos atuem independentemente uns dos outros (Tilman, 1982; Bazzaz, 1996). Alguns recursos, como N ou K, podem agir sinergicamente, mas outros podem ser incongruentes; um aumento da luz solar pode instituir estresse de umidade, por exemplo. Se existem cerca de 15 fatores ambientais agindo em graus diferentes e afetando a percepção uns dos outros, então a combinação dos ambientes possíveis em que qualquer indivíduo pode se encontrar e aos quais deve responder é enorme. Portanto, é evidente a necessidade de aprender, ao invés de um comportamento mecânico. Além disso, as respostas de longo e curto prazo às variáveis ambientais serão diferentes.

A resposta de um indivíduo ao longo de um gradiente de recursos é fortemente influenciada por seus vizinhos. Embora as interações negativas por meio da competição pelos recursos básicos de espaço, luz, minerais e água, e as interações por meio de alelopatia, estejam bem estabelecidas (por exemplo, Turkington e Harper, 1979; Turkington, 1983; Zangerl e Bazzaz, 1984), as interações cooperativas e positivas são claramente evidentes através da disseminação micorrízica, de relações simbióticas com bactérias, da liberação de nitrogênio para outras plantas, da remediação de ambientes estressantes locais (Salzman e Parker, 1985) ou de semioquímicos alertando outras plantas de um ataque predatório (Peterson et al., 1999).

O tempo pode ser um fator crítico adicional na definição de nicho. O crescimento contínuo gera novos ambientes tanto para a raiz quanto para o caule, e as respostas de ambos os tecidos ao ambiente mudam ontogeneticamente. Na vegetação rasteira, manchas acima do solo podem ser impostas pelo arranjo espacial de arbustos anões e aglomerados persistentes de ervas perenes e modificadas por microtopografia e pastagem. Hartgerink e Bazzaz (1984) observaram que a impressão de uma pegada no solo, ou uma pedra colocada nas proximidades, poderia acelerar as taxas de germinação, mas reduziria substancialmente a biomassa final e o número de sementes em quase três vezes, reduzindo a aptidão. Esses resultados sugerem uma definição extremamente precisa do ambiente pela planta individual. Os recursos do solo podem ser distribuídos de forma fragmentada ou podem ser contínuos (Farley e Fitter, 1999).

Os genótipos individuais de *Polygonum* expressaram normas únicas de reação em caracteres fisiológicos, alocaçionais e morfológicos (incluindo a aptidão) quando os ambientes de nutrientes e luz foram modificados [Zangerl e Bazzaz, 1984; Bazzaz, 1996; Sultan, 1996, 2000; Sultan et al., 1998]. Assim, em cada configuração do ambiente, a planta individual pode acessar informações que poderá usar para construir uma resposta e para garantir que a aptidão máxima geral seja alcançada. A implicação é que a diferença entre o nicho/fenótipo ideal e o ambiente atual e o fenótipo atual podem ser medidos. Uma resposta de contrapeso é então construída, direcionando o indivíduo para uma nova trajetória de desenvolvimento. Mais uma vez, uma meta é especificada, embora essa meta possa ser herdada e um mecanismo de correção de erros esteja em vigor para tentar atingir a meta. O monitoramento constante do novo fenótipo conforme ele se desenvolve e o controle contínuo são exercidos para garantir que a nova fase de desenvolvimento seja ideal e consistente com os objetivos evolutivos de longo prazo. As informações sobre o genótipo individual podem ser acessadas como memória permanente e a interpretação decorre da interação com a complexa rede que sustenta os processos de transdução de sinal. Até que entendamos melhor as propriedades das redes de transdução de sinal, não estaremos em posição de entender como as plantas atingem seus objetivos de aptidão.

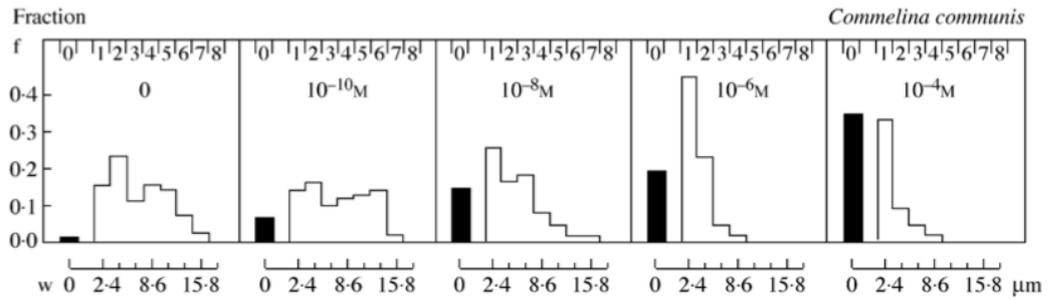


FIG. 1. Distribuição de frequência das aberturas estomáticas em faixas iluminadas da epiderme inferior das folhas de *Commelina communis*, flutuando em KCl 80 mM, mais as concentrações indicadas de (T)-ABA. f, Fração de estômatos em uma classe de abertura particular; w, abertura estomática. A escala superior representa os números das classes de abertura e as colunas sombreadas representam a fração de estômatos fechados. Reproduzido com permissão de Raschke (1988).

AUMENTO DA VARIEDADE DE RESPOSTA

CONTROLE DE CIRCUITO E INDIVIDUALIDADE

A análise genética do tempo de floração nas *Arabidopsis* provavelmente fornecerá um paradigma para o circuito de controle genético que sustenta outros processos em relação ao tempo, tais como a abertura do botão e dormência da semente no desenvolvimento das plantas. Embora detalhes moleculares precisos ainda estejam sendo descobertos, já se tem indicação de algumas linhas gerais do circuito de controle (Simpson e Dean, 2002). Circuitos de controle robustos envolvem tanto regulações de *feedback* (retorno) como *feed-forward* (estímulo), e sinais evidentes de tentativa de propagar o sistema adiante ou retardá-lo estão presentes no circuito temporal de floração. Acredita-se que a integração de diferentes sinais é obtida pela interação proteína-proteína a partir de diferentes sinais de entrada nos promotores de genes integradores. A redundância no circuito é também evidente, como um mecanismo à prova de falhas. A plasticidade no tempo de floração resulta de variações quantitativas em caminhos que se entrecruzam. Investigações mais avançadas podem revelar até que ponto esses controles consistem de grupos modulares de proteínas que podem ser mudadas em blocos como se apresentavam e quais se entrecruzam, fornecendo uma margem de segurança ao

processo. (Hartwell et al., 1999). Uma organização hierárquica de modularidade já foi detalhada em redes metabólicas (Ravasz et al., 2002). No entanto, esses elementos básicos no circuito de controle são possivelmente os mesmos que controlam a plasticidade.

Mesmo tendo a Genética como um instrumento poderoso, nós não estamos lidando com bactérias nas quais a mutação afeta somente a célula em que ela é expressa. Em vez disso, uma planta é um organismo complexo, multicelular e com múltiplos tecidos, no qual o desenvolvimento é contínuo e a comunicação é crucial. O tempo de floração, um aspecto de plasticidade e comportamento, é uma resposta composta envolvendo todas as partes do organismo, incluindo seu ciclo de vida. As mutações, o meio comum de identificar genes relevantes que modificam quaisquer caracteres, estão frequentemente presentes por todo o ciclo de vida. As consequências relevantes de algumas mutações podem, então, somente indiretamente afetar processos posteriores como o tempo de floração. O comportamento inteligente é uma grandeza holística que reflete, por sua vez, no organismo como um todo, mas parte do circuito de controle indicado acima para floração, deveria estar presente na planta como um todo.

Os problemas de obtenção de nutrientes e predação para organismos sésseis parecem ser as maiores pressões evolutivas, as quais geraram especialização mínima de tecido, estruturas de galhos e desenvolvimento modular. Toda planta mais complexa é formada a partir de repetições das mesmas estruturas modulares básicas, folha mais botão e meristemas abaixo da terra, repetidos muitas vezes, mas o número de vezes pode variar enormemente. Como a planta pode ser regenerada de um único meristema, a redundância no desenvolvimento de tecido fica óbvia. Além disso, os reguladores de crescimento, frequentemente, se entrecruzam em relação aos seus efeitos. Essa plasticidade organizacional é o que temos dificuldade de entender. Mas as plantas podem ser consideradas mais como uma confederação democrática em sua estrutura de controle do que uma autocracia como ocorrem nos animais, controlados por um sistema nervoso abrangente. Com um mosaico temporal e espacial de recursos em volta das plantas, deve haver algum grau de liberdade para que os tecidos locais e ainda crescendo possam explorar

as ricas fontes. Nosso entendimento da inteligência das plantas deve, portanto, acomodar essas propriedades e responder algumas perguntas básicas: Quantas variedades de comportamentos podem ser construídas com um número limitado de tecidos? A independência parcial no comportamento de tecidos individuais em crescimento muda a visão holística da inteligência das plantas?

O termo individualidade é usado para descrever situações em que células, tecidos ou plantas morfo e anatomicamente idênticas apresentam respostas não-similares para sinais (Trewavas, 1998; Gilroy and Trewavas, 2001). O exemplo do gravitropismo/geotropismo do rizoma citado acima (Bennet-Clark e Ball, 1951) detalha variações individuais. Como se, para contrabalançar a falta de tecidos diferentes numa planta normal, o contínuo desenvolvimento embrio-genético pelos meristemas resulta em tecidos e células com enorme variedade de comportamento individual. Um reservatório de diferentes comportamentos celulares se torna disponível para possibilitar a construção de uma variedade de comportamentos do tecido e da planta para explorar o mosaico de recursos. Individualidade do tipo, comumente observável em plantas, pode ser única. Um mecanismo de individualidade foi proposto, a partir de variação estocástica na distribuição entre células-filhas com um número pequeno de importantes proteínas no controle do desenvolvimento de células e tecidos. (Gilroy e Trewavas, 2001; Federoff e Fontana, 2002).

O reconhecimento da individualidade pode ser facilmente visto a partir das curvas dose-resposta⁴. Se as respostas são tudo-ou-nada [i.e.: germinação (a semente germina ou não), formação de raiz, abscisão, floração, dormência, senescência etc.], então a curva dose-resposta simplesmente reflete a variação populacional sensível ao estímulo induzido (Trewavas, 1991; Bradford and Trewavas, 1994). Esses dados de dose-resposta podem variar de três a cinco ordens de mudança de magnitude em decorrência do estímulo indutor, assim indicando o grau de variação individual (Trewavas, 1981). Nissen (1985, 1988a, b) compilou informações sobre este tópico usando reguladores de crescimento e estímulos de controle.

4. A curva dose-resposta é a representação gráfica da expressão matemática da relação entre a dose de um princípio farmacologicamente ativo e o seu efeito [N.T.]

Como o comportamento das células-guarda individuais pode ser facilmente examinado, eu as usei como exemplo. A Figura 1, publicada em Raschke (1988), quantifica a resposta das aberturas estomáticas/estomas na *Commelina* em relação ao aumento da concentração de ácido abscísico (ABA). A concentração apresenta-se por seis faixas de magnitude, mesmo assim, algumas células-guarda não se fecharam completamente. Ainda, a cada concentração, um número maior de estômatos se fecham, sugerindo que a variação da dose-resposta individual pode ser mais estreita do que a da população como um todo. A resposta de uma população é, assim, composta de sensibilidade diferencial entre as células de defesa em relação ao ABA. Além disso, ao quantificar a fluorescência de clorofila (Raschke 1988), foi constatada uma variação temporal na taxa, na qual células de defesa individuais se fecharam em folhas intactas. Após o tratamento com ABA, foram observadas irregularidades nos fechamentos. Mais informações estão resumidas em Mott e Buckley (1988, 2000).

Muitos sinais regulando o fechamento das células-guarda foram relatados (Willmer e Fricker, 1996). Se há variação equivalente de células individuais para cada um desses sinais, como descrito para o ABA, então existe uma grande chance para tecer muitos tipos de relações sobre o comportamento da água foliar sob uma variedade de condições ambientais. Cada novo comportamento é construído por juntar coletivos singulares de células de defesa em ambos espaço e tempo. Tal comportamento pode ser considerado como adaptativamente variável e assim coincidindo com a definição de inteligência em relação à busca de dióxido de carbono.

Mott e Buckley (2000) indicam que coletivos de células-guarda (reconhecidas com 'manchas' durante o fechamento) podem se comportar de forma coerente, caótica, oscilar em total abertura e variar de tamanho e características como previsto acima. Fundamentalmente, o comportamento por 'manchas' se sustenta pela evidência de comunicação em áreas específicas da folha e entre células individuais epidérmicas e de defesa. Essa comunicação pode resultar de interações hidráulicas, porém mais

investigação é necessária para distinguir mecanismos de antecipação, tais como comunicação química e elétrica. A detecção de oscilações na taxa de transpiração pode ser resultado dessa dinâmica (Johnson, 1976).

Em toda a folha, as células-guarda mais sensíveis poderiam potencializar a resposta de outros locais com células-guarda com menos sensibilidade em relação aos sinais de fechamento por modificações de: 1) umidade interna; 2) sequestro de ácido abscísico; 3) dióxido de carbono; 4) pH da parede celular 5) parede de potássio e níveis de cálcio; e 6) o comportamento osmótico de células-guarda subsidiárias e outras (Willmer e Fricker, 1996; Mott e Buckley, 2000) - todos fatores conhecidos na modificação de aberturas. As células mais sensíveis possivelmente agem como elementos cruciais na propagação de informações referentes às aberturas em todas as regiões locais da folha; agindo como transmissoras num tecido estimulável. Células de defesa sensíveis poderiam então ser consideradas como análogas às células motoras (centros organizadores como descrito por Winfree, 1987), gerando pontos focais que organizam a formação de regiões de estômatos ao influenciarem o comportamento de outras células de defesa. A taxa de formação de manchas e sua longevidade dependeriam então da densidade local de células de defesa mais sensíveis (motoras). Deveríamos procurar comportamento inteligente na rede composta pelas células mais sensíveis?

A sustentação desta hipótese vem das observações de Rascher et al. (2001). Eles mostraram que as variações no metabolismo ácido das crassuláceas (CAM), em folhas, são resultado de osciladores inicialmente independentes que até cooperam mutuamente para produzir a resposta do ciclo circadiano de CAM da folha, de forma análoga à comunicação das células de defesa. Os osciladores são característicos na iniciação e controle de células motoras (Winfree, 1987), e oscilações na atividade são comuns em redes neuronais.

OUTROS EXEMPLOS DE INDIVIDUALIDADE

Outros exemplos de individualidade das células foram relatados na produção de amilase dependente de giberelina por protoplastos de

aleurona e em células pericíclicas⁵ sensíveis à auxina (Gilroy e Trewavas, 2001), Observações mais detalhadas de individualidade foram feitas em células cotiledonares, em síntese de antocianina sensíveis à luz vermelha, e estruturas citoesqueléticas sensíveis à luz azul (Nick et al., 1992, 1993). Exemplos de tecidos podem ser achados em frutas em amadurecimento e em abscisão. (Trewavas, 1998).

Se o comportamento das células-guarda individuais é o paradigma para outras células de outros tecidos, então o seguinte pode ser sugerido. A individualidade na produção de amilase das células de aleurona possibilita uma possível otimização na produção de amilase dentro de uma variedade de estados ambientais experimentados por brotos de cereais. Uma rede computacional pode se formar vagarosa ou rapidamente, mas os açúcares, os aminoácidos e as células adiposas serão algumas das informações transmitidas entre células de aleuronas individuais (Trewavas, 1988). As células de periciclo mais sensíveis a auxina ou outros fatores agirão como focos para a formação de ramos de raízes. As diferentes sensibilidades das células individuais de periciclo agem a fim de fornecer uma ampla gama de produção de raízes laterais em diferentes ambientes de raízes. Usando um micro feixe de luz vermelha Nick et al. (1993) observaram a grande heterogeneidade na formação de antocianinas induzida pela luz vermelha entre células cotiledonares individuais, como descrito antes. Eles relataram formações de regiões do pigmento e indicaram haver uma variação substancial na sensibilidade de cada célula individualmente. Além disso, nem todas as células que sintetizaram o mRNA de chalcona-sintase em resposta à luz vermelha, sintetizaram antocianinas, e foi observada a supressão de longas cadeias de um grupo para outro. A comunicação está acontecendo de forma clara, mas o mecanismo de comunicação ainda não foi confirmado. No entanto, a formação de antocianina pode ser otimizada para se adaptar às demandas do ambiente e melhorar a sua resiliência.

Os benefícios da individualidade podem ser encontrados numa maior variedade de respostas dadas às plantas individualmente. Williams (1956) forneceu uma forma interessante de avaliar a variação em populações (Caixa 1).

5. O periciclo é uma estrutura que se encontra na raiz das plantas vasculares. É um conjunto de células que corresponde a camada mais externa do cilindro vascular, estando localizado externamente ao floema, porém abaixo da endoderme. [N.T.]

CAIXA 1

MEDIDAS DE INDIVIDUALIDADE

Williams (1956) abordou a individualidade bioquímica de uma forma interessante. Ele examinou se seria possível prescrever uma dose única de uma droga uniforme para toda a população humana e concluiu que não. William assumiu que qualquer traço individual poderia ser considerado normal se este ficasse numa probabilidade de 95% (probabilidade = 0,95) de distribuição em volta da linha média. A probabilidade de um indivíduo ser normal para dois traços é de 0,95². Para 100 traços, a probabilidade de normalidade de qualquer indivíduo para todos os traços é de 0,005, e para 1000 traços diferentes é quase imperceptível. Logo, somos todos desviantes em certas características.

Há, no mínimo, 15 sinais distintos (água, cinco ou seis minerais primários, luz, gravidade, estrutura do solo, competição ao redor, herbivoria, doenças, alelopatia, vento, gases; Trewavas, 2000) para as quais plantas individuais são sensíveis, muitos traços observáveis que podem ser distinguidos, e deve haver tanto quanto o número de genes distinguíveis. Sendo assim, é provável que todo indivíduo-planta, pelo menos em ambiente selvagem, seja único em um ou mais traços.

Williams (1956) também descreve individualidade anatômica e bioquímica em seres humanos reprodutivos normais, e listas de variações que ele pode achar na literatura para seres humanos aparentemente saudáveis e em fase de reprodução. As variações descritas são enormes, dada a necessidade de produzir um organismo tão complexo. Seria útil, se é que é possível, se um catálogo equivalente de variação fosse compilado para as plantas. No entanto, o cará-

ter modular para o crescimento, desenvolvimento e plasticidade das plantas pode dificultar a tarefa.

Mas as observações bioquímicas que medem as variações dos constituintes vitais poderiam se aplicar igualmente às plantas, embora eu nunca as tenha visto compiladas. Sem dúvida, o perfil metabólico indicará isso com mais detalhes. O *Manual de Dados Biológicos* contém algumas informações sobre plantas, mostrando variação de pesos secos, proteínas, metabólitos secundários, íons e outros metabólitos. Elsasser (1988) considerou os dados compilados por Williams (1958) como representando a principal dificuldade na visão instrucionista da vida que considera o genoma como meramente uma fita de computador (cheia de informações) e a célula como um computador seguindo instruções que deveriam então resultar sempre em réplicas exatas (clones) do genoma. Assim, os organismos sobrevivem perfeitamente bem apesar das enormes variações dos constituintes, e a noção de serem simplesmente máquinas complexas (que requerem precisão e reprodutibilidade na estrutura e composição) é insustentável.

A RESPOSTA INTELLECTUAL. A PLASTICIDADE FENOTÍPICA COMO (MECANISMO) DE ANTECIPAÇÃO

AS CARACTERÍSTICAS DA PLASTICIDADE FENOTÍPICA

A plasticidade é o grau em que um organismo pode ser modificado em resposta a estímulos ambientais e é, como indicado anteriormente, um exemplo claro de inteligência das plantas. A plasticidade pode ser expressada em ambas fisiologia e morfologia. A plasticidade das células de defesa ou, mais exatamente, a plasticidade na transpiração é claramente uma plasticidade fisiológica. Outros exemplos fisiológicos podem ser

achados na assimilação de carbono (taxas de fotossíntese) e segmentação de matéria sólida (Bloom et al., 1985; Korner, 1991; Bell e Sultan, 1999). Karban e Baldwin (1997) indicam que os mecanismos herbívoros e de defesa contra pragas podem gerar um enorme número de indivíduos fisiologicamente distinguíveis decorrentes do modelo de alvo móvel. Este modelo sugere que ataques de pestes resultam em respostas de resistência aleatórias efetivas em tecidos idênticos como as folhas. Na realidade, dados fornecidos por esses autores indicam que em uma única árvore, observou-se que cada folha estava num estágio diferente de resistência a pestes.

As plasticidades morfológica e fenotípica têm sido estudadas há muitos anos e amplamente por geneticistas populacionais, por conta da relevância nos estudos evolutivos (ver Caixa 2). A plasticidade fenotípica gerada por variações ambientais é comumente expressa no regime de crescimento e tamanho, morfologia e anatomia das estruturas vegetativas e reprodutivas, em acumulação de biomassa relativa e absoluta, taxa de crescimento, cleistogamia funcional, expressão variável do sexo e padrões de desenvolvimento dos filhotes (Bradshaw, 1965; Diggle, 1994; Bazzaz, 1996; Pigliucci, 1997; Schlichting and Pigliucci, 1998; Ackerley et al., 2000; Sultan, 2000). Variações são também comuns na frequência estomática, pilosidade das folhas, mesófilo paliçádico versus esponjoso, modificações nos tecidos vasculares, na espessura cuticular e no esclerênquima. Mesmo o número de pétalas de uma flor pode mudar após a remoção das folhas (Tooke e Battey, 2000). O tabaco '*Maryland Mammoth*'⁶ (Taiz e Zeiger, 1998) e a habilidade de jardineiros conseguirem produzir vegetais gigantes indica o quanto a variação é possível se as condições de crescimento certas forem atingidas. Por exemplo, a abóbora recorde de 481 kg (Guinness book of Records, 1998). A possibilidade de se cultivar frutas e verduras gigantes sem seleção de genótipos específicos aparentemente, já é indicativo de como fenômenos epigenéticos podem contribuir com o fenótipo final. É geralmente aceito que o genótipo determine se o fenótipo ou caráter individual pode apresentar plasticidade; ao passo que, a expressão e a extensão de tal plasticidade é regulada pelo ambiente.

6. O tabaco *Maryland Mammoth* (*Nicotiana tabacum L.*) se distingue por ter exigências de dias curtos; ou seja, floresce normalmente em resposta a dias naturalmente curtos nas latitudes do norte. [N.T.]

CAIXA 2

PLASTICIDADE FENOTÍPICA E EVOLUÇÃO

A plasticidade fenotípica tem sido investigada há muito tempo por aqueles interessados em estudos evolutivos.

Na virada do séc. XX, certamente, alguns botânicos contra-argumentaram as visões Darwinistas por conta da plasticidade fenotípica. Henslow (1895) apoiou as visões Lamarckistas para explicar tais dados, mas a assimilação genética é uma hipótese muito mais provável. Isso é, o caráter original é o resultado de uma adaptação temporária, e a seleção natural aumenta o número de indivíduos mais aptos a otimizar características anteriores antes que mutações simples assegurem um caráter fixo finalmente.

Sugestões de que a assimilação genética é um mecanismo preponderante na evolução aparece de tempos em tempos. Baldwin (1896) chamou este fenômeno de seleção orgânica e pode ter sido o primeiro a sugerir tal possibilidade. Waddington (1957) sustentou a hipótese de assimilação genética usando vários exemplos, sendo o mais proeminente, as tão conhecidas calosidades de um avestruz, as quais aparecem nas partes em que ele encosta o chão quando se deita. Pode-se considerar que essas seriam meras características adaptativas, mas tais traços são claramente visíveis no embrião dentro do ovo, sustentado os mecanismos de assimilação genética.

A origem molecular da assimilação genética deve ocorrer em processos de transdução de sinais. No entanto, a assimilação genética possibilita o processo evolucionário avançar mais rápida e eficientemente, evitando o entediante processo de 'tentativa e erro' que envolve a visão alternativa; a produção aleatória de tais caracteres se completa em todos os aspectos. Discussões adicionais da plasticidade fenotípica podem ser encontradas em Bradshaw (1965); Bradshaw e Hardwick (1989); Bazzaz (1996), Schlichting e Pigliucci (1998); Sultan (2000), e em referências aí contidas.

O momento mais oportuno de muitos processos de desenvolvimento está sujeito à modificação plástica. (Bradford e Trewavas, 1994). Mesmo as influências ambientais nas plantas-mãe podem ser detectadas nos seus brotos, certamente em uma ou mais gerações e, em certos casos, ainda mais além (Durrant, 1962). A plasticidade fenotípica, na maior parte das vezes, não é tudo-ou-nada, mas geralmente varia quantitativamente, um fenômeno descrito como a norma de reação (Schlichting e Pigliucci, 1998). A plasticidade é adaptativa; isso ficou claro recentemente (Ackerley et al., 2000), e assim a plasticidade fenotípica preenche o requisito para comportamento inteligente. A plasticidade fenotípica é uma testemunha visível para a capacidade complexa de processamento de informações com as quais as plantas podem lidar para escrutinar finamente o ambiente local e agir sobre ele. No entanto, a plasticidade pode ser limitada a certas características no desenvolvimento das plantas, mantendo outras características estáveis. Quando crescidas sob baixa ou alta fertilidade, plantas de *Polypogon* exibiram uma variação na escala de 100 espiguetas por panículo⁷, enquanto o tamanho da gluma⁸ e da semente variou somente em 10% (Bradshaw, 1965). Nos conhecidos experimentos de Clausen et al. (1940) (veja diagramas em Schlichting e Pigliucci, 1998), a plasticidade foi observada no tamanho das partes vegetativas, números de brotos, folhas e flores, alongação dos caules e pilosidade. Mas o formato pinado da folha, a serrilha da borda da folha, o formato da florescência e as características florais se mantiveram estáveis dentro dos limites, pelo menos sob as condições investigadas.

A presença da plasticidade morfológica para traços específicos é dependente do genótipo (p.ex. Sultan e Bazzaz, 1993a, b, c) e, portanto, individual nas características, como requer a definição de inteligências das plantas. Mas muitas características da história de vida, tais como mortalidade, taxa de crescimento e fecundidade - importantes componentes para a adaptabilidade - são mais dependentes do ambiente do que do genótipo (Antonovics e Primack, 1982). Assim, a percepção do genótipo está mudando a partir de um esquema básico (*blueprint*) que descreve

7. Uma espiguetas, em botânica, descreve o arranjo típico das flores de gramíneas, juncos e alguns outros monocotiledôneas. Cada espiguetas possui uma ou mais florzinhas [N.T.]

8. São os tecidos maternos da planta no panículo. [N.T.]

um resultado fixo único para um repertório de contingentes ambientais e processos inteligentes. O fenótipo é, em última instância, construído a partir de sistemas de desenvolvimento sinérgicos, nos quais os genes e seus produtos interagem de forma complexa com redes de transdução de sinais, por sua vez diretamente responsivas a fatores ambientais numerosos e que mudam constantemente. (Trewavas e Mahlo, 1997).

Plasticidade fenotípica possibilita indivíduos e genótipos assumirem obviamente diferentes fenótipos durante o ciclo de vida (Schlichting, 1986; Sultan, 2000). Além disso, dada as variedades de parâmetros ambientais e diferentes ordens e combinações nas quais elas ocorrem na natureza, o potencial número de fenótipos distinguíveis deve ser uma enormidade. A variação fenotípica pode mesmo causar problemas substanciais na classificação taxonômica. Assim como o comportamento animal é restringido por capacidades genéticas, então restrições genéticas fundamentais estarão presentes nas mudanças fenotípicas. Mas como as plantas apresentam uma refinada discriminação em relação às condições locais, talvez um número enorme de fenótipos distinguíveis corresponde às variações comportamentais disponíveis para qualquer animal.

Mas a plasticidade indica previsão. Para as plantas que experimentam, por exemplo, alternados períodos de estresse pelos fatores água ou sombra, as adaptações morfológicas nas folhas melhoram em adaptabilidade, mas não sem um custo, o qual não é experimentado pelos indivíduos que receberam água ou luz. É neste momento que a capacidade para inteligência é fundamental. Como qualquer outro animal que avalia a totalidade de seu ambiente sensorial e responde, uma planta fará a mesma avaliação de todas as condições e ajustará tanto o seu crescimento quanto desenvolvimento a partir de tal avaliação. Além disso, ao se defrontar com limitações de variação ambiental, a plasticidade possibilita o indivíduo a chegar a uma espécie de solução inédita. Aqueles indivíduos que têm as melhores soluções sobreviverão melhor e continuarão a se reproduzir. Maiores aperfeiçoamentos por seleção podem ser esperados se o novo ambiente permanecer. Mudanças repetitivas e reproduzíveis no ambiente facilmente levam, por sua vez, para comportamentos geneticamente proibidos pela seleção natural se a restrição do novo ambiente for permanente.

A plasticidade fenotípica é muito mais prontamente óbvia em plantas que animais. O desenvolvimento continua por todo o ciclo de vida da planta e, assim, está amplamente sujeito às influências do ambiente. Teoricamente, se fosse possível ler, todo corpo vegetal contém sua história ambiental.

UM MECANISMO DARWINIANO PARA A PLASTICIDADE FENOTÍPICA

Nos cérebros dos mamíferos, a plasticidade fenotípica sustenta o processo de aprendizagem e memória. Exceto nos estágios iniciais de desenvolvimento, os números de células neurais não aumentam, e mudanças nas funções acontecem, como descritas anteriormente, por mudanças ou no número de conexões de dendritos ou na adesão sináptica que forma as redes neurais adaptativas tão essenciais para o comportamento inteligente. É a habilidade de criar novas redes de processamento de informações que tanto pode direcionar o fluxo de informações para diferentes canais ou se referir a memórias guardadas anteriores que são cruciais. Uma vez que novos dendritos se formam ou se deterioram, a célula neural se torna efetivamente uma célula com diferentes funções. No desenvolvimento inicial, as novas células com novos dendritos – e portanto as novas conexões surgindo da mitose – obviamente contribuem, apesar de a memória ser provavelmente mais facilmente retida nas células não divisíveis.

Mas como os diferentes tecidos surgem a partir do mesmo meristema, ou são os meristemas apicais idênticos por todo o seu ciclo de vida? É sabido que mudanças progressivas em folhas sucessivas ocorrem em certas plantas sob condições de crescimento constante (Steeves e Sussex, 1972), e a dormência do broto pode variar de acordo com a idade e a posição do broto (Gregory e Veale, 1957). O enraizamento dos galhos de algumas árvores (i.e. *Taxus*) resultam em plantas com a manutenção do mesmo ângulo plágiogravitrópico⁹ de crescimento do broto. Em outras, como a *Hevea* (Seringueira), cortes somente formam raízes fortuitas e a

9. Crescimento em ângulo diferente de 0° e 180. [N.T.]

raiz principal não é regenerada. Mas explicar como a plasticidade fenotípica surge do que frequentemente acredita-se ser um meristema idêntico, pode ser emprestada de uma ideia de Edelman (1993). Ele compilou evidências que indicaram que a conexão no cérebro era muito frequentemente muito variável, embora o comportamento pudesse ser parecido, sugerindo que uma ligação ponto-a-ponto não ocorria. Mas mapas e territórios neurais são únicos para cada indivíduo, por exemplo. Ele sugeriu que a experiência selecionou certos grupos de neurônios aleatoriamente, cujas conexões originais construíram uma resposta fraca.

Essas redes foram então reforçadas com uma adesão sináptica aumentada por sinais adicionais. O fluxo dos canais de informação foram aprofundados, melhorando a qualidade da resposta. Portanto, a rede neural final construída dependeu inicialmente de um tipo de 'Darwinismo Neural'. A sugestão aqui é que o verdadeiro meristema produz células que são anatomicamente indistinguíveis mas que diferem nas capacidades molecular e fisiológica. Durante o desenvolvimento, à medida que células deixam o meristema verdadeiro, as condições ambientais vão resultar na replicação preponderante de certas células com padrões fisiológicos particulares (sobre outros) os quais, por sua vez, dão surgimento à plasticidade fenotípica; um tipo de clonagem (Steeves and Sussex, 1972). Talvez, células na região de transição entre divisão e expansão são onde a seleção ocorre nas raízes (Barlow e Baluska, 2000). No meristema apical, folhas maiores podem se originar à medida que as condições ambientais selecionam células capazes de expandir-se mais ou atingirem um tamanho final maior. Talvez essas células seriam diferentes em sensibilidade à auxina ou quinina.

Como é evidente, nas plantas, somente tecidos de desenvolvimento jovens podem expressar plasticidade morfológica. Exemplos de respostas de tecidos bem jovens para ABA e tratamento a frio levando a diferentes morfologias e tecidos (turiões de Spirodela) são achados em Smart e Trewavas (1983). Também, dados morfológicos oferecidos por Milthorpe (1965) indicam que as folhas jovens de pepino de uma certa idade respondem a tratamento a frio.

INDÍCIOS DE ESCOLHA INTELIGENTE, INTENÇÃO E COMPORTAMENTO

O comportamento inteligente é desenhado para maximizar aptidão física, mas somente em circunstâncias que desafiem a sobrevivência do organismo e testem sua capacidade para intenção (dentro de um objetivo evolutivo determinado) e escolha. Investigadores ecológicos estão começando a construir circunstâncias em que intenção e escolha são testadas.

Forrageamento por fontes de alimento é uma atividade essencial tanto para plantas como para animais. Conseqüentemente, a maioria dos aspectos do comportamento inteligente são exemplificados pela busca de nutrientes. No comportamento reprodutivo, pouco se deixa ao acaso ou para a plasticidade. Por um motivo muito similar, muito da taxonomia das plantas se fia na estrutura da flor, na qual a plasticidade é minimizada. Para as plantas terrestres, as fontes de nutrientes aparecem como um mosaico espacial e temporal complexo. (Hutchings e deKroon, 1994), em parte refletindo a distribuição desigual dos materiais do solo e a concorrência dos vizinhos (Turkington e Harper, 1979; Salzman e Parker, 1985). A competição é certamente uma circunstância ambiental raramente fornecida em experiências de laboratório. No mosaico de fontes de nutrientes, o comportamento inteligente é essencial se for para otimizar a coleta de nutrientes em face da competição. Forrageamento é um termo usado atualmente muito mais frequentemente na literatura de ecologia das plantas e é uma descrição apropriada da maneira que as plantas se comportam quando em busca de nutrientes de crescimento.

Cuscutas¹⁰ são plantas parasitas que perderam praticamente toda sua capacidade fotossintética (Kujit 1969). Respondendo a um estímulo tátil inicial, os brotos que estão crescendo levam vários dias para se enrolar em volta dos hospedeiros apropriados. Primórdios haustoriais e haustórios então se diferenciam e as fontes de nutrientes iniciam transferência da planta hospedeira em aproximadamente 4 dias. (Kelly, 1990).

10. Planta desprovida de clorofila, nociva, pois é parasita do trevo, da luzerna, dos cereais, que ela envolve nas suas hastes volúveis providas de sugadouros. [N.T.]

Nas cuscutas, é possível, assim, dissociar a escolha ativa dos subsequentes efeitos passivos das fontes adquiridas no crescimento e que podem dificultar outras situações. Ao fazer explantes de caules de cuscuta tocarem a planta hospedeira, Kelly (1992) observou que 60% dos indivíduos rejeitaram hospedeiros apropriados por muitas horas. A rejeição foi reduzida para 25% quando a planta hospedeira foi tratada com nitrato. A produção de sementes foi assim influenciada pela recompensa antecipada. Ao usar uma gama de plantas hospedeiras com diferentes valores de recompensa, medir os diferentes comprimentos das espirais e a biomassa subsequentemente acumulada depois de 28 dias, mostrou-se que o comprimento da espiralação estava linearmente relacionado com a subsequente recompensa/unidade de energia investida. Esses dados se encaixam em um modelo simples de valor marginal de uso de fonte de nutrientes, aplicável também a animais de pasto. Eles também indicam plasticidade no comprimento dos espirais. Assim como os animais se alimentam de forma inteligente, as plantas também. A produção de sementes também está correlacionada com o tamanho da parasita, indicando que a seleção da planta hospedeira foi uma escolha adaptativa e a aptidão da parasita melhorada. Foi sugerido que a rápida transferência de informação química através do contato tátil inicial determinou a seleção da hospedeira e o comprimento final das espirais.

A distribuição desigual de luz na qual as plantas selvagens estão expostas é um fator crucial de controle da aptidão subsequente. A luz tem um papel crítico para a aquisição de fontes de carbono e energia para outros processos celulares. Mas muitas plantas (muitas vezes chamadas plantas solares para distinguir das plantas de sombra) não reagem passivamente em relação ao mosaico de luz na copa, simplesmente acumulando matéria seca quando a luz está forte o bastante. A qualidade e a quantidade de luz é ativamente percebida (através de tons de vermelho: vermelho longo) e a posição de possíveis vizinhos competidores mapeada (Gilroy e Trewavas, 2001). Para evitar a ação, elas aceleram o crescimento dos caules, os quais se tornam mais finos (Ballare et al., 1990; Aphalo e Ballare, 1995), ou o crescimento dos galhos é acelerado para a luz de maior intensidade (Trewavas, 1986b). Assim, a(s) estrutura(s) de aquisição de nutrientes, o caule mais as folhas, é projetada em velocidade

de para a região rica em nutriente longe da competição. O crescimento da raiz é também alterado, indicando comunicação da percepção da luz para outras partes do organismo (Aphalo e Ballare, 1995). As folhas novas são então especialmente posicionadas livres de interrupção de luz por competição. (Ackerley e Bazzaz, 1995).

A *palmeira esplêndida*¹¹ (Allen, 1977) é formada a partir de um caule crescido com o apoio de raízes escora. Quando vizinhos competidores se aproximam, ela toma uma ação de escape se movendo inteiramente de volta à plena luz do sol. Esse ‘andar’ evidente é conseguido pelo crescimento de outras raízes-escora na direção do movimento, enquanto as raízes de trás morrem. Que isso seja intencional, é muito claro. Outro igualmente dramático exemplo de mecanismo para buscar a luz se encontra em trepadeira tropicais, particularmente a *Syngonium*. Ao atingir o topo de uma árvore, a ponta que cresce desce, progressivamente mudando a sua morfologia e estrutura da folha, e então assumindo um formato filiforme com as folhas de escama somente no solo. Usando *skototropismo*¹², o caule filiforme explora, localiza e reconhece um novo tronco (de árvore) e reverte o padrão de crescimento. Quando ela sobe, os entrenós se tornam progressivamente mais grossos e as folhas refazem o seu tamanho pleno. (Strong e Ray, 1975; Ray, 1987, 1992). Este comportamento é análogo aos animais que escalam árvores em busca de alimento, inteligentemente descendo quando a comida se exaure ou a competição é acirrada, e vão escalar uma outra árvore.

Experimentos com ervas clonais rizomatosas mostraram que quando providas de escolha deliberada, o novo crescimento de rizomas e brotos associados é altamente seletivo e direcionado com alta probabilidade em microhabitats favoráveis. Os novos territórios que são explorados podem consistir em liberdade de outros competidores (Evans e Cain, 1995; Kleijn e Van Groenendael, 1999), temperaturas mais quentes e fora da sombra (MacDonald e Lieffers, 1993), ou salinidade mais amena (Salzman, 1985; Salzman e Parker, 1985). Quando as fontes de nutrientes se tornam abundantes, os botões dormentes são induzidos

11. É uma espécie de planta florífera da família *Arecaceae*. É a única espécie do gênero *Verschaffeltia*. [N.T.]

12. Movimento em direção ao escuro [N.T.]

para o crescimento de brotos em vez de rizomas (Hutchings e de Kroon, 1994). Os rizomas que penetram nos ambientes mais pobres são geralmente mais finos, seus entrenós são mais longos e eles crescem mais rapidamente onde possível. A dispersão de quaisquer novos rebentos da planta-mãe é assim grandemente aumentada, e o novo território é ativamente inspecionado para regiões ricas em nutrientes. Fontes limitadas de nutrientes para o crescimento são, então, eficientemente usadas para cobrir o máximo de solo com o mínimo de investimento. Ao direcionar a maioria dos rizomas para explorar as fontes ricas, enquanto permite outros a buscar novas fontes, sugere que estratégias otimizadas estão em jogo para maximizar o retorno e o aumento da aptidão. Quando as fontes são escassas, as substâncias de crescimento são investidas no órgão através do qual as fontes escassas são sequestradas: se os minerais ou a água forem escassos, aparecem raízes de crescimento melhoradas; se a luz é escassa, o crescimento do caule é melhorado em detrimento do crescimento da raiz.

Mas o crescimento das ervas clonais responde diretamente à distribuição irregular de fontes de nutrientes no solo. Quando crescidas em solo nos quais as fontes são distribuídas por regiões em vez de uniformemente, a acumulação de biomassa geral pode ser até sete vezes superior (Wijesinghe e Hutchings, 1997, 1999).

As plantas de *Glechoma* não só poderiam discriminar o tamanho ideal da mancha de nutrientes, mas também poderiam discriminar a força de gradientes por todo o limite da região nutricional, mostrando uma escala maior de qualidade de crescimento quando o gradiente era o mais alto. Como o parâmetro de tamanho da mancha e a força do gradiente levam para um melhor crescimento, ainda não se sabe. É difícil evitar de chegar à conclusão da intenção e escolha inteligente e da habilidade de selecionar habitats propícios nos quais poderá depositar e crescer órgãos de exploração de nutrientes. Talvez as observações mais surpreendentes venham de Evans e Cain (1995). Eles testaram se a erva clonal *Hydrocotyle*, que cresce nas dunas de areia, poderia preferencialmente localizar boas manchas ou evitar manchas ruins em um ambiente heterogêneo. Eles relataram que os rizomas se desviaram das manchas de grama e, portanto, uma competição óbvia. A escolha intencional de habitat é clara.

Raízes individuais podem rastrear umidade e gradientes minerais no solo (ver o resumo de referências em Takahashi e Scott, 1993), assim como os brotos rebentos podem localizar fontes de luz (Trewavas, 1986b). As raízes podem mudar os padrões de ramificação (arquitetura) radicalmente quando as regiões ricas em nutrientes são encontradas (de estruturas em zigue-zague/ espinha de peixe até padrões altamente ramificados; Fitter, 1986) e as mudanças alcançam taxas tais que nenhuma fonte de nutriente específica irá limitar o crescimento, alcançando um equilíbrio relativo. E, para evitar competição prejudicial, as raízes (assim como os brotos) agem deliberadamente a fim de evitar o contato quando raízes de outras espécies se aproximam. (Mahall and Calloway, 1991).

CONCLUSÃO

Uma grande dificuldade ao estudar o comportamento de qualquer planta é que as escalas de tempo diferem muito das dos animais. Enquanto os seres humanos operam em segundos, as plantas geralmente operam em semanas ou meses. Mesmo que os bambus possam crescer um centímetro por hora, sem algum tipo de aparelho de registro, seria extremamente difícil para qualquer humano observar o fenômeno. O comportamento das plantas na natureza, geralmente, não é registrado e, conseqüentemente, muitos comportamentos incomuns podem ser perdidos. A fotografia em *time lapse*, pelo menos, é um começo, mas quantos fisiologistas de plantas estudam e fazem experimentos na natureza com equipamentos de *time lapse*, onde se espera encontrar o comportamento inteligente realmente? Não há dúvidas que há uma séria omissão na literatura. Há tantas questões fundamentais a serem colocadas. Por que é que um broto de uma planta selvagem sobrevive e outros não, quando aparentemente foram lançados da planta-mãe ao mesmo tempo e no mesmo solo? Há ainda pouca informação sobre o real esforço preliminar para existir registrado em tempo real.

Para o bem informado leitor de fisiologia, as informações acima não contêm muita novidade. No entanto, a combinação especial que apresentei aqui sobre inteligência, aprendizagem, memória e aptidão deveria trazer uma nova ótica para algumas facetas. Plantas superiores representam

cerca de 99% da biomassa eucariótica do planeta. Seu estilo de vida sésil é claramente bem sucedido e os indivíduos devem, então, possuir uma fina habilidade de se ajustar e explorar otimamente o ambiente local. O quão bem elas exploram o ambiente local e a extensão de processamento de informações (com boas estimativas de processamento de dados) claramente ainda requer investigações significativas em ambientes reais.

Não resta dúvida que um dos problemas que os botânicos têm ao usarem o termo 'inteligência das plantas' são as pressuposições incorretas sobre a inteligência animal, a qual é frequentemente igualada à inteligência humana e as suposições da completa liberdade de escolha (se é que ela existe). Muito do comportamento animal é fortemente hereditário (por exemplo, comportamentos de reprodução ou de dar de comer é provavelmente inato) e, na verdade, tem que ser. Então, da mesma forma, há aspectos do comportamento das plantas que são, com raras exceções, fenotípicamente plásticos. A estrutura da flor é um bom exemplo, ou os caules em formato quadrado das Labiatas, dentre tantos. Tirando o fato de que a maior forma de expressão da inteligência animal é o movimento, mais que o crescimento e o desenvolvimento, como definido aqui para as plantas, eu acho que há muito pouco o que distinguir entre os dois grupos de organismos, uma vez que os ajustes são feitos pela diferença de tempos como enfatizado acima. Em relação ao movimento, o computador que ganha de Kasparov no xadrez (certamente um excelente exemplo de inteligência em ação, descontando a inteligência humana para programá-lo), certamente demandou a intervenção humana para mover as peças. Nós já havíamos descrito a necessidade de um ambiente apropriado para demandar um comportamento inteligente, e o computador de xadrez de Kasparov é novamente um excelente exemplo. Bom de xadrez, não sabia nada de estatística econômica até ser reprogramado. Os jogos de xadrez eram o ambiente apropriado para tirar dele respostas inteligentes.

Na verdade, o xadrez fornece uma informação a mais e importante de como ignorar o comportamento de cada indivíduo e simplesmente fazer comportamento por médias pode confundir a compreensão. Cada partida de xadrez representa uma trajetória altamente individual e única, registrando comportamento inteligente entre dois oponentes à

altura. Vamos imaginar que agora fazemos uma média entre 1000 partidas de xadrez, muito como os fisiologistas fazem a média de respostas, e então procurassem por variações significativas. O processo de cálculo de média mostraria que os peões tiveram uma alta probabilidade (e uma margem de erro estreita) de serem movidos para a direita e o rei sendo irreversivelmente confinado (xeque-mate) no final, embora com grande variedade. Os cavalos e os bispos têm uma probabilidade alta de serem movidos logo no início do jogo, apesar de a probabilidade média ser menor do que aquela para os peões e o desvio padrão maior.

As torres e rainha viriam mais tarde e com muito mais espaçamento no desvio padrão, e assim por diante. Na verdade, fazer média de um conjunto grande de partidas seria parecido com a média de quaisquer grandes conjuntos, e poderíamos concluir que o jogo de xadrez, por esse raciocínio, era algo mecânico, começando com um relógio, nada interessante e certamente não teria nada a ver com inteligência. E, numa tentativa de entender o que se passava, nós poderíamos, experimentalmente, comer peças somente para descobrir que, sim elas eram necessárias e alguém perderia o jogo se elas se fossem, assim como, atualmente, tiramos células, elementos químicos, genes ou moléculas de sinal de transdução numa tentativa de entender o que acontece. Um outro ponto fundamental é certamente que regras muito simples governam o xadrez, mas a ordem na qual os eventos acontecem (i.e. a trajetória) pode ser única para cada partida. Isso pode representar um paradigma para o sinal de transdução. Nós estamos tão acostumados a pensar em inteligência como uma propriedade do indivíduo humano que nós falhamos em reconhecer a necessidade de aplicar a mesma regra para as plantas também.

Talvez uma pergunta mais crítica é: Faz diferença se o termo inteligência é usado para descrever o comportamento das plantas? Se o comportamento inteligente é um termo correto para a descrição do que as plantas são capazes, então por que não usá-lo? Mas, ao usá-lo, a pergunta seguinte é como ela é realizada na falta de um cérebro. Eu chamei este fenômeno de “Maestria não mental” (Trewavas, 2002b) e pode somente sugerir que o comportamento inteligente é, de fato, uma propriedade emergente que resulta de interações celulares, assim como é nos cérebros

dos animais. Qualquer que seja o mecanismo, o resultado final geralmente aparece de um comportamento distinto dos meristemas. Deve haver, então, condutores importantes de fluxo de informações apropriadas, e distintas dos nutrientes, do resto da planta para os meristemas.

Espero que este artigo possa indicar mais claramente os tipos de investigações necessárias para preencher todas as lacunas. Sem dúvida, nós precisamos muito mais informações sobre a comunicação entre células e tecidos e a distribuição de receptores para todos os sinais que foram desvendados recentemente. Nós precisamos muito mais estudos sobre o comportamento individual das plantas silvestres. Perguntas sobre interações tecido-a-tecido precisam ser reformuladas. Quanto de informação é transmitido entre tecidos, e qual exatamente é a soma total de suas características? Embora, muitas vezes, acredita-se que os reguladores de crescimento clássicos são os que realizam essa comunicação, a incerteza que ainda ronda muitas destas noções ainda é notável. Estudos moleculares podem melhorar essa situação e algumas perguntas podem surgir de um habilidoso uso de expressões induzidas de enzimas sintéticas fundamentais de tecidos e células. Outras respostas surgirão de construção criativa de ambientes específicos, nos quais as plantas poderão demonstrar todo o seu indubitável potencial de comportamento.

Embora nós entendamos hoje muito mais sobre processos de sinais de transdução nas plantas do que há 20 anos, ainda há um longo caminho a ser percorrido, para preencher a lacuna entre célula, tecido e o organismo como todo. Neste artigo, eu trilhei o 'caminho menos percorrido', como diria Robert Frost. Minha esperança é que, no futuro, este se torne uma grande estrada.

BIBLOGRAFIA

ACKERLEY DD, BAZZAZ FA. 1995. Seedling crown orientation and interception of diffuse radiation in tropical forest gaps. *Ecology* 76: 1134–1146.

ACKERLEY DD, DUDLEY SA, SULTAN S, SCHMITT J, COLEMAN JS, LINDER CR, SANDQUIST DR, GEBER MA, EVANS AS, DAWSON Te ET AL. 2000. The evolution of eco-physiological traits: recent advances and future directions. *Bioscience* 50: 979–995.

ADDICOTT FT. 1982. *Abscission*. California: University of California Press.

ALLAN AC, FRICKER MD, WARD JL, BEALE M, TREWAVAS AJ. 1994. Two transduction pathways mediate rapid effects of abscisic acid in *Commelina* guard cells. *The Plant Cell* 6: 1319–1328.

ALLEN PH. 1977. *The rain forests of Golfo Dulce*. Stanford: Stanford University Press.

ANTONOVICS J. 1971. The effects of a heterogenous environment on the genetics of natural populations. *American Scientist* 59: 592–599.

ANTONOVICS J; PRIMACK RB. 1982. Experimental ecological genetics in *Plantago*. *Journal of Ecology* 70: 55–75.

APHALO PJ; BALLARE CL. 1995. On the importance of information acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology* 9: 5–14.

BALDWIN JM. 1896. A new factor in evolution. *American Naturalist* 30: 441–451.

BALLARE L, SCOPEL AL, SANCHEZ RA. 1990. Far red radiation reflected from adjacent leaves: an early signal of competition in plant canopies. *Science* 247: 329–332.

BARLOW PW; BALUSKA F. 2000. Cytoskeletal perspectives on root growth and morphogenesis. *Annual Review of Plant Physiology and Molecular Biology* 51: 289–322.

BATESON G. 1963. The role of somatic change in evolution. *Evolution* 17: 529–539.

BAZZAZ FA. 1996. *Plants in changing environments*. Cambridge: Cambridge University Press.

BEGG JE. 1980. Morphological adaptations of leaves to water stress. In: Turner NC, Kramer PJ, eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York: John Wiley and Sons, 33–43.

BELL DL, SULTAN SE. 1999. Dynamic phenotypic plasticity for root growth in *Polygonum*: a comparative study. *American Journal of Botany* 86: 807–819.

BENNET-CLARK TA, BALL NG. 1951. The diageotropic behaviour of rhizomes. *Journal of Experimental Botany* 2: 169–203.

BLOOM AJ, CHAPIN FS, MOONEY HA. 1985. Resource limitation in plants – an economic analogy. *Annual Review of Ecology and Systematics* 16: 363–392.

BOSE JC. 1924. *Plant response as a means of physiological investigation*. London: Longmans.

BRADFORD KJ, TREWAVAS AJ. 1994. Sensitivity thresholds and variable time scales in plant hormone action. *Plant Physiology* 105: 1029–1036.

BRADSHAW AD. 1965. Evolutionary significance of phenotypic plasticity in plants. *Advances in Genetics* 13: 115–155.

BRADSHAW AD, HARDWICK K. 1989. Evolution and stress-genotypic and phenotypic components. *Biological Journal of the Linnean Society* 37: 137–155.

BROWNLEE C. 2002. Role of the extracellular matrix in cell-cell signalling: paracrine paradigms. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 396–401.

BURDON JJ. 1980. Intra specific diversity in a natural population of *Trifolium repens*. *Journal of Ecology* 68: 717–735.

CHAPIN FS. 1980. The mineral nutrition of wild plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 11: 233–260.

CLAUSEN J, KECK DD, HIESEY WM. 1940. Experimental studies on the nature of species. Publication n° 520. Washington: Carnegie Institute of Washington.

CLIFFORD PE, FENSOM DS, MUNT BI, McDOWELL WD. 1982. Lateral stress initiates bending responses in dandelion peduncles: a clue to geotropism. *Canadian Journal of Botany* 60: 2671–2673.

CSETE ME, DOYLE JC. 2002. Reverse engineering of biological complexity. *Science* 295: 1664–1669.

DAWKINS R. 1976. *The selfish gene*. Oxford: Oxford University Press.

DENNISON KL, SPALDING EP. 2000. Glutamate gated Ca^{2+} fluxes in *Arabidopsis*. *Plant Physiology* 124: 1511–1514.

DESBIEZ MO, TORT M, THELLIER M. 1991. Control of a symmetry breaking process in the course of morphogenesis of plantlets of *Bidens pilosa*. *Planta* 184: 397–402.

DIGGLE PK. 1994. The expression of andro-monoecy in *Solanum hirtum* – phenotypic plasticity and ontogenetic consistency. *American Journal of Botany* 81: 1354–1365.

DING B, ITAYA A, WOO Y. 1999. Plasmodesmata and cell communication in plants. *International Review of Cytology* 190: 251–316.

DOSTAL R. 1967. In: Thimann KV, ed. *On integration in plants*. Massachusetts: Harvard University Press.

DREW MC, SAKER LR, ASHLEY TW. 1973. Nutrient supply and the growth of the seminal root system. *Journal of Experimental Botany* 24: 1189–1202.

DURRANT A. 1962. The environmental induction of heritable changes in *Linum*. *Heredity* 17: 27–61.

EDELMAN GM. 1993. Neural Darwinism: selection and re-entrant signalling in higher brain function. *Neuron* 10: 115–125.

ELOWITZ MB, LEVINE AJ, SIGGIA ED, SWAIN PS. 2002. Stochastic gene expression in a single cell. *Science* 297: 1183–1186.

ELSASSER WM. 1988. Reflections on a theory of organisms. Quebec: Orbis.

EVANS JP, CAIN ML. 1995. A spatially explicit test of foraging behaviour in a clonal plant. *Ecology* 76: 1147–1155.

FARLEY RA, FITTER AH. 1999. Temporal and spatial variation in soil resources in a deciduous woodland. *Journal of Ecology* 87: 688–696.

FEDEROFF N, FONTANA W. 2002. Small numbers of big molecules. *Science* 297: 1129–1131.

FITTER AH. 1986. The topology and geometry of plant root systems: influence of watering rate on root system topology in *Trifolium pratense*. *Annals of Botany* 58: 91–101.

GEBER MA. 1990. The cost of meristem limitation in *Polygonum arenastrum*; negative genetic correlations between fecundity and growth. *Evolution* 44: 799–814.

GILROY S, TREWAVAS AJ. 1990. Signal sensing and signal transduction across the plasma membrane. In: Larsson C, Moller IM. *The plant plasma membrane*. Berlin: Springer-Verlag, 203–233.

GILROY S, TREWAVAS AJ. 2001. Signal processing and transduction in plant cells: the end of the beginning? *Nature Molecular Cell Biology Reviews* 2: 307–314.

GREENGARD P. 2001. The neurobiology of slow synaptic transmission. *Science* 294: 1024–1030.

GREGORY FG, VEALE JA. 1957. A reassessment of the problem of apical dominance. In: Porter HK, ed. *Society for Experimental Biology Symposium, XI. Biological action of growth substances*. London: Cambridge University Press, 1–20.

GRIFFITHS M, McINTYRE HCH. 1993. The interrelationship of growth and frost tolerance in winter rye. *Physiologia Plantarum* 87: 335–344.

GUET CC, ELOWITZ MB, HSING WE, LEIBLER S. 2002. Combinatorial synthesis of genetic networks. *Science* 296: 1466–1470. *Guinness Book of Records*. 1998. London: Guinness Publishing Ltd.

HANSON J, TREWAVAS AJ. 1982. Regulation of plant cell growth; the changing perspective. *New Phytologist* 90: 1–25.

HARTGERINK AP, BAZZAZ FA. 1984. Seedling scale environmental heterogeneity influences individual fitness and population structure. *Ecology* 65: 198–206.

HARTWELL LH, HOPFIELD JL, LEIBLER S, MURRAY AW. 1999. From molecular to modular cell biology. *Nature* 402: C47–52.

HAYWOOD V, KRAGLER F, LUCAS WJ. 2002. Plasmodesmata: pathways for protein and ribonucleoprotein signalling. *The Plant Cell* 14: S303–325.

HEATHCOTE DG, ASTON TJ. 1970. The physiology of plant nutation. I. Nutation and geotropic response. *Journal of Experimental Botany* 21: 997–1002.

HENSLOW G. 1895. *The origin of plant structures by self-adaptation to the environment.* London: Kegan Paul, Trench, Trubner & Co. Ltd.

HETHERINGTON A. 2001. Guard cell signaling. *Cell* 107: 711–714.

HSAIO TC, ACEVEDO E, FEVERES E, HENDERSON DW. 1976. Water stress, growth and osmotic adjustment. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 273: 479–500.

HUNT R Lloyd PS. 1987. Growth and partitioning. *New Phytologist* 106: S235–249.

HUTCHINGS MJ, DE KROON H. 1994. Foraging in plants: the role of morphological plasticity in resource acquisition. *Advances in Ecological Research* 25: 159–238.

INGOLIS NT, MURRAY AW. 2002. History matters. *Science* 297: 948–950.

ISHIKAWA H, HASENSTEIN KH, EVANS ML. 1991. Computer-based video digitizer analysis of surface extension in maize roots. *Planta* 183: 381–390.

JACKSON D. 2000. Opening up the communication channels; recent insights into plasmodesmatal function. *Current Opinion in Plant Biology* 3: 394–399.

JOHANSSON A. 1976. Oscillatory water regulation in plants. *Bulletin of the Institute of Mathematical Applications* 12: 22–26.

JOHANSSON A. 1979. Circumnutation. In: Haupt W, Feinleib FE, eds. *Physiology of movements. Encyclopedia of plant physiology, new series volume 7.* Berlin: Springer-Verlag, 627–647.

JOHANSSON A, ISRAELSSON D. 1969. Application of a theory for circumnutations to geotropic movements. *Physiologia Plantarum* 21: 282–291.

JONAK C, OKRESZ L, BOGRE L, HIRT H. 2002. Complexity, cross talk and integration of MAP kinase signalling. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 415–425.

JORGENSEN RA, ATKINSON RG, FORSTER RLS, LUCAS WJ. 1998. An RNA based information superhighway in plants. *Science* 279: 1486–1487.

KACPERSKA A, KULESZA L. 1987. Frost resistance of winter rape leaves as related to changes in water potential and growth capability. *Physiologia Plantarum* 71: 483–488.

KANDEL ER. 2001. The molecular biology of memory storage. A dialogue between genes and synapses. *Science* 294: 1030–1038.

KARBAN R, BALDWIN IT. 1997. *Induced responses to herbivory.* Chicago: University of Chicago Press.

KELLY CK. 1990. Plant foraging: a marginal value model and coiling response in *Cuscuta subinclusa*. *Ecology* 71: 1916–1925.

KELLY CK. 1992. Resource choice in *Cuscuta europea*. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 89: 12194–12197.

KIM M, CANIO W, KELLER S, SINHA N. 2001. Developmental changes due to long distance movement of a homeo-box fusion transcript in tomato. *Science* 293: 287–293.

KLEIJN D, VAN GROENENDAEL JM. 1999. The exploitation of heterogeneity by a clonal plant in habitats with contrasting productivity levels. *Journal of Ecology* 87: 873–884.

KORNER CH. 1991. Some often overlooked plant characteristics as determinants of plant growth: a reconsideration. *Functional Ecology* 5: 162–173.

KRAMER PJ. 1980. Drought stress and the origin of adaptations. In: Turner NC, Kramer P, eds. *Adaptation of plants to water and high temperature stress*. New York: John Wiley, 7–21.

KUIJT J. 1969. *The biology of parasitic flowering plants*. California: University of California Press.

LAKE JA, QUICK WP, BEERLING DJ, WOODWARD FI. 2001. Plant development: signals from mature to new leaves. *Nature* 411: 154.

LEVSKY JM, SHENOY SM, PEZO RC, SINGER RH. 2002. Single cell gene expression profiling. *Science* 297: 836–840.

LLOYD DG. 1980. Sexual strategies in plants. I. An hypothesis of serial adjustment of maternal investment during one reproductive session. *New Phytologist* 86: 69–79.

MACDONALD SE, LIEFFERS VJ. 1993. Rhizome plasticity and clonal foraging of *Calamagrostis canadensis* in response to habitat heterogeneity. *Journal of Ecology* 81: 769–776.

MACLEOD K, FIRN RD, DIGBY J. 1987. The phototropic response of *Avena* coleoptiles. *Journal of Experimental Botany* 37: 542–548.

MCADAMS HH, ARKIN A. 1999. It's a noisy business. *Trends in Genetics* 15: 65–69.

MAHALL BE, CALLOWAY RM. 1991. Root communication among desert shrubs. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 88: 874–876.

MAHLO R, MOUTINHO A, VAN DER LUIT A, TREWAVAS AJ. 1998. Spatial characteristics to calcium signalling; the calcium wave as a basic unit in plant cell calcium signalling. *Philosophical Transactions of the Royal Society* 353: 1463–1473.

MAUN MA, LAPIERRE J. 1984. The effects of burial by sand on *Amphiphilia brevilugata*. *Journal of Ecology* 72: 827–839.

MAZER SJ, GORCHOV DL. 1996. Parental effects on progeny phenotype in plants: distinguishing genetic and environmental clues. *Evolution* 50: 44–53.

MILTHORPE FL. 1956. The relative importance of the different stages of leaf growth in determining the resultant area. In: Milthorpe FL, ed. *The growth of leaves. Proceedings of the Third Easter School in Agricultural Science, University of Nottingham.* London: Butterworths, 141–150.

MOTT KA, BUCKLEY TN. 1998. Stomatal heterogeneity. *Journal of Experimental Botany* 49: 407–417.

MOTT KA, BUCKLEY TN. 2000. Patchy stomatal conductance: emergent collective behaviour of stomata. *Trends in Plant Science* 5: 258–262.

NAKAJIMA K, SENA G, NAWY T, BENFEY PN. 2001. Intercellular movement of the transcription factor SHR in root patterning. *Nature* 413: 307–311.

NICK P, SCHAFER E, FURUYA M. 1992. Auxin redistribution during first positive phototropic curvature in corn coleoptiles. *Plant Physiology* 99: 1302–1306.

NICK P, EHMANN B, FURUYA M, SCHAFER E. 1993. Cell communication, stochastic cell responses and anthocyanin patterns in mustard cotyledons. *The Plant Cell* 5: 541–552.

NISSEN P. 1985. Dose responses of auxins. *Physiologia Plantarum* 65: 357–374.

NISSEN P. 1988a. Dose responses of gibberellins. *Physiologia Plantarum* 72: 197–203.

NISSEN P. 1988b. Dose responses of cytokinins. *Physiologia Plantarum* 74: 450–456.

PALMGREN MG. 2001. Plant plasma membrane H⁺-ATPases; powerhouses for nutrient uptake. *Annual Review of Plant Physiology* 52: 817–845.

PETTERSON J, NINKOVIC V, AHMED E. 1999. Volatiles from different barley cultivars affect aphid acceptance of neighbouring plants. *Acta Agricultura, Scandinavica. Section B. Soil and Plant Science* 49: 152–157.

PHILIPS H. 2002. Not just a pretty face. *New Scientist* 175: 40–44.

PIGLIUCCI M. 1997. Ontogenetic phenotypic plasticity during the reproductive phase in *Arabidopsis thaliana*. *American Journal of Botany* 84: 887–895.

QUATRANO R, ASSMANN SM, SANDERS D, ECKHARDT NA. 2002. Signal transduction. *The Plant Cell* 14: S1–S417.

RASCHER U, HUTT M-T, SIEBKE K, OSMOND B, BECK F, LUTTGE U. 2001. Spatio-temporal variation of metabolism in a plant circadian rhythm: the biological clock as an assembly of coupled individual oscillators. *Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA* 98: 11801–11805.

RASCHKE K. 1970. Stomatal responses to pressure changes and interruptions in the water supply of detached leaves of *Zea mays* L. *Plant Physiology* 45: 415–423.

RASCHKE K. 1979. Movements of stomata. In: Haupt W, Feinlieb ME, eds. *Physiology of movements. Encyclopedia of plant physiology, new series, volume 7.* New York: Springer-Verlag, 383–442.

RASCHKE K. 1988. How abscisic acid causes depressions of the photosynthetic capacity of leaves. In: Pharis RP, Rood SB, eds. *Plant growth substances 1988.* Berlin: Springer-Verlag, 383–390.

RAVASZ E, SOMERA AL, MONGRU DA, OLTVAI ZN, BARABASI AL. 2002. Hierarchical organisation of modularity in metabolic networks. *Science* 297: 1551–1555.

RAY TS. 1987. Cyclic heterophylly in *Syngonium* (Araceae). *American Journal of Botany* 74: 16–26.

RAY TS. 1992. Foraging behaviour in tropical herbaceous climbers (Araceae). *Journal of Ecology* 80: 189–203.

RICH TSG, SMITH H. 1986. Comparison of lag times in plant physiology. *Plant Cell and Environment* 9: 707–709.

SALZMAN AG. 1985. Habitat selection in a clonal plant. *Science* 228: 603–604.

SALZMAN AG, PARKER MA. 1985. Neighbours ameliorate local salinity stress for arhizomatous plants in a heterogenous environment. *Oecologia* 65: 273–277.

SANDERS D, PELLOUX J, BROWNLEE C, HARPER JF. 2002. Calcium at the crossroads of signaling. *The Plant Cell* 14: S401–417.

SCHLICHTING CD. 1986. The evolution of phenotypic plasticity in plants. *Annual Review of Ecology and Systematics* 17: 667–693.

SCHLICHTING CD, PIGLIUCCI M. 1998. Phenotypic evolution – a reaction norm perspective. Massachusetts: Sinauer Associates.

SCHROEDER JI, ALLEN GJ, HUGOUVIEUX V, KWAK JM, WANER D. 2001. Guard cell signal transduction. *Annual Review of Plant Physiology and Plant Molecular Biology* 52: 627–658.

SESSIONS A, YANOFSKY ME, WEIGEL D. 2000. Cell–cell signalling and movement by the floral transcription factors *LEAFY* and *APETALA1*. *Science* 289: 779–781.

SHEEN J, ZHOU L, JANG JC. 1999. Sugars as signalling molecules. *Current Opinion in Plant Biology* 2: 410–418.

SHEN-MILLER J. 1973. Rhythmic differences in the basipetal movement of indole-acetic acid between separated upper and lower halves of geo-tropically stimulated corn coleoptiles. *Plant Physiology* 52: 166–170.

SILVERTOWN J, GORDON GM. 1989. A framework for plant behaviour. *Annual Review of Ecology and Systematics* 20: 349–366.

SIMPSON GG, DEAN C. 2002. Arabidopsis, the rosetta stone of flowering time? *Science* 296: 285–289.

SMART CC, TREWAVAS AJ. 1983. Abscisic acid-induced turion formation in *Spirodela polyrrhiza*. I. Production and development of the turion. *Plant, Cell and Environment* 6: 507–514.

STEEVES TA, SUSSEX IM. 1972. Patterns in plant development. New Jersey: Prentice Hall.

STENHOUSE D. 1974. The evolution of intelligence – a general theory and some of its implications. London: George Allen and Unwin.

STOCKER O. 1960. Physiological and morphological changes in plants due to water deficiency. *Arid Zone Research* 15: 63–104.

STRONG DR, RAY TS. 1975. Host tree location behaviour of a tropical vine (*Monstera gigantea*) by skototropism. *Science* 190: 804–806.

SULTAN SE. 1996. Phenotypic plasticity for offspring traits in *Polygonum persicaria*. *Ecology* 77: 1791–1807.

SULTAN SE. 2000. Phenotypic plasticity for plant development, function and life history. *Trends in Plant Sciences* 5: 537–541.

SULTAN SE, BAZZAZ F. 1993a. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. I. Diversity and uniformity in genotypic norms of reaction to light. *Evolution* 47: 1009–1031.

SULTAN SE, BAZZAZ FA. 1993b. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. II. Norms of reaction to soil moisture and the maintenance of genetic diversity. *Evolution* 47: 1032–1049.

SULTAN SE, BAZZAZ FA. 1993c. Phenotypic plasticity in *Polygonum persicaria*. III. The evolution of ecological breadth for nutrient environment. *Evolution* 47: 1050–1071.

SULTAN SE, WILCZEK AM, BELL DL, HAND G. 1998. Physiological responses to complex environments in annual *Polygonum* species of contrasting ecological breadth. *Oecologia* 115: 564–578.

TAIZ L, ZEIGER E. 1998. *Plant physiology*. 2nd edn. Massachusetts: Sinauer Associates.

TAKAHASHI H, SCOTT TK. 1993. Intensity of hydrostimulation for the induction of root hydrotropism and its sensing by the root cap. *Plant, Cell and Environment* 16: 99–103)

TAKAHASHI K, ISOBE M, KNIGHT MR, TREWAVAS AJ, MUTO S. 1997. Hypo-osmotic shock induces increases in cytosolic free calcium in tobacco suspension culture cells. *Plant Physiology* 113: 587–594.

TAKAYAMA S, SAKAGAMI Y. 2002. Peptide signalling in plants. *Current Opinion in Plant Biology* 5: 382–387.

TILMAN D. 1982. Resource competition and community structure. New Jersey: Princeton University Press.

TOOKE F, BATTEY NH. 2000. A leaf-derived signal is a quantitative determinant of floral form in *Impatiens*. *The Plant Cell* 12: 1837–1848.

TREWAVAS AJ. 1981. How do plant growth substances work? *Plant, Cell and Environment* 4: 203–228.

TREWAVAS AJ. 1986a. Timing and memory processes in seed embryo dormancy – a conceptual paradigm for plant development questions. *Bioessays* 6: 87–92.

TREWAVAS AJ. 1986b. Resource allocation under poor growth conditions. A major role for growth substances in developmental plasticity. In: Jennings DH, Trewavas AJ, eds. *Symposium of the Society for Experimental Biology and Medicine Volume XL. Plasticity in plants*. London: Cambridge University Press, 31–76.

TREWAVAS AJ. 1988. Gibberellin, amylase and germination. *Bioessays* 9: 213–214.

TREWAVAS AJ. 1991. How do plant growth substances work. II. *Plant, Cell and Environment*. 14: 1–12.

TREWAVAS AJ. 1992. Growth substances in context; a decade of sensitivity. *Biochemical Society Transactions* 20: 102–108.

TREWAVAS AJ. 1998. The importance of individuality. In: Lerner HR, ed. *Plant responses to environmental stresses*. New York: Marcel Dekker Inc., 27–43.

TREWAVAS AJ. 1999. Le calcium c'est la vie: calcium makes waves. *Plant Physiology* 120: 1–6.

TREWAVAS AJ. 2000. Signal perception and transduction. In: Buchanan BBB, Gruissem W, Jones RL, eds. Biochemistry and molecular biology of plants. Maryland: American Society of Plant Physiologists, 930–988.

TREWAVAS AJ. 2001. How plants learn. Proceedings of the National Academy of Sciences of the USA 96: 4216–4218.

TREWAVAS AJ. 2002a. Plant cell signal transduction; the emerging phenotype. The Plant Cell 14: S3–4.

TREWAVAS AJ. 2002b. Mindless mastery. Nature 415: 841.

TREWAVAS AJ, MALHO R. 1997. Signal perception and transduction: the origin of the phenotype. The Plant Cell 9: 1181–1195.

TURKINGTON R. 1983. Plasticity in growth and patterns of dry matter distribution of two genotypes of *Trifolium repens* grown in different environments of neighbours. Canadian Journal of Botany 61: 2186–2194.

TURKINGTON R, HARPER JL. 1979. The growth distribution and neighbour relationships of *Trifolium repens* in a permanent pasture. I. Ordination, pattern and contact. Journal of Ecology 67: 201–218.

VAN DER LUIT A, OLIVARI C, KNIGHT MR, TREWAVAS AJ. 1999. Calmodulin gene expression regulated by wind-induced nucleoplasmic calcium levels in *Nicotiana glauca*. Plant Physiology 121: 705–714.

VERDUS MC, THELLIER M, RIPOLL C. 1997. Storage of environmental signals in flax: their morphogenetic effects as enabled by a transient depletion of calcium. The Plant Journal 12: 1399–1410.

VINER N, WHITLAM G, SMITH H. 1988. Ca^{2+} and phytochrome control of leaf unrolling in dark-grown barley seedlings. Planta 175: 209–213.

VOINNET O. 2002. RNA silencing; small RNAs as ubiquitous regulators of gene expression. Current Opinion in Plant Biology 5: 444–452.

WADDINGTON CH. 1957. The strategy of the genes. London: Jonathan Cape.

WHITE J. 1979. Plants as a metapopulation. *Annual Review of Ecology and Systematics* 10: 109–146.

WIJESINGHE DK, HUTCHINGS MJ. 1997. The effects of spatial scale of environmental heterogeneity on the growth of a clonal plant: an experimental study with *Glechoma hederacea*. *Journal of Ecology* 85: 17–28.

WIJESINGHE DK, HUTCHINGS MJ. 1999. The effects of environmental heterogeneity on the performance of *Glechoma hederacea*: the interactions between patch contrast and patch scale. *Journal of Ecology* 87: 860–872.

WILLIAMS RJ. 1956. *Biochemical individuality – the basis for the genotrophic concept*. New York: Chapman and Hall.

WILLMER C, FRICKER M. 1996. *Stomata*. 2nd edn. London: Chapman and Hall.

WINFREE AT. 1987. *When time breaks down*. New Jersey: Princeton University Press.

WRIGHT S. 1932. The roles of mutation, inbreeding, crossbreeding and selection in evolution. *Proceedings of the XI International Congress of Genetics* 1: 356–366.

Zambryski P, Crawford K. 2000. Plasmodesmata: gatekeepers for cell-cell transport of developmental signals in plants. *Annual Review of Cell Developmental Biology* 16: 393–421.

ZANGERL AR, BAZZAZ FA. 1984. Effects of short-term selection along environmental gradients on variation in populations of *Amaranthus retroflexus* and *Abutilon theophrasti*. *Ecology* 65: 207–217.

ZIESCHANG HE, SIEVERS A. 1991. Gravitropism and the localisation of initiating cells in roots of *Phleum pratense*. *Planta* 184: 468–477

ANTHONY TREWAVAS

Membro da Royal Society, a mais antiga sociedade científica da Grã-Bretanha, e Professor Emérito de Biologia da Universidade de Edimburgo, a pesquisa de Trewavas é voltada para o comportamento das plantas. Seus estudos trazem contribuições preciosas para futuros possíveis, na medida em que abrem caminho para um novo entendimento da natureza e do mundo vegetal.

AGRADECIMENTOS

Instituto Clima e Sociedade
Conservação Internacional Brasil

O trabalho de produção editorial dos Cadernos Selvagem é realizado coletivamente com a comunidade Selvagem.

Mais informações em selvagemciclo.com.br

Para a tradução e primeira revisão, agradecemos a Deborah Rebello, Natalia Amarinho e Marcos Moraes. Este caderno também conta com a especial colaboração do professor Fábio Scarano, que gentilmente se propôs a fazer uma segunda revisão técnica do texto em sua integralidade. Agradecemos também a Isabelle Passos pela editoração.

DEBORAH REBELLO

Educadora, trabalhou em diversas escolas em SP. Como Terapeuta corporal, se formou pelo Instituto Brasileiro de Psicologia Biodinâmica e trabalhou por dois anos em uma clínica social. Tem interesse em aprender sobre outras cosmovisões, o que a levou a conhecer outras culturas, incluindo alguns povos originários brasileiros. Também tem interesse no estudo da Psicanálise como uma forma de estudar a cosmovisão de sociedade ocidental. Durante a pandemia, começou a estudar mais ativamente a palhaçaria como forma de pesquisar a vulnerabilidade, o que acredita ser um portal criativo para achar outras formas de habitar o planeta Terra.

FABIO SCARANO

Fabio Rubio Scarano é graduado em Engenharia Florestal pela Universidade de Brasília, Brasil, e obteve seu Ph.D. em Ecologia na Universidade de St. Andrews, Escócia. Ele é Professor associado de Ecologia da Universidade Federal do Rio de Janeiro, Brasil, desde 1993. Também membro da *Sociedade Linneana* de Londres (desde 1995). Seu campo de estudo é a questão climática dentro da perspectiva de Gaia.

MARCOS MORAES

Bailarino e coreógrafo, Marcos Moraes trabalha como artista, docente e produtor cultural. Criou e dirige, desde 2013, *A Cozinha Performática*, Plataforma Colaborativa de Pesquisa e Criação Artística, um modo indisciplinar de fazer artístico colaborativo e experimental. É formado em Dança e em “Técnicas Psicocorporais Para o Desenvolvimento Harmônico” pelo Espacio de Desarrollo Armónico – Rio Abierto de Montevideu. É graduado em Letras – Inglês pela FFLCH-USP e também traduz livros e textos. Tem longa experiência docente. Foi consultor de alguns dos principais festivais de dança contemporânea do Brasil. Teve forte presença na militância por políticas públicas de cultura. Foi coordenador nacional de dança da Funarte (extinto *MinC*) (2004/2006).

NATALIA AMARINHO

Astrofísica e Comunicadora Pública da Ciência. Nem de terra, nem de mar, nem de cidade, nem de floresta, nem só de exatas nem apenas de humanas. Acredito que, na ciência, na vida e na política, os segredos estão na transdisciplinaridade: tento estar em experiências diversas, nos interstícios e nas misturas entre corpos e ciências, artes e tecnologia.