

STEFANO MANCUSO*

Gli apici radicali come centri di comando della pianta: lo stato “neural-simile” della zona di transizione

INTRODUZIONE

Sebbene le piante siano, in linea generale, organismi privi di mobilità e manchino delle più ovvie attività cerebrali possedute dagli animali e dagli esseri umani, tuttavia esse sono capaci di manifestare tutte le caratteristiche proprie del comportamento intelligente oltre che essere dotate di molecole neuroattive, in particolare sinaptogamine e recettori glutammato.

Recenti sviluppi della biologia cellulare vegetale hanno permesso di identificare nelle piante strutture assimilabili a sinapsi che utilizzano l'auxina come molecola simil-neurotrasmettitrice specifica per le piante. Ciò lascia intuire che la comunicazione sinaptica non sia limitata agli animali ed agli esseri umani, ma che sia ampiamente presente anche nei tessuti vegetali. Gli apici radicali situati nel “polo” anteriore del corpo vegetale in virtù delle caratteristiche esibite, sembrano essi stessi, o più specificatamente le loro zone di transizione, agire in una qualche misura come centri di comando simili al cervello. L'opposto “polo” posteriore ospita gli organi sessuali ed è deputato alla funzione riproduttiva. Infine, ipotizziamo che i tessuti vascolari si comportino come strade per l'attività nervosa vegetale, permettendo rapidi scambi di informazioni tra le parti vegetali in crescita quali il fusto e le foglie e quelle che si comportano come un cervello e che risiedono negli apici radicali.

La lunga serie di studi sull' “intelligenza” delle piante, ebbe inizio con Aristotele (280 a.C.), il quale considerava le piante dotate di un'anima e di sentimenti, e proseguendo per tutto il corso della storia, raggiunse il suo culmine con Charles Darwin il quale, in collaborazione con suo figlio Francis (fig. 1),

* *Laboratorio di Neurobiologia Vegetale, Dip. Ortoflorofruitticoltura, Università di Firenze*

pubblicò nel 1880 *The power of movement in plants*, libro nel quale il grande naturalista asseriva che gli apici radicali delle piante si comportano come un cervello esteso, simile al cervello degli animali più semplici. Sebbene la lunga serie di esperimenti effettuati avesse convinto Darwin della correttezza delle proprie osservazioni, egli tuttavia non ebbe la forza di sostenere fino in fondo questa idea, dovendo già combattere strenuamente contro le terribili polemiche (ancor oggi non sopite) suscitate dalla sua teoria sull'origine delle specie (*On the origin of species by means of natural selection*), pubblicata nel 1859.

Sebbene gli studi di “neurobiologia vegetale” siano continuati fino ai nostri giorni essi sono stati sempre relegati ai margini della biologia vegetale essendo considerati scientificamente poco ortodossi.

Il nostro scopo è quello di dimostrare come tale punto di vista sia erroneo e di discutere per la prima volta in modo critico i recenti dati sulla “biologia nervosa delle piante” ottenuti sia attraverso studi di elettrofisiologia che mediante ricerche di biologia cellulare e molecolare. La conclusione alla quale siamo giunti è che nell'apice radicale esista un gruppo di cellule altamente specializzate, che possiede quasi tutti gli attributi propri di un tessuto cerebrale.

Storicamente si è ritenuto che gli animali e le piante fossero organizzati sulla base di principi contrastanti a causa dell'immobilità di quest'ultime. Tuttavia la storia della teoria cellulare, inizialmente elaborata grazie a studi effettuati su materiale vegetale e in seguito pienamente confermata anche per

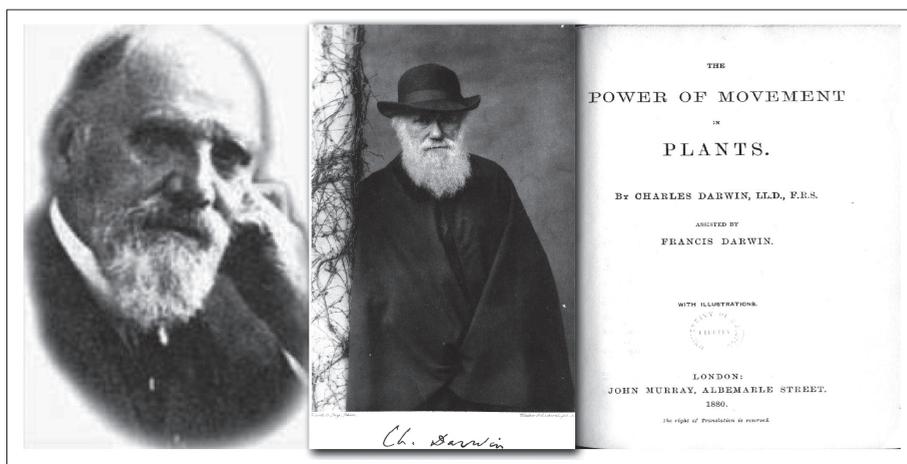


Fig. 1 Da sinistra Francis and Charles Darwin autori di “*The power of movements in plants*”, opera edita nel 1880 in cui per la prima volta si accenna ad un “cervello” vegetale

gli animali, costituisce un eccellente esempio di come idee contrastanti siano alla fine coincise. La nostra convinzione che caratteristiche di tipo cerebrale siano prerogativa di una particolare zona altamente specializzata dell'apice radicale, costituisce un ulteriore passo nella dimostrazione di come le piante e gli animali, nonostante ovvie superficiali differenze, siano molto più simili di quanto normalmente non si consideri.

La scoperta di queste prerogative di attività simil-nervosa nelle piante per giunta annulla il divario osservato tra i vegetali e gli animali nel tentativo di armonizzare il numero di sub-sistemi biologici necessari per produrre materia, energia e informazione (Barlow, 1999).

ACQUISIZIONE DELL'INFORMAZIONE, APPRENDIMENTO, MEMORIZZAZIONE E COMUNICAZIONE

È ormai un dato certo che le piante superiori non solo siano capaci di ricevere segnali dall'ambiente circostante ma che posseggano anche meccanismi atti alla rapida trasmissione di questi. Inoltre le piante sono in grado di (ri)elaborare le informazioni ottenute dall'ambiente circostante manifestando una capacità di apprendimento che implica la ricerca di uno scopo, la capacità di stimare gli errori e la presenza di meccanismi mnemonici. Le piante possono comunicare (trasmettere) tale informazione alle piante vicine. Curiosamente la presenza di erbivori che si nutrono delle parti superiori delle piante (foglie e rami) induce le radici ad emettere segnali chimici basati su composti volatili che vengono recepiti dalle radici di piante limitrofe.

Esistono altri esempi di "informazioni sotterranee" scambiate tra piante vicine. L'intelligenza delle piante è strettamente connessa con la plasticità fenotipica che permette comportamenti di efficace adattamento ai continui cambiamenti dell'ambiente circostante. Il comportamento intelligente delle piante ha ovviamente lo scopo realizzare il massimo benessere in un dato ambiente. Questi processi di apprendimento e memorizzazione sono strettamente associati alle oscillazioni ritmiche circadiane ed ultracircadiane dei flussi ionici sensibili ai fattori e agli stress ambientali. Comunque il fusto di una pianta può raggiungere dimensioni considerevoli: le sequoie ad esempio sono senza dubbio gli organismi terrestri più grandi. Dimensioni così estese richiedono rapidi mezzi di comunicazione su lunghe distanze allo scopo di armonizzare le attività delle radici sotterranee e dei rami senza eccessivi ritardi.

Le piante chiaramente mancano di un centro di controllo e somigliano a colonie di insetti sociali, come le formiche. È stato proposto che il loro svilup-

po sia guidato più da una determinazione collettiva che da una pianificazione centralizzata (Sachs, 2003). In modo simile a quanto avviene nell'organizzazione degli insetti sociali (Fewell, 2003) ed anche nella reti neurali del sistema nervoso centrale (Laughlin & Sejnowski, 2003), le piante costruiscono modelli complessi di organi attraverso fenomeni su larga scala governati da un numero limitato di processi basati su dinamiche non lineari (Sachs, 2003; Fewell, 2003; Laughlin & Sejnowski, 2003). Nella sua opera fondamentale, Charles Darwin propose che gli apici radicali collocati in corrispondenza del polo anteriore della struttura (corpo vegetale) costituissero il cervello delle piante che a sua volta assomigliava al cervello diffuso (esteso) proprio degli animali inferiori (Darwin, 1880). Inoltre gli apici vegetativi e radicali in generale sono considerati rappresentare i cosiddetti "centri dominanti" che percepiscono i segnali inviati dall'ambiente circostante e gli stimoli a crescere e che comunicano insieme attraverso percorsi di segnalazione a lunga distanza (Polevoi, 2001).

Per l'appunto, in un recente articolo è stato rivelato che il sistema nervoso diffuso degli emicordati possiede una sua anatomia nonostante la mancanza di un sistema centralizzato (Lowe et al., 2003). In questo senso il sistema nervoso diffuso degli animali inferiori assomiglia molto al sistema di venature proprio delle foglie ed di altri organi delle piante superiori (Sachs, 2000, 2003).

Ovviamente il sistema nervoso degli emicordati diffuso ma strutturato si è successivamente centralizzato durante l'evoluzione della linea cordata (Lowe et al., 2003; Holland, 2003). Le piante, sessili e continuamente esposte all'azione di fattori ambientali in continuo mutamento hanno mantenuto un sistema piuttosto diffuso che meglio si adatta ad loro modo di vita sessile.

Esistono numerosi esempi di *potenziali d'azione* nelle piante ed è ormai ampiamente accettato che essi siano presenti in tutte le piante, e non solo in quelle, come le insettivore, capaci di rispondere con movimenti rapidi ad una sollecitazione esterna (Pickard, 1973; Simons, 1981; Goldsworthy, 1983; Davies, 1987).

Va ricordato che una fra le prime osservazioni di un potenziale d'azione (1873) fu effettuata su delle piante; essa si deve a John Burdon-Sanderson che scopri il suddetto fenomeno bioelettrico nelle foglie di *Dionea* (Burdon-Sanderson, 1873). Il potenziale d'azione vegetale è un potenziale d'onda negativo con una forma, un'ampiezza ed una lunghezza tipiche che manifesta tutte le caratteristiche specifiche dei potenziali d'azione neuronali animali: stabile velocità di propagazione, capacità di propagarsi senza perdita di intensità e infine caratteri rispondenti alla legge del tutto-o-niente (Dziubinska et al., 1983; Zawadzki, 1980; Zawadzki et al., 1991).

I potenziali d'azione vegetali ultra rapidi possono raggiungere la velocità caratteristica dei potenziali d'azione del sistema nervoso animale (Volkov et al., 2000; Labady et al., 2002; Shvetsova et al., 2002). Inoltre, in modo del tutto simile a quello delle cellule neuronali animali, i potenziali d'azione vegetali sono strettamente associati al trasferimento del calcio (Beilby, 1984; Ward et al., 1995). I potenziali d'azione vegetali possono essere indotti da ferite così come da molti stimoli ambientali: stress meccanici, temperatura, luce, gravità, ed anche in risposta all'ormone vegetale, auxina (Davies & Shuster, 1981; Rhodes et al., 1996; Pickard, 1984; Davies, 1987; Wildon et al., 1992; Shimmen, 2001). Ancora, i potenziali d'azione inducono risposte morfogeniche simili a quelle dell'ormone vegetale auxina (Frachisse et al., 1985; Goldsworthy & Rathore, 1985).

Esempi classici di telecomunicazione tra piante sono quelli ricavati da ferite o attacchi patogeni. Ad esempio nel pomodoro e nella vite le ferite producono la trasduzione di sistematici segnali elettrici (Rhodes et al., 1996; Mancuso, 1999). Un altro significativo esempio di telecomunicazione nelle piante è costituito dal rapido sviluppo di resistenza sistemica acquisita (SAR) in seguito ad attacchi patogeni (Alvarez et al., 1998; Petersen et al., 2000). Una infezione locale immunizzante in una parte della pianta produce rapidamente una resistenza non specifica nei confronti del patogeno nella totalità della pianta. In aggiunta, le cellule vegetali registrano e percepiscono molti parametri fisici ambientali, quali la luce, e la gravità, e trasmettono questa informazione radialmente alle cellule adiacenti o lungo l'asse apicale-basale dell'organo vegetale in coinvolto (Tanada et al., 1980; Behrens et al., 1985; Collings et al., 1992; Fromm & Eschrich, 1993; Bischoff et al., 1997; Weisenseel & Meyer, 1997; Schütz & Furuya, 2001).

La (tele)comunicazione vegetale si basa sulla rapida propagazione di segnali elettrici (Mancuso, 1999; Shimmen et al., 2001a,b) che sono spesso seguiti da rapidi cambiamenti nell'espressione genica (Wildon et al., 1992; Stankovic & Davies, 1996; Vian et al., 1996). Ciò suggerisce che i segnali elettrici possano indurre una riprogrammazione genica. Inoltre, i potenziali d'azione possono indurre il rilascio dell'ormone vegetale dello stress (legato allo stress), l'etilene (Dziubinska et al., 2003) ed un antico segnale gassoso l'ossido nitrico (S. Mancuso, S. Mugnai, D. Volkmann & F. Baluška, unpublished data) in parti della pianta lontane e non direttamente stimulate. Sebbene i potenziali d'azione rapidi siano fenomeni ben conosciuti, non esiste ancora una spiegazione, al livello di biologia cellulare, per questa forma di comunicazione tra piante.

LE SINAPSI VEGETALI

Sebbene la manifestazione di potenziali d'azione in diverse specie ed organi vegetali fosse ampiamente accettata come vera, tuttavia è stato almeno inizialmente impossibile collegare questi fenomeni bioelettrici di comunicazione con una attività simil-nervosa nelle piante essendo quest'ultime ritenute prive di sinapsi, neuroni e cervello. Tutto ciò sembra destinato a cambiare radicalmente di fronte a quanto da noi scoperto e cioè che le *cross-walls* della zona di transizione dell'apice radicale, e probabilmente tutte le *cross-walls* per una certa estensione, hanno proprietà che (Baluška et al., 2003a,b,c) rispondono alla definizione recentemente rivista ed allargata di sinapsi (Dustin & Colman, 2002).

Fondamentalmente, i recenti progressi nel campo dell'immunologia cellulare hanno rivelato che le interazioni di segnale tra le cellule T e gli antigeni che rappresentano le cellule bersaglio nel sistema immunitario animale, culminano nella formazione di sinapsi immunologiche basate sull'actina, le quali, sotto molti punti di vista, assomigliano alle sinapsi neuronali (Dustin & Cooper, 2000; Das et al., 2002; Dustin & Colman, 2002; Fuller et al., 2003; Huppa et al., 2003). Per questo motivo, i suddetti autori hanno rivisto ed aggiornato la definizione di sinapsi.

Secondo la nuova definizione, per sinapsi si devono intendere domini di adesione asimmetrici basati sull'actina, specializzati nella rapida comunicazione intercellulare realizzata attraverso *vesicle trafficking* (Dustin & Colman, 2002). La nostra analisi delle *cross-walls* vegetali, specialmente nella zona di transizione dell'apice radicale, rivela che queste pareti possono anche essere considerate come sinapsi basate sull'actina (Baluška et al., 2000, 2001, 2003a,b,c, 2004; Barlow et al., 2004; Wojtaszek et al., 2004). È interessante notare, come oltre all'actina, queste sinapsi vegetali accumulino grandi quantità della miosina di classe VIII (Baluška et al., 2000, 2003c, 2004), molecola non convenzionale, specifica delle piante, apparentemente coinvolta nella endocitosi vegetale (Baluška et al., 2004).

Se le *cross-walls* rappresentano le sinapsi vegetali, allora esiste anche il bisogno di un qualche tipo di cellula capace di funzionare come un classico neurone. Nel cervello animale, l'immobilità dei corpi cellulari neuronali richiede la produzione di numerose appendici allungate, gli assoni, che trovano le cellule partner ed organizzano quindi le sinapsi neuronali nel cervello. Le cellule vegetali hanno sostanzialmente forma tubolare e tipicamente entrano in contatto le une con le altre attraverso i loro poli terminali, anche noti come *cross-walls* (sinapsi vegetali), per formare lunghe file di cellule che compongono le

unità base dei tessuti vegetali (Baluška et al., 2003b). Ovviamente le cellule vegetali dotate di pareti rigide (Wojtaszek et al., 2004), che garantiscono loro forme tubolari allungate (Baluška et al., 2003b), non necessitano di estendere protuberanze quali gli assoni allo scopo di trovare le cellule partner. Questo caratteristico modello di interazione tra cellule all'interno dei tessuti vegetali potrebbe rappresentare il motivo per il quale le piante non posseggono nessuna delle classiche proteine microtubolari associate (MAPS) caratteristiche dei neuroni (Lloyd & Hussey et al., 2001; Hussey et al., 2002; Meagher & Fechheimer, 2003). Una ulteriore somiglianza con le sinapsi neuronali e immunologiche (Dustin & Cooper, 2000; Dustin & Colman, 2002; Das et al., 2002; Fuller et al., 2003) consiste nel fatto che le sinapsi vegetali realizzano regolati cicli di esocitosi/endocitosi guidati dalla polimerizzazione dell'actina (Geldner et al., 2001, 2003; Grebe et al., 2003; Boonsichirai et al., 2003). È importante notare che, le sinapsi vegetali, così come quelle neuronali e immunologiche, sono particolarmente ricche di actina (Baluška et al., 1997, 2000) e un citoscheletro intatto nel suo contenuto di actina è importante per il trasporto polare dell'auxina (Muday, 2000; Muday & Murphy, 2002).

L'AUXINA È UNA MOLECOLA SEGNALE CHE SI COMPORTA COME UN NEUROTRASMETTITORE

Se le cellule vegetali sono interconnesse mediante contatti sinaptici specializzati nel trasferimento di segnali elettrici, allora necessitano anche di appropriati neurotrasmettitori. Sorprendentemente le piante possiedono numerosi neurotrasmettitori (Roshchina, 2001) il cui ruolo nella comunicazione intercellulare delle piante rimane tutto da esplorare. Oltre ai neurotrasmettitori classici, nelle cellule vegetali è presente l'ormone vegetale auxina, che ad essi assomiglia sotto molti aspetti (Baluška et al., 2003a). Ad esempio l'auxina extracellulare è responsabile di una vasta gamma di risposte elettriche nelle piante (Cleland, 1977; Bates & Goldsmith, 1983; Vorobiev & Manusadzianas, 1983; Pickard, 1984; Goldsworthy & Rathore, 1985; Böttger & Hilgendorf, 1988; Miller & Gow 1989; Goldsworthy & Mina, 1991; Mina & Goldsworthy, 1991; Zimmermann et al., 1994). Oltre a ciò l'auxina modula l'attività di diversi canali ionici (Böttger & Hilgendorf, 1988; Zimmermann et al., 1994; Thomine et al., 1997; Becker & Hedrich, 2002) essenziali per la propagazione dei segnali elettrici (Ward et al., 1995) e nella conservazione delle altre proprietà della membrana plasmatica (vedi per es. Zbell & Wal-

ter-Back, 1988). L'auxina è responsabile anche delle oscillazioni del calcio citosolico libero e del pH (Felle, 1998) e la risposta elettrica della membrana plasmatica all'auxina esterna suggerisce un diretto coinvolgimento dell'H⁺-ATPase della membrana plasmatica (Felle et al., 1991).

L'auxina attiva l'H⁺-ATPase della membrana plasmatica (Kinoshita & Shimazaki, 1999) e promuove trasferimenti di ioni calcio simili a quelli indotti dalla gravistimolazione, mentre al contrario gli inibitori del trasporto auxinico quali l'NPA ed il TIBA interferiscono con le risposte indotte dalla gravità che coinvolgono ioni calcio (Plieth & Trewavas, 2002).

È importante sottolineare che il trasporto auxinico è sensibilmente modulato dalla gravità (Friml et al., 2002a; Ottenschläger et al., 2003) così come da molti altri fattori ambientali (Schrader et al., 2003).

In accordo con l'idea che la modalità di trasporto e il funzionamento della auxina siano simili a quelli dei neurotrasmettitori, il trasferimento dell'auxina è fortemente influenzato dalle sostanze actiniche (Muday, 2000; Muday & Murphy, 2002) ma non da quelle che agiscono sui microtubuli (Hasenstein et al., 1999).

Lo stimolo elettrico di crescita e polarità delle cellule vegetali richiede la presenza di auxina esogena (Goldsworthy & Rathore, 1985). A tale riguardo, l'auxina svolge gran parte delle sue sollecitazioni sulle cellule vegetali agendo dall'esterno (Diekmann et al., 1995; Tian et al., 1995; Steffens et al., 2001) e ciò implica il coinvolgimento del suo presunto recettore, la proteina 1 che lega l'auxina (ABP₁), la cui localizzazione non è stata ancora chiarita (Rück et al., 1993; Diekmann et al., 1995; Baulny et al., 2000; Steffens et al., 2001; Napier et al., 2002).

È importante notare che l'ABP₁ è evidentemente essenziale per l'assemblaggio e il corretto mantenimento delle sinapsi vegetali poiché sia la mutazione dell'ABP₁ in *Arabidopsis thaliana* che la soppressione antisense dell'ABP₁ nelle cellule di tabacco BY-2 hanno come risultato la formazione di *cross-wall* (sinapsi vegetali) aberranti e di file irregolari di cellule (Chen et al., 2001). Questi esempi confermano la bontà del modello simil-neurotrasmettitore per l'auxina ed il suo sistema di trasporto (Baluška et al., 2003a, Barlow et al., 2004). Così l'auxina oltre alle sue proprietà di simil-ormone e simil-morfogene (Jones, 1998; Friml, 2003; Bhalerao & Bennett, 2003), esibisce anche un comportamento da simil-neurotrasmettitore con comportamenti del tutto simili a quelli del neurotrasmettitore glutammato nelle sinapsi neuronali (Baluška et al., 2003a).

Un importante elemento a sostegno del fatto che l'auxina si comporta come un neurotrasmettitore deriva dagli studi sperimentali sul trasporto po-

lare nel cambio (Wodzicki, 1993; Wodzicki & Wodzicki, 1981; Wodzicki et al., 1979, 1999). Questi autori hanno mostrato come l'applicazione esterna dell'auxina sulle parti apicali dei segmenti del cambio induca un efflusso "ad onda" (ondulatorio) di auxina dalla parte basale di questi segmenti. Stranamente la velocità di propagazione di questo segnale indotto dall'auxina è molte più veloce dello stesso trasporto di auxina e può essere propagato anche contro la direzione principale del trasporto polare dell'auxina. L'importanza vitale dell'auxina per l'esistenza stessa delle piante, correlata alla sua natura simil-neurale oltre alle sue proprietà di ormone e morfogene è evidenziata anche dai dati che rivelano la natura molto antica di questa, piccola ma estremamente potente, molecola di segnalazione (Cooke et al., 2002, 2003; Poli et al., 2003).

Particolarmente interessante è la similarità fra la struttura dell'IAA e alcuni importanti neurotrasmettitori animali come la serotonina o la melatonina con cui l'acido indolacetico condivide gran parte del ciclo biosintetico (fig. 2).

Recentemente la messa a punto di un nuovo microelettrodo sensibile nei confronti dell'IAA ci ha permesso di costruire delle mappe "topografiche" dei flussi di IAA all'interno dell'apice radicale (Mancuso et al., 2005). La zona di transizione della radice è apparsa come la regione più interessata dai flussi

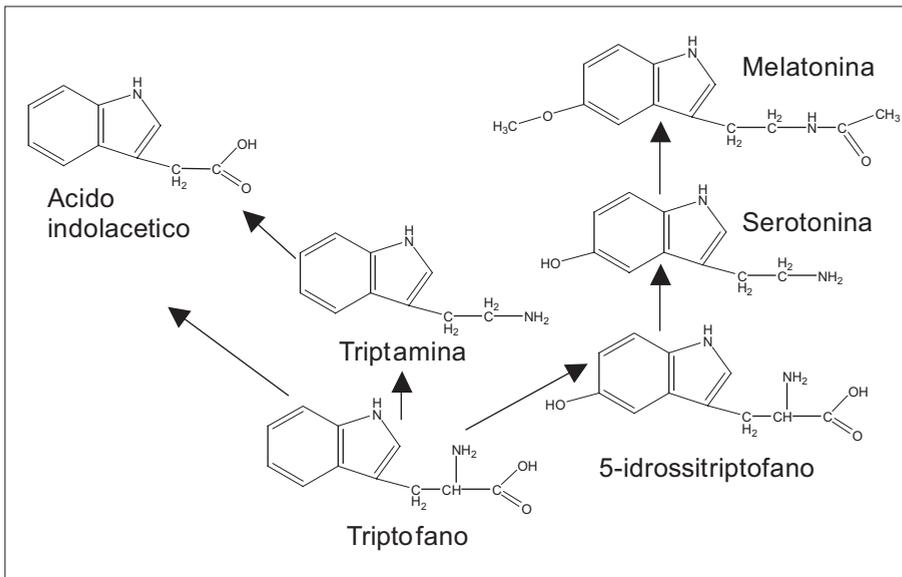


Fig. 2 Ciclo biosintetico dell'acido indolacetico (IAA) e di due importanti neurotrasmettitori: la serotonina e la melatonina

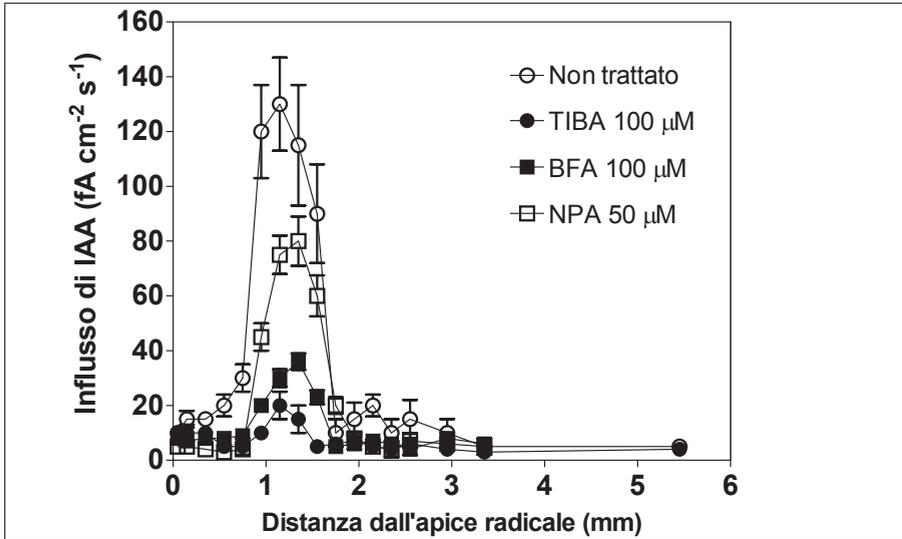


Fig. 3 Profilo dell'influsso di IAA lungo una singola radice a diverse distanze dall'apice ed effetto di inibitori del trasporto auxinico (TIBA, BFA e NPA)

auxinici con influssi di IAA fino a 7-8 volte superiori rispetto alle regioni limitrofe (fig. 3).

GLI APICI RADICALI AGISCONO COME CENTRI DI COMANDO NELLE PIANTE

Come già ricordato nell'introduzione, Charles Darwin fu il primo a proporre che un cervello vegetale diffuso fosse localizzato all'interno degli apici radicali in corrispondenza del "polo" anteriore del corpo vegetale (Darwin, 1880). I nostri risultati preliminari sono pienamente in accordo con questa, al tempo puramente speculativa, asserzione. Intuitivamente esistono molte buone ragioni perché nel corso dell'evoluzione le piante abbiano sviluppato i loro tessuti simil-celebrali negli apici radicali sepolti in profondità nella terra. Prima di tutto il suolo rappresenta un ambiente molto più stabile in confronto all'aria sia in termini di temperatura che di umidità ed è protetto dall'ozono atmosferico così come dalla radiazione UV solare. Inoltre in tal modo le radici sono protette dagli attacchi di animali che si nutrono di piante. Infine, lo *stem-pole* (il polo corrispondente al fusto) del corpo vegetale (la sua estremità posteriore) porta gli organi sessuali di riproduzione, mentre l'opposto polo radicale (l'estremità anteriore) è coerentemente il luogo delle attività simil-neurali (fig. 4).

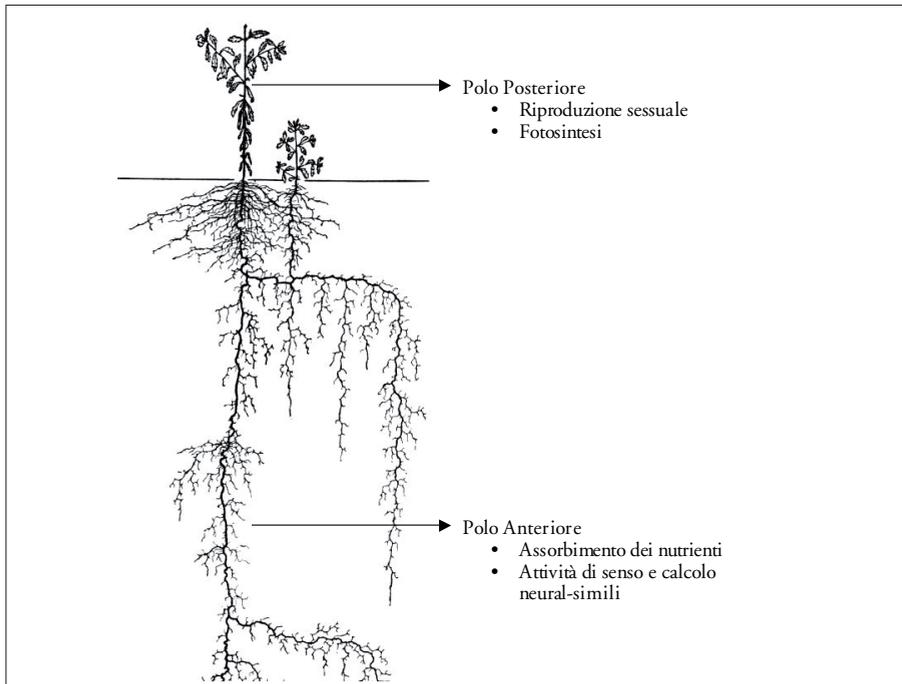


Fig. 4 Rappresentazione della differenziazione nelle piante, secondo Darwin, fra il polo anteriore sede delle attività di calcolo e il polo posteriore sede della riproduzione sessuale

È importante ricordare che gli apici radicali sono costituiti da tre zone distinte (fig. 5), l'interazione tra le quali garantisce l'efficace esplorazione del suolo alla ricerca sia dei nutrienti che dell'acqua.

Sotto questo aspetto è interessante osservare come una singola mutazione nel locus *TOPLESS* sia in grado di promuovere la trasformazione degli apici dei germogli in apici radicali in embrioni di *Arabidopsis*. L'elongazione delle cellule radicali è molto più rapida di quella delle cellule dei germogli e questa peculiarità non consente nessuna divisione cellulare nella zona di rapida elongazione. Al contrario nelle cellule dei germogli la divisione e l'elongazione cellulare si verificano contemporaneamente. La netta distinzione tra le regioni di divisione ed elongazione negli apici radicali ci consente di identificare una regione, detta zona di transizione, interposta tra le suddette e più note regioni apicali. Le cellule di questa zona di transizione mostrano una singolare (cito)architettura, con i nuclei in posizione centrale, circondati da microtubuli perinucleari che si irradiano verso le zone cellulari periferiche. Noi supponiamo che questa configurazione sia perfettamente adeguata sia per la percezione che per la trasmissione di segnali da e verso i nuclei. Poiché

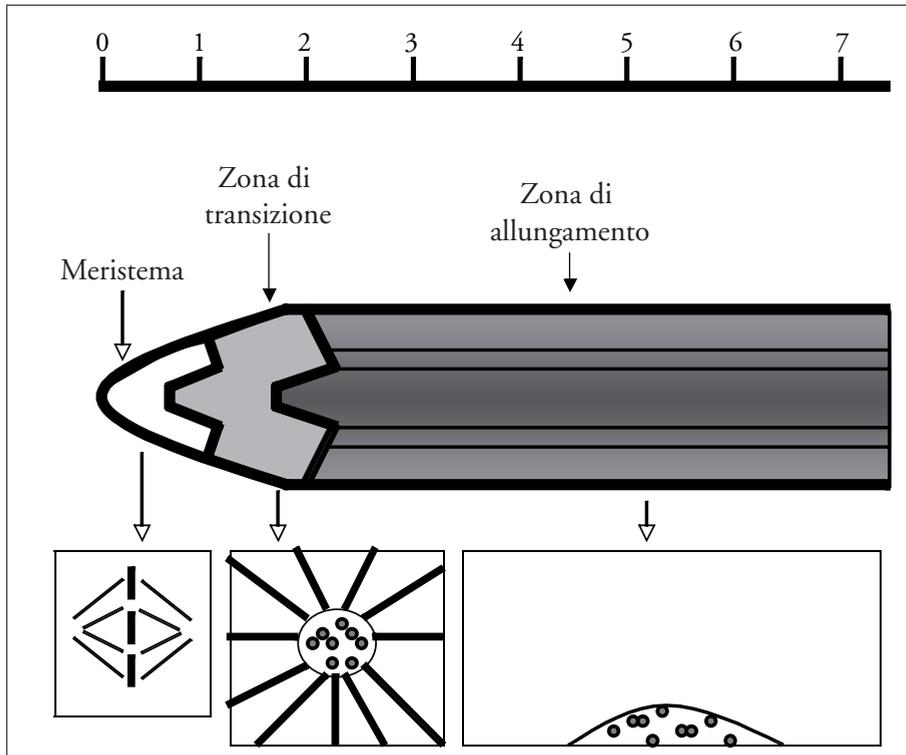


Fig. 5 *Rappresentazione schematica delle diverse regioni anatomiche dell'apice radicale*

a queste cellule non sono richiesti ardui compiti come la divisione cellulare o la rapida elongazione cellulare, esse possono impiegare tutte le loro risorse nella percezione e nella elaborazione dei segnali ricevuti dall'ambiente. È interessante osservare che gli apici radicali si comportano come siti per la percezione dello stimolo del freddo (Goulas et al., 2003) così come della siccità (Blake & Ferrell, 1977), e trasmettano queste informazioni alle parti aeree della pianta ed agli apici vegetativi (Chamberlain et al., 2001; Dicke & Dijkman, 2001).

A sostegno dell'idea di apici radicali che ospitano tessuti vegetali simil-neurali, è accertato che il trasporto polare dell'auxina si realizza attraverso percorsi molto complessi all'interno degli apici radicali, con le cuffie radicali che fungono da centri di redistribuzione (Sabatini et al., 1999; Friml et al., 2002a,b). Inoltre la massima concentrazione di auxina (Sabatini et al., 1999; Jiang & Feldman, 2003) è localizzata in corrispondenza del centro di quiescenza e degli statociti della cuffia radicale. È importante sottolineare

che questa massima concentrazione di auxina risponde alla gravitostimolazione (Rashotte et al., 2001; Ottensschläger et al., 2003; Boonsirichai et al., 2003) ed alla esposizione ad auxina extracellulare (Ottensschläger et al., 2003). Per quanto riguarda questo secondo aspetto, livelli anche minimi di auxina esterna applicata alle radici inibiscono la crescita mentre livelli molto maggiori di auxina stimolano la crescita dei tessuti vegetali del fusto e delle foglie. L'auxina esterna induce anche una significativa redistribuzione dei microtubuli corticali (Blancaflor & Hasenstein, 1995; Baluška et al., 1996b). Risposte simili da parte dei microtubuli sono state osservate anche in seguito ad esposizione degli apici radicali al glutammato ed è stato provato che i recettori glutammato sono fondamentali per questa risposta (Sivaguru et al., 2003). Inoltre, i cationi alluminio, tossici per i neuroni (Deleers et al., 1986; Trombley, 1998), mimano l'azione del glutammato e inibiscono il trasporto basipeto dell'auxina (Kollmeier et al., 2000). I flussi di ioni calcio controllati dal glutammato sono piuttosto consistenti negli apici radicali al contrario di quanto avviene nelle foglie e nei cotiledoni dove i flussi di ioni calcio mostrano di essere poco influenzati dal glutammato esterno (Dennison & Spalding, 2000). Cosa ancora più importante, la parte distale della zona di transizione rappresenta la porzione dell'intera pianta (Sivaguru et al., 1998, 1999; Kollmeier et al., 2000) più sensibile all'alluminio ed è anche nota come la parte della radice più sensibile nei confronti dell'auxina e degli ioni calcio esogeni (Ishikawa & Evans, 1992, 1993; Baluška et al., 1996a,b). È interessante notare come le cellule della porzione distale della zona di transizione rispondano alla esposizione all'alluminio inibendo l'attività respiratoria, riducendo l'ATP e producendo specie ossigenate reattive (ROS) (Yamamoto et al., 2002, 2003; Boscolo et al., 2003).

L'elevata sensibilità mostrato dagli apici radicali nei confronti dell'auxina è coerente con il cospicuo numero di sinapsi in essi presenti, ed in particolare nella zona di transizione che si comporta come un tessuto simil-neurale. Infatti la zona di transizione risulta essere una zona cruciale dal punto di vista sensorio, ricevendo e rispondendo ad una vasta gamma di segnali esterni e di sollecitazioni alla crescita (Baluška et al., 1994, 2001). La suddivisione in zone degli apici radicali in attiva crescita (Baluška et al., 1994, 2001) permette la sincronizzazione delle attività cellulari e delle risposte elettriche. Proprio come il cervello, essa rappresenta il più ampio serbatoio di ossigeno e mostra oscillazioni ritmiche (fig. 6) nell'assorbimento di ossigeno, potassio e calcio (Mancuso et al., 2005). Tale comportamento di cellule radicali anatomicamente raggruppate riflette il modello sincrono ed oscillatorio dei

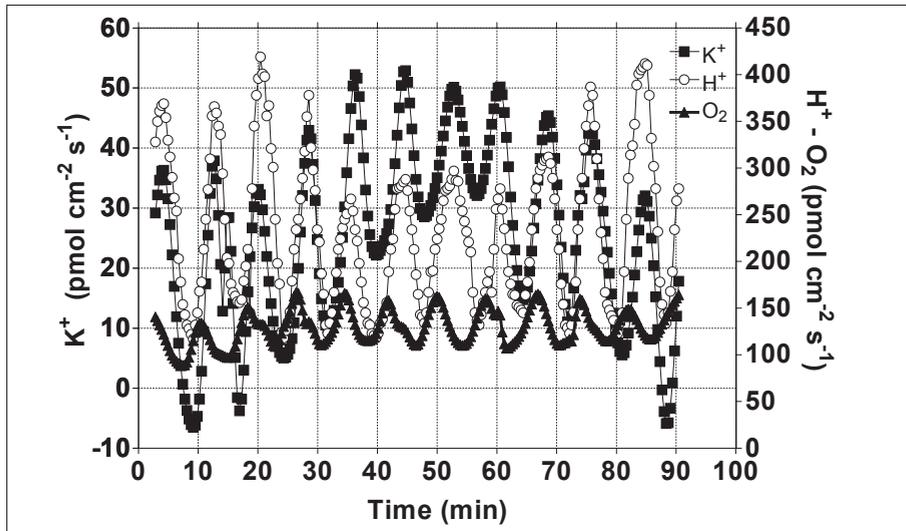


Fig. 6 Andamento ritmico dei flussi di K^+ , H^+ e O_2 nella zona di transizione dell'apice radicale

neuroni anatomicamente raggruppati che governano la rete sensi-motoria nel cervello (Engel et al., 2001; Harris et al., 2003). Se alcune di queste proprietà fisiche oscillatorie fossero accoppiate al controllo della crescita cellulare, allora esse potrebbero essere correlate ai movimenti nutazionali delle radici (Barlow et al., 1994; Shabala & Newman, 1997b). È importante notare che studi preliminari da noi condotti rivelano come le oscillazioni ritmiche dell'assorbimento di ossigeno nella zona di transizione di apici radicali di mais rispondono con estrema rapidità (entro pochi secondi) alla gravistimolazione (fig. 7) (Mancuso et al., 2005) così come alle ferite ed ad altri stress applicati in modo selettivo agli apici vegetativi delle giovani piante di mais (S. Mancuso et al., dati non pubblicati). Misure effettuate a livello di singole cellule radicali mostrano come un incremento dell'assorbimento di ossigeno si verifichi quasi subito, con un tempo di induzione di 2-3 secondi, dopo l'arrivo di un potenziale d'azione prodotto dalla stimolazione locale dell'apice radicale. Questa situazione è quasi identica a quella registrata per i singoli neuroni nel cervello animale (Thompson et al., 2003). Comunque, quali processi cellulari regolano questa rapida trasmissione di segnali tra gli apici vegetativi (dei germogli) e quelli radicali, responsabile della risposta quasi immediata da parte delle cellule della zona di transizione degli apici radicali e se le piante posseggano tessuti deputati a ciò, sono domande cruciali ancora prive di risposta.

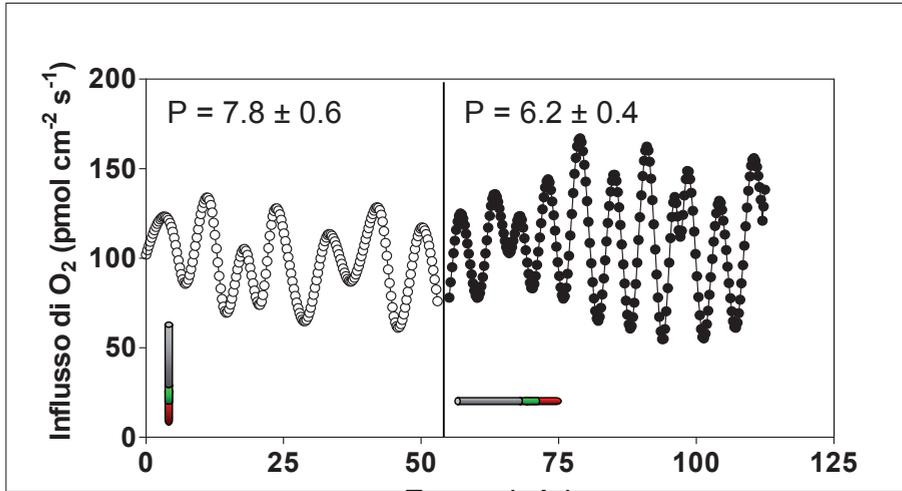


Fig. 7 *Variazione nel periodo delle oscillazioni del flusso di ossigeno, nella zona di transizione di radici sottoposte a gravistimolazione*

PREVISIONI

Questa visione d'insieme dei dati concernenti gli aspetti cognitivi delle piante superiori chiarisce il fatto che sebbene le piante siano immobili in senso generale e manchino delle più ovvie attività cerebrali possedute dagli animali e dall'uomo, tuttavia esse sono in grado di esibire attributi di un comportamento intelligente oltre che essere dotate di molecole "nervose", come le sinaptogamine, ed i recettori glutammato controllati dal sistema glutammato/glicina, che potrebbero sostenere una comunicazione intercellulare simil-sinaptica nelle piante. Senza dubbio, i recenti sviluppi nel campo della biologia cellulare vegetale hanno permesso l'identificazione di sinapsi vegetali (Baluška et al., 2003b,c; Barlow et al. 2004), che costituiscono un dato innovativo nella biologia del sistema nervoso vegetale.

Sono necessari approfondimenti sulle molecole che agiscono da simil-neurotrasmettitori vegetali e sui loro recettori. Gli studi futuri dovranno essere mirati alla maggiore comprensione delle sinapsi vegetali e del carattere simil-nervoso del tessuto vascolare. La biologia cellulare e molecolare dovrebbe rivelare quali siano le molecole che regolano la costruzione ed il mantenimento delle sinapsi vegetali, mentre l'elettrofisiologia dovrebbe cercare di spiegare l'impatto dei sistemi di segnalazione sulla comunicazione sinaptica intercellulare nelle piante. Gli attuali sviluppi metodologici nella biologia cellulare

vegetale offre eccellenti prospettive per il raggiungimento di questi obiettivi. Ci attendono tempi emozionanti nei quali la scienza vegetale sarà rivoluzionata. Ciò porterà ad un maggiore apprezzamento del regno vegetale e metterà in evidenza le caratteristiche comuni che legano insieme la comunità degli organismi viventi.

BIBLIOGRAFIA

- ALVAREZ M. E., PENNELL R. I., MEIJER P. -J., ISHIKAWA A., DIXON R. A. & LAMB C. (1998): *Reactive oxygen intermediates mediate a systemic signal network in the establishment of plant immunity*, «Cell», 92, pp. 773-784.
- BALUŠKA F., BARLOW P. W. & KUBICA Š. (1994): *Importance of the post-mitotic 'isodiametric' growth (PIG) region for growth and development of roots*, «Plant & Soil», 167, pp. 31-42.
- BALUŠKA F., BARLOW P. W. & VOLKMANN D. (1996a): *Complete disintegration of the microtubular cytoskeleton precedes its auxin-mediated reconstruction in postmitotic maize root cells*, «Plant Cell Physiol», 37, pp. 1013-1021.
- BALUŠKA F., BARLOW P. W. & VOLKMANN D. (1996b): *Root cap mucilage and extracellular calcium as modulators of cellular growth in postmitotic growth zones of the maize root apex*, «Bot. Acta», 109, pp. 25-34.
- BALUŠKA F., BARLOW P. W. & VOLKMANN D. (2000): *Actin and myosin VIII in developing root cells*, in: *Actin: a dynamic framework for multiple plant cell functions*, Staiger CJ, Baluška F, Volkmann D, Barlow PW (eds), Kluwer Academic Publishers, Dordrecht, The Netherlands, pp. 457-476.
- BALUŠKA F., ŠAMAJ J. & MENZEL D. (2003a): *Polar transport of auxin: carrier-mediated flux across the plasma membrane or neurotransmitter-like secretion?* «Trends Cell Biol», 13, pp. 282-285.
- BALUŠKA F., ŠAMAJ J., HLAVACKA A., KENDRICK-JONES J. & VOLKMANN D. (2003c): *Actin-dependent fluid-phase endocytosis in inner cortex cells of maize root apices*, «J. Exp. Bot.», in press.
- BALUŠKA F., ŠAMAJ J., WOJTASZEK P., VOLKMANN D. & MENZEL D. (2003d): *Cytoskeleton – plasma membrane – cell wall continuum: emerging links revisited*, «Plant Physiol», 136, pp. 482-491.
- BALUŠKA F., VOLKMANN D. & BARLOW P. W. (2001): *A polarity crossroad in the transition growth zone of maize root apices: cytoskeletal and developmental implications*, «J. Plant Growth Regul», 20, pp. 170-181.
- BALUŠKA F., WOJTASZEK P., VOLKMANN D. & BARLOW P. W. (2003b): *The architecture of polarized cell growth: the unique status of elongating plant cells*, «BioEssays», 25, pp. 569-576.
- BARLOW P. W., VOLKMANN D. & BALUŠKA F. (2004): *Polarity in roots: tubulin-based cell bodies and actin-based plant synapses direct polar auxin transport and polarised development*, in: Lindsey K (ed), *Polarity in Plants*, Blackwell, Oxford, UK, in press.
- BARLOW P.W. (1999): *Living plant systems: How robust are they in the absence of gravity?* «Adv. Space Res.», 23/12, pp. 1975-1986.
- BATES G. W. & GOLDSMITH M. H. M. (1983): *Rapid response of the plasma membrane potential in oat coleoptiles to auxin and other weak acids*, «Planta», 159, pp. 231-237.

- BAULY J. M., SEALY I. M., MACDONALD H., BREARLEY J., DROGE S., HILLMER S., ROBINSON D. G., VENIS M. A., BLATT M. R., LAZARUS C. M. & NAPIER R. M. (2000): *Overexpression of auxin-binding protein enhances the sensitivity of guard cells to auxin*, «Plant Physiol», 124, pp. 1229-1238.
- BECKER D. & HEDRICH R. (2002): *Channelling auxin action: modulation of ion transport by indole-3-acetic acid*, «Plant Molec. Biol.», 49, pp. 349-356.
- BEHRENS H. M., GRADMANN D. & SIEVERS A. (1985): *Membrane-potential responses following gravistimulation in roots of *Lepidium sativum* L.* «Planta», 163, pp. 463-472.
- BEILBY M. J. (1984): *Calcium and plant action potential*, «Plant Cell Environm», 7, pp. 415-421.
- BISCHOFF F., MILLAR A. J., KAY S. A. & FURUYA M. (1997): *Phytochrome-induced intercellular signalling activates cab::luciferase gene expression*, «Plant J.», 12, pp. 839-849.
- BOONSICHIRAI K., SEDBROOK J. C., CHEN R., GILROY S. & MASSON P. H. (2003): *ARG1 is a peripheral membrane protein that modulates gravity-induced cytoplasmic alkalization and lateral auxin transport in plant statocytes*, «Plant Cell», 14, in press.
- BOSE J. C. (1926): *The Nervous Mechanism of Plants*, Langmans, Green and Company, London, New York.
- BOSSEN M. E., TRETYN A., KENDRICK R. E. & VREDENBERG W. J. (1991): *Comparison between swelling of etiolated wheat (*Triticum aestivum* L.) protoplasts induced by phytochrome and α -naphthaleneacetic acid, benzylaminopurine, gibberellic acid, abscisic acid and acetylcholine*, «J. Plant Physiol», 137, pp. 706-710.
- BRENNER E. D., MARTINEZ-BARBOZA N., CLARK A. P., LIANG Q. S., STEVENSON D. W. & CORRUZZI G. M. (2000): *Arabidopsis mutants resistant to S(+)- β -methyl- α , β -diaminopropionic acid, a cycad-derived glutamate receptor agonist*, «Plant Physiol», 124, pp. 1615-1625.
- BURDON-SANDERSON J. (1973): *Note on the electrical phenomena which accompany irritation of the leaf of *Dionea muscipula* in the excited and unexcited states*, «Proc. R. Soc. Lond.», 21, pp. 491-496.
- CHEN J. -G., ULLAH H., YOUNG J. C., SUSSMAN M. R. & JONES A. M. (2001): *ABPI is required for organized cell elongation and division in Arabidopsis embryogenesis*, «Genes Dev», 15, pp. 902-911.
- CLELAND R. E., PRINS H. B. A., HARPER J. R. & HIGINBOTHAM N. (1977): *Rapid hormone-induced hyperpolarization of the oat coleoptile transmembrane potential*, «Plant Physiol», 59, pp. 395-397.
- COLLINGS D. A., WHITE R. G. & OVERALL R. L. 1992. *Ionic current changes associated with the gravity-induced bending response in roots of *Zea mays* L.*, «Plant Physiol», 100, pp. 1417-1426.
- DARWIN C. (1880): *The Power of Movements in Plants* (assisted by FRANCIS DARWIN), John Murray, London.
- DAS V., NAL B., ROUMIER A., MEAS-YEDID V., ZIMMER C., OLIVO-MARIN J. -C., ROUX P., DAUTRY-VARSAT A. & ALCOVER A. (2002): *Membrane – cytoskeleton interactions during the formation of the immunological synapse and subsequent T-cell activation*, «Immunol. Rev.», 189, pp. 123-135.
- DAVIES E. & SCHUSTER A. (1981): *Intercellular communication in plants: evidence for a rapidly generated, bidirectionally transmitted wound signal*, «Proc. Natl. Acad. Sci. USA», 78, pp. 2422-2426.
- DAVIES E. (1987): *Action potentials as multifunctional signals in plants: a unifying hypothesis to explain apparently disparate wound responses*, «Plant Cell Environm», 10, pp. 623-631.

- DIEKMANN W., VENIS M. A. & ROBINSON D. G. (1995): *Auxins induce clustering of auxin-binding protein at the surface of maize coleoptile protoplasts*, «Proc. Natl. Acad. Sci. USA», 92, pp. 3425-3429.
- DUSTIN M. L. & COLMAN D. R. (2002): *Neural and immunological synaptic relations*, «Science», 298, pp. 785-789.
- DUSTIN M. L. & COOPER J. A. (2000): *The immunological synapse and the actin cytoskeleton: molecular hardware for T cell signaling*, «Nat. Immunol.», 1, pp. 23-29.
- DZIUBINSKA H., FILEK M., KOSCIELNIAK J & TREBACZ K. (2003): *Variation and action potentials evoked by thermal stimuli accompany enhancement of ethylene emission in distant non-stimulated leaves of Vicia faba minor seedlings*, «J. Plant Physiol.», 160, pp. 1203-1210.
- DZIUBINSKA H., PASZEWSKI A., TREBACZ K. & ZAWADZKI T. (1983): *Electrical activity of the liverwort Conocephalum conicum: the all-or-nothing law, strength-duration relation, refractory periods and intracellular potentials*, «Physiol Plant.», 57, pp. 279-284.
- ENGEL A. K., FRIES P. & SINGER W. (2001): *Dynamic predictions: oscillations and synchrony in top-down processing*, «Nat. Rev. Neurosci.», 2, pp. 704-716.
- FELLE H., PETERS W. & PALME K. (1991): *The electrical response of maize to auxins*. *Biochim. Biophys.*, «Acta», 1064, pp. 199-204.
- FEWELL J. H. (2003): *Social insects networks*, «Science», 301, pp. 1867-1870.
- FRACHISSE J. -M., DESBIEZ M. -O. & THELLIER M. (1985): *Transmission of a traumatic signal via a wave of electric depolarization, and induction of correlations between the cotyledonary buds in Bidens pilosus*, «Physiol Plant», 64, pp. 48-52.
- FRIML J. (2003): *Auxin transport – shaping the plant*, «Curr. Opin. Plant Biol.», 6, pp. 7-12.
- FRIML J., BENKOVÁ E., BLILOU I., WISNIEWSKA J., HAMANN T., LIUNG K., WOODY S., SANDBERG G., SCHERES B., JÜRGENS G. & PALME K. (2002b): *AtPIN4 mediates sink-driven auxin gradients and root patterning in Arabidopsis*, «Cell», 108, pp. 661-673.
- FRIML J., WISNIEWSKA J., BENKOVÁ E., MEDGEN K. & PALME K. (2002a): *Lateral relocation of auxin efflux regulator PIN3 mediates tropism in Arabidopsis*, «Nature», 415, pp. 806-809.
- FROMM J. & ESCHRICH W. (1993): *Electric signals released from roots of willow (Salix viminalis L.) change transpiration and photosynthesis*, «J. Plant Physiol.», 141, pp. 673-680.
- FULLER C. L., BRACIALE V. L. & SAMELSON L. E. (2003): *All roads lead to actin: the intimate relationship between TCR signaling and the cytoskeleton*, «Immunol. Rev.», 191, pp. 220-236.
- GARTZKE J., LANGE K. (2002): *Cellular target of weak magnetic fields: ionic conduction along actin filaments of microvilli*, «Am. J. Physiol. Cell Physiol.», 283, pp. C1333-C1346.
- GELDNER N., ANDERS N., WOLTERS H., KEICHER J., KORNBERGER W., MULLER P., DELBARRE A., UEDA T., NAKANO A. & JÜRGENS G. (2003): *The Arabidopsis GNOM ARF-GEF mediates endosomal recycling, auxin transport, and auxin-dependent plant growth*, «Cell», 112, pp. 219-230.
- GELDNER N., FRIML J., STIERHOF Y. D., JÜRGENS G. & PALME K. (2001): *Auxin transport inhibitors block PIN1 cycling and vesicle trafficking*, «Nature», 413, pp. 425-428.
- GERKE V. & MOSS S. E. (2002): *Annexins: from structure to function*, «Physiol. Rev.», 82, pp. 331-371.
- GOH C. -H., NAM H. G. & PARK Y. S. (2003): *Stress memory in plants: a negative regulation of stomatal response and transient induction of rd22 gene to light in abscisic acid-entrained*

- ned Arabidopsis plants*, «Plant J.», 36, in press.
- GOLDSWORTHY A. & MINA M. G. (1991): *Electrical patterns of tobacco cells in media containing indole-3-acetic acid or 2, 4-dichlorophenoxyacetic acid*, «Planta», 183, pp. 368-373.
- GOLDSWORTHY A. & RATHORE K. S. (1985): *The electrical control of growth in plant tissue cultures: the polar transport of auxin*, «J. Exp. Bot.», 36, pp. 1134-1141.
- GOLDSWORTHY A. (1983): *The evolution of plant action potentials*, «J. Theor. Biol.», 103, pp. 645-648.
- GOULAS E., DILY F. L. & OURRY A. (2003): *Effects of a cold treatment of the root system on white clover (Trifolium repens L.) morphogenesis and nitrogen reserve accumulation*. «J. Plant Physiol.», 160, pp. 893-902.
- GREBE M., XU J., MÖBIUS W., UEDA T., NAKANO A., GEUZE H. J., ROOK M. B. & SCHERES B. (2003): *Arabidopsis sterol endocytosis involves actin-mediated trafficking via ARA6-positive early endosomes*. «Curr. Biol.», 13, pp. 1378-1387.
- HARRIS H. (1999): *The Birth Of The Cell*, Yale University Press, New Haven and London.
- HARRIS K. D., CSICSVARI J., HIRASE H., DRAGOI G. & BUSZÁKI G. (2003): *Organization of cell assemblies in the hippocampus*, «Nature», 424, pp. 552-556.
- HOLLAND N. D. (2003): *Early central nervous system evolution: an era of skin brains?*, «Nat. Rev. Neurosci.», 4, pp. 1-11.
- HUA J., GRISAFI P., CHENG S. -H. & FINK G. R. (2001): *Plant growth homeostasis is controlled by the Arabidopsis BON1 and BAP1 genes*, «Genes Dev.», 15, pp. 2263-2272.
- HUPPA J. B., GLEIMER M., SUMEN C. & DAVIS M. M. (2003): *Continuous T cell receptor signaling required for synapse maintenance and full receptor activation*, «Nat. Immunol.», 4, pp. 749-755.
- HUSSEY P. J., HAWKINS T. J., IGARASHI H., KALORITI D. & SMERTENKO A. (2002): *The plant cytoskeleton: recent advances in the study of the plant microtubule-associated proteins MAP-65, MAP-190 and the Xenopus MAP215-like protein, MOR1*, «Plant Molec. Biol.», 50, pp. 915-924.
- ISHIKAWA H. & EVANS M. L. (1992): *Induction of curvature in maize roots by calcium or by thigmostimulation. Role of the postmitotic isodiametric growth zone*, «Plant Physiol.», 100, pp. 762-768.
- ISHIKAWA H. & EVANS M. L. (1993): *The role of the distal elongation zone in response of maize roots to auxin and gravity*, «Plant Physiol.», 102, pp. 1203-1210.
- JAMBUNATHAN N., SIANI J. M. & McNELIS T. W. (2001): *A humidity-sensitive Arabidopsis copine mutant exhibits precocious death and increased disease resistance*, «Plant Cell», 13, pp. 2225-2240.
- JIANG K. & FELDMAN L. J. (2003): *Root meristem establishment and maintenance: the role of auxin*, «J. Plant Growth. Regul.», 21, pp. 432-440.
- JONES A. M. (1998): *Auxin transport: down and out and up again*, «Science», 282, pp. 2201-2202.
- KINOSHITA T. & SHIMAZAKI K. (1999): *Blue light activates the plasma membrane H⁺-ATPase by phosphorylation of the C-terminus in stomatal guard cells*, «EMBO J.», 18, pp. 5548-5558.
- KOLLMEIER M., FELLE H. H. & HORST W. J. (2000): *Genotypical differences in aluminum resistance of maize are expressed in the distal part of the transition zone. Is reduced basipetal auxin flow involved in inhibition of root elongation by aluminum?*, «Plant Physiol.», 122, pp. 945-956.
- LAUGHLIN S. B. & SEJNOWSKI T. J. (2003): *Communication in neuronal networks*, «Scien-

- ce», 301, pp. 1870-1874.
- LLOYD C. W. & HUSSEY P. J. (2001): *Microtubule-associated proteins in plants – why we need a MAP*, «Nat. Rev. Mol. Cell Biol.», 2, pp. 40-47.
- LONG J. A., WOODY S., POETHING S., MEYEROWITZ E. M. & BARTON M. K. (2002): *Transformation of shoots into roots in Arabidopsis embryos mutant at the TOPLESS locus*, «Development», 129, pp. 2297-2306.
- LOVE C., WU M., SALIC A., EVANS L., LANDER E., STANGE-THOMANN N., GRUBER C. E., GERHART J. & KIRSCHNER M. (2003): *Anteroposterior patterning in hemichordates and the origins of the chordate nervous system*, «Cell», 113, pp. 853-865.
- MANCUSO S. (1999): *Hydraulic and electrical transmission of wound-induced signals in Vitis vinifera*, «Aust. J. Plant Physiol.», 26, pp. 55-61.
- MANCUSO S., MARRAS A.M., VOLKER M., BALUSKA F. (2005): *Non-invasive and continuous recordings of auxin fluxes in intact root apex with a carbon-nanotube-modified and self-referencing microelectrode*, «Anal. Biochem», 341, pp. 344-351.
- MANCUSO S., MUGNAI S., AZZARELLO E., SCHICK A., BALUSKA F., VOLKMANN D. (2005): *Gravity-regulated oxygen uptake in root apices*, «International Botanical Congress», Vienna July 13 to July 20, 2005
- MANCUSO S., SHABALA S., SHABALA L., GRADMANN D., CHEN Z., NEWMAN I. (2005): *Oscillations in plant membrane-transport activity: model predictions, experimental validation, and physiological implications*, «J. Exp. Bot.», in press.
- MEAGHER R. B. & FECHHEIMER M. (2003): *The Arabidopsis cytoskeletal genome*, in *The Arabidopsis Book*, Meyerowitz, E. M. & Somerville, C. R. (eds.), American Society of Plant Biologists (<http://www.aspb.org/publications/arabidopsis>).
- MILLER A. L. & GOW N. A. R. (1989): *Correlation between root-generated ionic currents, pH, fusicoccin, indoleacetic acid, and growth of the primary root of Zea mays*, «Plant Physiol.», 89, pp. 1198-1206.
- MINA M. G. & GOLDSWORTHY A. (1991): *Changes in the electrical polarity of tobacco cells following the application of weak external currents*, «Planta», 186, pp. 104-108.
- MOMONOKI Y. S. (1992): *Occurrence of acetylcholine-hydrolyzing activity at the stele-cortex interface*, «Plant Physiol.», 99, pp. 130-133.
- OTTENSCHLÄGER I., WOLFF P., WOLVERTON C., BHALERAO R. P., SANDBERG G., ISHIKAWA H., EVANS M. & PLAME K. (2003): *Gravity-regulated differential auxin transport from columella to lateral root cap cells*, «Proc. Natl. Acad. Sci. USA», 100, pp. 2987-2991.
- PETERSEN M., BRODERSEN P., NAESTED H., ANDREASSON E., LINDHART U., JOHANSEN B., NIELSEN H. B., LACY M., AUSTIN M. J., PARKER J. E., SHARMA S. B., KLESSIG D. F., MARTIENSSON R., MATTSSON O., JENSEN A. B. & MUNDY J. (2000): *Arabidopsis MAP kinase 4 negatively regulates systemic acquired resistance*, «Cell», 103, pp. 1111-1120.
- PICKARD B. G. (1973): *Action potentials in higher plants*, «Bot. Rev.», 39, pp. 172-201.
- PICKARD B. G. (1984): *Voltage transients elicited by sudden step-up of auxin*, «Plant Cell Environm.», 7, pp. 171-178.
- PLIETH C. & TREWAVAS A. J. (2002): *Reorientation of seedlings in the earth's gravitational field induces cytosolic calcium transients*, «Plant Physiol.», 129, pp. 786-796.
- RASHOTTE A. M., DELONG A. & MUDAY G. K. (2001): *Genetic and chemical reductions in protein phosphatase activity alter auxin transport, gravity response, and lateral root growth*, «Plant Cell», 13, pp. 1683-1697.
- RHODES J. D., THAIN J. F. & WILDON D. C. (1996): *The pathway for systemic electrical signal conduction in the wounded tomato plant*, «Planta», 200, pp. 50-57.
- RÜCK A., PALME K., VENIS M. A., NAPIER R. M. & FELLE H. (1993): *Patch-clamp analysis*

- establishes a role for an auxin binding protein in the auxin stimulation of the plasma membrane current in Zea mays protoplasts*, «Plant J.», 4, pp. 41-46.
- SABATINI S., BEIS D., WOLKENFELT H., MURFETT J., GUILFOYLE T., MALAMY J., BENFEY P., LEYSER O., BECHTOLD N., WEISBEEK P. & SCHERES B. (1999): *An auxin-dependent distal organizer of pattern and polarity in the Arabidopsis root*, «Cell», 99, pp. 463-472.
- SACHS T. (2003): *Collective specification of cellular development*, «BioEssays», 25, pp. 897-903.
- SCHRADER J., BABA K., MAY S. T., PALME K., BENNETT M., BHALERAO R. P. & SANDBERG G. (2003): *Polar auxin transport in the wood-forming tissues of hybrid aspen is under simultaneous control of developmental and environmental signals*, «Proc. Natl. Acad. Sci. USA», 100, pp. 10096-10101.
- SCHÜTZ I. & FURUYA M. (2001): *Evidence for type II phytochrome-induced signalling leading to cab::luciferase gene expression in tobacco cotyledons*, «Planta», 212, pp. 759-764.
- SHELP B. J., BOWN A. W. & MCLEAN M. D. (1999): *Metabolism and functions of gamma-aminobutyric acid*, «Trends Plant Sci.», 4, pp. 446-452.
- SHIMMEN T. (2001a): *Involvement of receptor potentials and action potentials in mechanoperception in plants*, «Aust. J. Plant Physiol.», 28, pp. 567-576.
- SHIMMEN T. (2001b): *Electrical pressure of 'death message' in Chara: involvement of turgor pressure*, «Plant Cell Physiol.», 42, pp. 366-373.
- SIMONS P. (1981): *The role of electricity in plant movements*, «New Phytol.», 87, pp. 11-37.
- SIMONS P. (1992): *The Action Plant*, Blackwell Publishers, Oxford, England
- SIVAGURU M. & HORST W. J. (1998): *The distal part of the transition zone is the most aluminum-sensitive apical root zone of maize*, «Plant Physiol.», 116, pp. 155-163.
- SIVAGURU M., BALUŠKA F., VOLKMAN D., FELLE H. H. & HORST W. J. (1999): *Impacts of aluminum on the cytoskeleton of the maize root apex. Short-term effects on the distal part of the transition zone*, «Plant Physiol.», 119, pp. 1073-1082.
- STANKOVIC B. & DAVIES E. (1996): *Both action potential and variation potential induce proteinase inhibitor gene expression in tomato*, «FEBS Lett.», 390, pp. 275-279.
- STEFFENS B., FECKLER C., PALME K., CHRISTIAN M., BÖTTGER M. & LÜTHEN H. (2001): *The auxin signal for protoplast swelling is perceived by extracellular ABPI*, «Plant J.», 27, pp. 591-599.
- SUN Q., YODA K., SUZUKI M. & SUZUKI H. (2003): *Vascular tissue in the stem and roots of woody plants can conduct light*, «J. Exp. Bot.», 54, pp. 1627-1635.
- TANADA T. & VINTEN-JOHANSEN C. (1980): *Gravity induces fast electrical field change in soybean hypocotyl*, «Plant Cell Environm.», 3, pp. 127-130.
- THELLIER M., DESBIEZ M. O., CHAMPAGNAT P. & KERGOSIEN Y. (1982): *Do memory processes occur also in plants?*, «Physiol. Plant.», 56, pp. 281-284.
- THOMINE S., LELIEVRE F., BOUFFLET M., GUERN J. & BARBIER-BRYGOO H. (1997): *Anion-channel blockers interfere with auxin responses in dark-grown Arabidopsis hypocotyls*, «Plant Physiol.», 115, pp. 533-542.
- THOMPSON J. K., PETERSON M. R. & FREEMAN R. D. (2003): *Single-neuron activity and tissue oxygenation in the cerebral cortex*, «Science», 299, pp. 1070-1072.
- TIAN H., KLÄMBT D. & JONES A. M. (1995): *Auxin-binding protein 1 does not bind auxin within the endoplasmic reticulum despite this being the predominant subcellular location for this hormone receptor*, «Proc. Natl. Acad. Sci. USA», 270, pp. 26962-26969.
- TREWAVAS A. (2002): *Mindless mastery*, «Nature», 415, pp. 841.
- TREWAVAS A. (2003): *Aspects of plant intelligence*, «Ann. Bot.», 92, pp. 1-20.

- TURANO F. J., MUHITCH M. J., FELKER F. C. & MCMAHON M. B. (2002): *The putative glutamate receptor 3.2 from Arabidopsis thaliana (AtGLR3.2) is an integral membrane peptide that accumulates in rapidly growing tissues and persists in vascular-associated tissues*, «Plant Sci.», 163, pp. 43-51.
- VIAN A., HENRY-VIAN C., SCHANTZ R., LEDOIGT G., FRACHISSE J. -M., DESBIEZ M. -O. & JULIEN J. -L. (1996): *Is membrane potential involved in calmodulin gene expression after external stimulation in plants?* «FEBS Lett.», 380, pp. 93-96.
- VOROBIEV L. N. & MANUSADZINAS L. (1983): *Bioelectrical reactions of Nitellopsis obtusa induced by indole-3-acetic acid*, «Physiol. Plant.», 59, pp. 651-658.
- WARD J. M., PEI Z. -M. & SCHROEDER J. I. (1995): *Roles of ion channels in initiation of signal transduction in higher plants*, «Plant Cell», 7, pp. 833-844.
- WEISENSEEL M. H. & MEYER A. J. (1997): *Bioelectricity, gravity and plants*, «Planta», 203, pp. S98-S106.
- WILDON D. C., THAIN J. F., MINCHIN P. E. H., GUBB I. R., REILLY A. J., SKIPPER Y. D., DOHERTY H. M., O'DONNELL P. J. & BOWLES D. J. (1992): *Electrical signalling and systemic proteinase inhibitor induction in the wounded plant*, «Nature», 360, pp. 62-65.
- WODZICKI T. J. & WODZICKI A. B. (1981): *Modulation of the oscillatory system involved in polar transport of auxin by other phytohormones*. «Physiol. Plant.», 53, pp. 176-180.
- WOJTASZEK P., VOLKMANN D. & BALUŠKA F. (2004): *Polarity and cell walls*, in: Lindsey K (ed), *Polarity in Plants*, Blackwell, Oxford, UK, in press.
- ZAWADZKI T. (1980): *Action potential in Lupinus angustifolius L. shoots*, «J. Exp. Bot.», 31, pp. 1371-1377.
- ZAWADZKI T., DAVIES E., DZIUBINSKA H. & TREBACZ K. (1991): *Characteristics of action potentials in Helianthus annuus*, «Physiol Plant.», 83, pp. 601-604.
- ZBELL B. & WALTER-BACK C. (1988): *Signal transduction of auxin on isolated plant cell membranes: indications for a rapid polyphosphoinositide response stimulated by indoleacetic acid*, «J. Plant Physiol.», 133, pp. 353-360.
- ZIMMERMANN S., THOMINE S., GUERN J. & BARBIER-BRYGOO H. (1994): *An anion current at the plasma membrane of tobacco protoplasts shows ATP-dependent voltage regulation and is modulated by auxin*, «Plant J.», 6, pp. 707-716.