



“Y LAS PLANTAS... ¿SIENTEN?

“AND THE PLANTS... DO THEY FEEL?

García - Servín Miguel Ángel ^{1*}, Mendoza - Sánchez Magdalena ¹, Contreras - Medina Luis Miguel ¹

¹Universidad Autónoma de Querétaro. Centro Universitario, Cerro de las Campanas s/n. Santiago de Querétaro, Qro. México

* Autor de correspondencia: miguel_cal45@hotmail.com

Resumen

Una de las grandes incógnitas que tiene la humanidad es si las plantas sienten, y, de ser el caso, cómo sienten. Los numerosos estudios científicos que existen sobre plantas muestran enormes diferencias entre su anatomía y la de los animales, así como la forma en que éstas sienten y responden al ambiente. A pesar de no contar con un sistema nervioso exactamente igual al de los humanos, las plantas cuentan con respuestas eléctricas a diversos estímulos físicos, las cuales se generan y propagan por la planta de distinta forma. En la actualidad se estudian estas señales eléctricas y las probables formas en las que éstas nos pueden ayudar a entender cómo es que las plantas sienten. Así, en el presente artículo se brindará información sobre los tipos de señales eléctricas que existen en las plantas, y sus potenciales aplicaciones.

Palabras clave: *Bioimpedancia, biosistemas, electricidad, estimulación, señales*

Abstract

One of the most important questions that humanity has is related with if plants can feel, and if so, how they feel. The numerous scientific studies that exist on plants show enormous differences between their anatomy and that of animals, as well as the way in which they feel and respond to the environment. Despite not having a nervous system exactly like that of humans, plants have electrical responses to several physical stimuli, which are generated and propagated by the plant in different ways. These electrical signals and the probable ways in which they can help us understand how plants feel are currently being studied. This article will provide information on the types of electrical signals that exist in plants, and their potential applications.

Keywords: bioimpedance, biosystems, electricity, signals, stimulation.

1. Introducción

En la cultura mexicana existe una relación muy estrecha con las plantas, ya sea para obtener alimentos o simplemente disfrutar de la belleza y aroma de las flores. Como sociedad compartimos gran parte de nuestro espacio y tiempo con estos seres vivos; sin embargo, existen algunos misterios sobre cómo cuidarlas. Usualmente, consideramos que una persona es capaz de mantener viva una planta porque tiene una conexión especial con ella, ya que sabemos lo difícil que es cuidar a estos seres vivos que no hablan ni se mueven. Además, al igual que los seres humanos las plantas pueden tener enfermedades de las que podemos no darnos cuenta. Las típicas instrucciones de exponer al sol y riego cada tercer día no aplican para toda planta ni garantizan su bienestar. Quizás, parte de esa aparente conexión especial se relaciona con la forma en la que una planta “siente”.

En algún momento de nuestras vidas, sobre todo siendo niños, hemos arrancado unas cuantas hojas o hasta una rama completa a una planta; en la mayoría de los casos, nuestros padres o abuelos, al percatarse de dicha acción, nos han externado comentarios como: “No la molestes, las plantas también sienten”. Sin embargo, ¿se han preguntado si las plantas realmente sienten, sufren o perciben su ambiente? Los seres humanos, al igual que muchos otros animales, conocemos nuestro entorno gracias a los sentidos. Uno de los más importantes es el tacto, que nos permite percatarnos y reaccionar ante una fuente de dolor, calor, frío y cualquier amenaza potencial; esta información es captada y llevada al cerebro a través del sistema nervioso mediante impulsos eléctricos. Así, la respuesta que el cerebro ordena al cuerpo es alejarse de la amenaza. En contraste, las plantas no cuentan con un sistema nervioso exactamente igual al nuestro; tampoco tienen un cerebro que procese información ni órganos que capten el ambiente, y mucho menos cuentan con la capacidad de huir de una fuente de dolor. No obstante, las plantas generan señales de respuesta a diversas situaciones que las estimulan. Por ejemplo, cuando una cabra se alimenta de una planta daña sus hojas y tallos con sus dientes, la planta sufre alteraciones y al percatarse de que hay sustancias o partes de estructuras fuera de su lugar inicia mecanismos de defensa; esto con el fin de no perder más agua y sustancias a través de las laceraciones. Así, las señales de respuesta a los estímulos externos pueden ser de naturaleza química (sustancias interactuando para generar otras sustancias o reacciones nuevas), hidráulica (las plantas transportan nutrientes y otros elementos mediante

agua, a través de una red de conductos similares a tuberías que recorren toda la planta desde la raíz hasta las hojas), o eléctrica (impulsos eléctricos asociados a diversos tipos de daños) (Fromm y Lautner 2007; Vodeneev y col. 2015; Huber y Bauerle 2016; Sukhov 2016); entonces, ¿las plantas ... sienten? En los últimos 20 años se han encontrado y estudiado señales eléctricas que la planta genera y capta. Estas señales se han clasificado con base en el tipo de estímulo que las provoca, así como la forma en que se generan y propagan a través de la planta. Por ello, en el presente artículo se presentará información sobre los tres principales tipos de señales eléctricas que se conocen en plantas. Asimismo, se brindará información sobre cómo se generan y propagan en la planta, qué es lo que las provoca y cómo el estudio de estas señales puede ser utilizado a favor de la agricultura. Finalmente se discutirá una respuesta científica a la pregunta: ¿las plantas sienten? ¿o simplemente son señales químicas, físicas o eléctricas que no involucran sentimientos?

2. ¿Cómo empezó todo?

Las plantas fascinan a la humanidad desde sus inicios por su aroma y belleza. La mayoría de las plantas no se mueven, pero algunas sí; justamente esas plantas llevaron al cuestionamiento si las plantas pueden sentir. La planta con movimiento más famosa, y que fue objeto de los primeros trabajos relacionados a señales eléctricas, es la planta carnívora “Venus atrapamoscas” (*Dionaea muscipula*). Este ser vivo que tanto entretiene a los niños presenta algunas hojas modificadas conocidas como “trampas” (Figura 1). Dichas hojas tienen un mecanismo similar a una bisagra; dentro de la trampa hay algunos filamentos sensibles, los cuales al ser tocados por algún insecto provocan una respuesta inmediata del cierre de la trampa, capturando al insecto y procediendo a “digerirlo” (Volkov 2012a, 2012b, 2018). La trampa se cierra en cuestión de pocos segundos, por lo que se cuestionaron ¿cómo lo hace tan rápido? Buscando responder esa pregunta es que a inicios de los años 1800 se presentan trabajos en los cuales se captan pequeños voltajes, justo antes de que las trampas se cierren (Lunevsky y col. 1983). Estos trabajos, provocaron una cascada de nuevos cuestionamientos: ¿las plantas también generan electricidad como nuestro sistema nervioso?, ¿tienen un sistema nervioso?, ¿tienen órganos que generan y captan estas señales?, ¿en qué otros procesos de la planta están involucradas?, y por

supuesto la pregunta clave ¿las plantas sienten? En torno a estas interrogantes se desarrollaron diversas

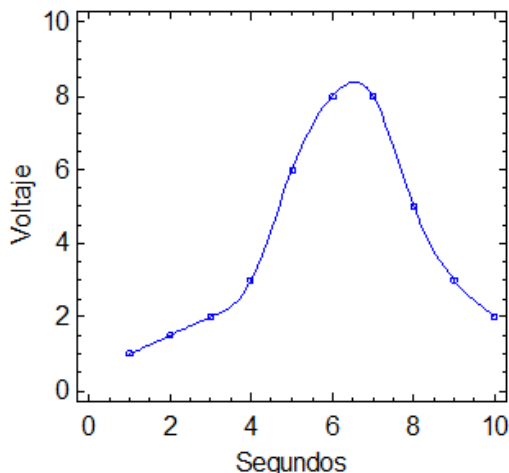
investigaciones, cuyos avances se presentan en la siguiente sección.



Figura 1. Planta carnívora “Venus atrapamoscas” y detalle hoja modificada conocida como “Trampa” (*Dionaea muscipula*). [Foto: colección privada]

3. Tipos de señales eléctricas en plantas

Para abordar el tema de señales eléctricas en plantas se debe definir el concepto de señal eléctrica, la cual se define como aquella que se deriva del transporte de electrones y/o transporte de iones en un medio; dicho transporte se puede medir como una corriente, voltaje o resistencia, y varía a través del tiempo (Gráfica 1). Estos cambios en valores pueden deberse a diversas situaciones; en el caso de las plantas, los cambios se asocian a estímulos de los que deben defenderse o aprovechar. Las señales eléctricas conocidas hasta el momento se clasifican según el tipo de estímulo que las provoca, así como la forma en la que ésta se propaga en la planta (Sukhov y col. 2018). Se han identificado muchas señales eléctricas en plantas, pero las principales se definen a continuación.



Gráfica 1. Señal de la variación de voltaje a través del tiempo [segundos]

3.1 Potencial de acción

Los potenciales de acción (Ap´s) se producen cuando la planta sufre un estímulo que no va causar un daño severo a la planta; dicho daño podría denominarse como no catastrófico. Ejemplos de estos estímulos son cambios repentinos de temperatura o iluminación, tensión mecánica debida a que se muevan ramas o tallos por el viento, o empuje de un animal sin que se rompan, o bien falta de agua. Este tipo de señal no depende de la intensidad del estímulo; esto quiere decir que en cuanto se sobrepase un cierto límite de tolerancia la señal eléctrica se va a generar, sin importar si la intensidad disminuye o aumenta posteriormente (Davies 2006; Fromm y Lautner 2007; Opiritov y col. 1991; Trebacz y col. 2006).

Los Ap´s se producen en algunas células de la planta mediante el intercambio de partículas específicas; básicamente ingresan a la célula iones de calcio (Ca^{2+}), activando canales de cloruro, y posteriormente fluyen fuera de la célula iones de potasio (K^{+}). Este flujo se va a dar de célula a célula de forma simplástica, lo que quiere decir que va a fluir de una célula a otra a través del plasmodesmo, el cual es un conducto mediante el cual las células intercambian sustancias (Figura 2) (Kourie y col. 1994; Lunevsky y col. 1983; Tazawa y Shimmen 1987; Williamson y Ashley 1982; Opiritov y col. 1991). Los AP´s tienen la característica de que al esparcirse por la planta la amplitud de la señal eléctrica no decrece; de hecho, la velocidad de la señal eléctrica

permanece constante, en el orden de milímetros por segundo (mm/s) o centímetros por segundo (cm/s) (Oprítov y col. 1991).

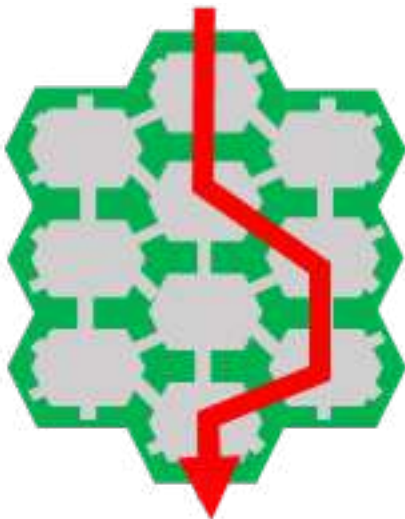


Figura 2. Flujo de una señal eléctrica (línea roja) tipo AP's entre células de forma simplástica

El estudio de la propagación de este tipo de señal se complica debido a que no es igual en todas las plantas. En plantas inferiores (musgos y hepáticas) se conocen dos mecanismos de propagación de este tipo de señal:

- A) Distancias largas: hay conjuntos de células conectadas entre ellas por corrientes eléctricas, similar a lo que ocurre en las células que conducen señales eléctricas en los animales (Beilby 2007).
- B) Distancias cortas: son células pequeñas conectadas por esa puerta llamada plasmodesmo, las cuales componen un sistema eléctrico simplástico por donde se propaga la señal (Trebacz y col. 2006).

En plantas superiores (árboles, cactáceas, pastos) este tipo de señal no es un patrón continuo. Los haces (xilema y parénquima) actúan como canales transmisores principales; los haces son conductos que recorren la planta completa desde las raíces hasta las hojas, y actúan como un sistema de tuberías, llevando agua con sustancias útiles para la planta.

3.2 Potencial de variación

Los potenciales de variación (Vp's) son las señales que se generan debido a daños que son catastróficos para la planta; por ejemplo, una quemadura directa por fuego, aplastamiento, incisión, o punción en los tejidos.

Por el contrario, los Ap's, la amplitud del estímulo, que se relaciona con la concentración de iones, afecta la distancia de propagación (de ahí el nombre) según la intensidad del estímulo, cuanto mayor sea el daño, mayor será la distancia que recorra la señal (Figura 3) (Oprítov y col. 1991; Stahlberg 2006; Vodeneev y col. 2015).



Figura 2 La amplitud y distancia que va a recorrer una señal tipo VP's va a variar según la dimensión del daño; en este caso, cuanto mayor es el tamaño de la flama que quema las hojas, más lejos llegará la señal en la planta (círculos rojos)

La propagación de estas señales en la planta puede tener velocidades de 0.2 mm/s hasta 20 mm/s; inclusive estas señales pueden transferirse por tejido muerto, y se puede inducir de nuevo en la planta después de unos minutos de reposo (Koziolok y col. 2004; Hlavackova y col. 2006; Fromm y Lautner 2007; Grams y col. 2009; Sukhov y col. 2012, 2015a; Bialasek y col. 2017). Diversas hipótesis se han propuesto para explicar qué genera esta señal, las cuales incluyen considerar que es una respuesta local a un daño hidráulico o químico, o la probable combinación de ambos:

- a) Señal hidráulica: esta hipótesis relaciona la generación del Vp's con variaciones en la presión hidráulica dentro de la planta, una vez que se genera el daño (Stahlberg y col. 2006).
- b) Señal química: esta hipótesis supone que existe una sustancia química que se propaga por uno de los haces vasculares de la planta, conocido como xilema, en el momento que se genera el daño; esta sustancia es la que induce la señal eléctrica (Vodeneev y col. 2015; Huber y Bauerle 2016; Sukhov 2016; Storti y col.

2018).

c) Combinación de señales: finalmente la hipótesis de que podría ser una combinación de las señales anteriores. El aumento en la presión hidráulica dentro de la planta podría provocar el flujo o ayudar al transporte de la sustancia química (Vodeneev y col. 2012, 2015; Sukhov y col. 2013; Evans y Morris 2017).

3.3 Potencial de sistema

El potencial de sistema (SP) es la señal eléctrica de la que menos información se tiene; esta señal se genera una vez terminados los movimientos de iones que ocurren durante la generación de los A_p 's y V_p 's. Un ion de calcio (Ca^{2+}) fluye por el apoplasto, que es el espacio entre célula, a lo largo del haz vascular xilema; de esta forma se va propagando por la planta a través de lugares por los que los A_p 's y V_p 's no pueden, (Zimmermann y col. 2009). La activación del SP dependerá de la ubicación del estímulo; por ejemplo, se sabe que aplicando calor a la primera hoja de un árbol de Álamo se obtiene un SP, pero al aplicarlo a la cuarta hoja se obtiene un V_p 's (Lautner y col. 2005).

Este tipo de señal se observa una vez que la planta es estimulada con sustancias como ácido abscísico (ABA), y elementos como hidrógeno (H^+), calcio (Ca^{2+}), potasio (K^+), sodio (Na^+), magnesio (Mg^{2+}); también esta señal se presenta cuando existe algún daño mecánico o daño por insecto alimentándose, aumento de temperatura y daño por fuego (Lautner y col. 2005; Zimmermann y col. 2009; Mousavi y col. 2013; Vuralhan y col. 2018).

4. Aplicaciones del estudio de señales eléctricas en plantas

Muchas señales eléctricas están asociadas a mecanismos de defensa de la planta ante diversos tipos de estrés, o incluso algunas señales son producto de los mismos; por lo que el conocimiento de la presencia, intensidad, o el resultado de la propagación de estas señales a través de la planta puede brindar pistas sobre su estado o sobre el entorno. En este sentido, existen trabajos reportados en la literatura. En uno de ellos se estudiaron las señales eléctricas en plantas de árbol de Olivo, mediante un arreglo de electrodos; las plantas eran sometidas a

diversos regímenes de riego. Los resultados mostraron que las señales eléctricas variaban según la intensidad del estrés hídrico causado. El uso de electrodos permite medir impedancia; la impedancia es la medida de la conductividad eléctrica ya sea del material sólido o del material líquido. En una planta se tiene material sólido y material líquido. Por ello cualquier estímulo dentro de la planta cambiará la conductividad, el problema es determinar la concentración de los iones involucrados o el mecanismo de conducción utilizado. Medir un potencial eléctrico es lo más sencillo, porque el potencial eléctrico es solo una diferencia de potencial entre un punto y otro. La diferencia de potencial es una variación en la concentración de portadores (iones o electrones) y del tipo de portadores. De igual forma, en otro estudio se propone un sistema para clasificar señales con base en la conductancia eléctrica en los tejidos de las plantas; así se puede conocer el estado de un cultivo respecto al agua (Comparini 2020), lo cual podría impactar directamente en la productividad y en el ahorro de agua. En otro estudio sobre estrés hídrico utilizan la presencia de señales eléctricas como un indicador de que la planta enfrenta el estímulo hídrico al mismo tiempo que un estímulo por calor, el cual se evalúa con otros indicadores fisiológicos; del estudio se concluye que las plantas de maíz pueden enfrentar varios estímulos externos al mismo tiempo, empleando diversos mecanismos de defensa de manera simultánea (Vuralhan y col. 2018). También se ha incursionado en el estudio de señales eléctricas asociadas a otros tipos de estrés; por ejemplo, el estrés producido por patógenos, microorganismos cuya actividad puede perjudicar a la planta y por ende a la producción de algún alimento. En un trabajo con plantas de jitomate se monitoreó la presencia de señales eléctricas, antes y después de la inoculación de las hojas con el hongo *Oidium neolycopersici*. Del estudio se concluyó que efectivamente se suscita una respuesta eléctrica, y que probablemente algunas señales eléctricas jueguen un papel fundamental en la interacción entre la planta y el patógeno; a pesar de que la inoculación fue en hojas, se percibieron señales en el tallo, información que podría ayudar en la futura detección de microorganismos en las plantas y se pueda tener una respuesta rápida antes de que se observen los daños (Simmi 2020).

Conclusión

Las plantas generan señales eléctricas a partir de estímulos, las cuales van a ser diferentes en la forma en que se generan y propagan a través de la planta dependiendo del tipo de estímulo. La presencia de estas señales se debe a situaciones perjudiciales para la planta, por lo que se ha comenzado a generar tecnologías que puedan captar e interpretar los diversos tipos de señales. Estas tecnologías pueden ayudar a prevenir daños en plantas de interés para el ser humano, daños que podrían afectar, por ejemplo, la producción de cultivos e impactar directamente en la disponibilidad de alimentos. También, estas tecnologías podrían ayudar en la reducción del uso de agroquímicos y consumo de agua, dado que sería posible conocer cuándo, exactamente, es que la planta necesita agua o algún químico y evitar aplicaciones innecesarias.

Por otra parte, respecto a la interrogante ¿las plantas sienten? se puede concluir que las plantas cuentan con estructuras que al ser estimuladas provocarán una señal de advertencia y una respuesta. Aunque esto no se pueda considerar completamente igual a la capacidad de sentir, es sin duda un mecanismo para percibir variaciones en respuesta a estímulos externos; algunos de estos estímulos pueden ser eléctricos, generando un potencial de acción. Así que, si usted decide arrancarle unas hojas o una flor a esa bonita planta, ésta va a percibir la señal ¿sentir? y a responder a dicha acción; pero tranquilo, estimado lector, no siempre esos estímulos son perjudiciales para las plantas. Por el contrario, pueden llegar a ser benéficos para su crecimiento y desarrollo. Entonces, un aparente daño para la planta, ¿puede ser benéfico para ella? Sí, sin embargo, eso no se trata en este artículo.

Referencias bibliográficas

Białasek, M., Gorecka, M., Mittler, R., Karpiński, S., (2017). Evidence for the involvement of electrical, calcium and ROS signaling in the systemic regulation of nonphotochemical quenching and photosynthesis. *Plant Cell Physiol.* 58, 207e215.

Beilby, M.J., (2007). Action potential in charophytes. *Int. Rev. Cytol.* 257, 43e82.

Comparini, D., Masi, E., Pandolfi, C., Sabbatini, L., Dolfi, M., Morosi, S., Mancuso, S. (2020). Stem electrical properties associated with water stress conditions in olive tree. *Agric Water Manag.*

Davies E., (2006). *Plant Electrophysiology. Theory and Methods*, Ed. by V. Volkov (Springer, Berlin), pp. 407- 422.

Evans, M.J., Morris, R.J., (2017). Chemical agents transported by xylem mass flow propagate variation potentials. *Plant J.* 91, 1029e1037.

Fromm, J. & Lautner, S., (2007). Electrical signals and their physiological significance in plants. *Plant Cell Environ.* 30, 249e257.

Grams, T.E., Koziolok, C., Lautner, S., Matyssek, R., Fromm, J., (2007). Distinct roles of electric and hydraulic signals on the reaction of leaf gas exchange upon reirrigation in *Zea mays* L. *Plant Cell Environ.* 30, 79e84.

Hlavackova, V., Krchnak, P., Naus, J., Novak, O., Spundov a, M., Strnad, M., (2006). Electrical and chemical signals involved in short-term systemic photosynthetic responses of tobacco plants to local burning. *Planta* 225, 235e244.

Huber, A.E., Bauerle, T.L., (2016). Long-distance plant signaling pathways in response to multiple stressors: the gap in knowledge. *J. Exp. Bot.* 67, 2063e2079.

Koziolok, C., Grams, T.E.E., Schreiber, U., Matyssek, R., Fromm, J., (2004). Transient knockout of photosynthesis mediated by electrical signals. *New Phytol.* 161, 715e722.

Kourie, J. I. (1994). Transient Cl⁻ and K⁺ currents during the action potential in *Chara inflata* (effects of external sorbitol, cations, and ion channel blockers). *Plant Physiol.* 106(2), 651-660.

Lautner, S., Grams, T.E.E., Matyssek, R., Fromm, J., (2005). Characteristics of electrical signals in poplar and responses in photosynthesis. *Plant Physiol.* 138, 2200e2209.

Lunevsky, V. Z., Zherelova, O. M., Vostrikov, I. Y., & Berestovsky, G. N. (1983). Excitation of Characeae cell membranes as a result of activation of calcium and chloride channels. *J Membr.* 72(1-2), 43-58.

Mousavi, S.A., Chauvin, A., Pascaud, F., Kellenberger, S., Farmer, E.E., (2013). GLUTAMATE RECEPTOR-LIKE genes mediate leaf-to-leaf wound signalling.

- Nature* 500, 422e426.
- Opritov V. A., S. S. Pyatygin, and V. G. Retivin, [1991]. *Bioelectrogenesis in Higher Plants* (Nauka, Moscow)
- Simmi, F.Z., Dallagnol, L., Ferreira, A.S., Pereira, D., Souza, G. [2020]. Electrometric alterations in a plant-pathogen system: Toward early diagnosis. *Bioelectrochem.*
- Stahlberg R., in *Plant Electrophysiology*. [2006]. Theory and Methods, Ed. by V. Volkov [Springer, Berlin], pp.3-14.
- Storti, M., Costa, A., Golin, S., Zottini, M., Morosinotto, T., Alboresi, A., [2018]. Systemic calcium wave propagation in *Physcomitrella patens*. *Plant Cell Physiol.* 59,
- Sukhov, V., Orlova, L., Mysyagin, S., Sinitsina, J., Vodeneev, V., [2012]. Analysis of the photosynthetic response induced by variation potential in geranium. *Planta* 235, 703e712.
- Sukhov, V., Akinchits, E., Katicheva, L., Vodeneev, V., [2013]. Simulation of variation potential in higher plant cells. *J. Membr. Biol.* 246, 287e296.
- Sukhov, V. & Sukhova, Ekaterina & Vodeneev, V.. [2018]. Long-distance electrical signals as a link between the local action of stressors and the systemic physiological responses in higher plants. *Progress in Biophysics and Molecular Biology.* 146. 10.1016/j.pbiomolbio.2018.11.009.
- Sukhov, V., Surova, L., Sherstneva, O., Katicheva, L., Vodeneev, V., [2015]. Variation potential influence on photosynthetic cyclic electron flow in pea. *Front. Plant Sci.* 5, 766.
- Sukhov, V., [2016]. Electrical signals as mechanism of photosynthesis regulation in plants. *Photosynth. Res.* 130, 373e387.
- Tazawa M. and T. Shimmen, [1987]. *Int. Rev.Cytol.* 109, 259
- Trebacz K., H. Dziubinska, and E. Krol, [2006]. Electrical Signals in Long-Distance Communication in Plants, Ed. by F. Baluska, S. Mancuso, and D. Volkmann, [Springer, Berlin], pp. 277-290.
- Vodeneev, V., Akinchits, E., Sukhov, V., [2015]. Variation potential in higher plants: mechanisms of generation and propagation. *Plant Signal. Behav.* 10
- Vodeneev, V., Orlova, A., Morozova, E., Orlova, L., Akinchits, E., Orlova, O., Sukhov, V., [2012]. The mechanism of propagation of variation potentials in wheat leaves. *J. Plant Physiol.* 169, 949e954.
- Volkov, A.G. [2018] Memristors and electrical memory in plants, in: F. Baluška, M. Gagliano, G. Witzany (Eds.), *Memory and Learning in Plants*, Springer, Berlin, New York, pp. 139-161.
- Volkov A.G. [2012a], *Plant Electrophysiology- Methods and Cell Electrophysiology*, Springer, New York, Berlin, ISBN: 978-3-642-29118-0.
- Volkov, A.G. [2012b], *Plant Electrophysiology- Signaling and Responses*, Springer, New York, Berlin, ISBN: 978-3-642-29109-8.
- Vuralhan-Eckert, J., Lautner, S., Fromm, J., [2018]. Effect of simultaneously induced environmental stimuli on electrical signalling and gas exchange in maize plants. *J. Plant Physiol.* 223, 32e36.
- Williamson, R. E., & Ashley, C. C. [1982]. Free Ca²⁺ and cytoplasmic streaming in the alga *Chara*. *Nature*, 296(5858), 647-651.
- Zimmermann, M.R., Maischak, H., Mithofer, A., Boland, W., Felle, H.H., [2009]. Systemic potentials, a novel electrical long-distance apoplastic signal in plants, induced by wounding. *Plant Physiol.* 149, 1593e1600.

