



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di Laurea in Scienze Cognitive

Psicologiche e Psicobiologiche

Elaborato Finale

Le intenzioni motorie nelle piante rampicanti

Motor intentions in climbing plants

Relatore

Prof. Umberto Castiello

Correlatrice

Dott.ssa Bianca Bonato

Laureanda: Sara Vaccaro

Matricola: 1191626

Anno Accademico 2021-2022

INDICE

INTRODUZIONE.....	1
CAPITOLO 1. LA COGNIZIONE NELLE PIANTE.....	2
1.1 Il movimento.....	3
1.1.1 I tropismi.....	3
1.1.2 Le nastie.....	4
1.1.3 I movimenti di circumnutazione.....	5
1.2 Movimento intenzionale nelle piante.....	6
1.3 Cognizione sociale nelle piante.....	8
CAPITOLO 2. IL MIO STUDIO.....	11
2.1 Metodi e procedura sperimentale.....	12
2.1.1 Soggetti.....	12
2.1.2 Stimolo.....	13
2.1.3 Condizioni sperimentali.....	13
2.1.4 Condizioni di germinazione e di crescita.....	13
2.1.5 Registrazioni video ed analisi dei dati.....	14

2.1.6 Variabili dipendenti.....	16
2.2 Analisi statistica.....	16
2.3 Risultati.....	17
2.3.1 Risultati qualitativi.....	18
2.3.2 Risultati cinematici: individual vs social conditions.....	18
2.4 Discussione.....	19
CAPITOLO 3. CONCLUSIONE.....	21
BIBLIOGRAFIA.....	22

INTRODUZIONE

Sin dall'infanzia tutti noi siamo stati abituati alla presenza delle piante nel corso delle nostre giornate, le possiamo ammirare passeggiando lungo un viale o in bosco, ne possiamo odorare i fiori quando ci addentriamo in un giardino, ne apprezziamo la bellezza e spesso e volentieri con esse adorniamo i nostri davanzali e le nostre case. Non molti di noi però sono consci del fatto che esse siano tutt'altro che immobili ed inermi presenze, ma presentino livelli di adattività, interattività con l'ambiente e resilienza nettamente superiori a moltissime altre specie di esseri viventi, motivo per il quale sono nei fatti la specie vivente più diffusa e presente sul pianeta terra (Castiello & Bonato, 2020). Vediamo infatti che la biomassa del nostro pianeta è per il 99,7% costituita da organismi vegetali, mentre uomo e animali ne occupano solo lo 0,3% (Mancuso & Viola, 2013; Trewavas, 2017), dato che potrebbe farci riflettere e rivalutare cosa noi solitamente concepiamo come "superiorità" se la traduciamo in termini di adattività. Nella presente tesi verrà esplorato il comportamento delle piante focalizzandosi soprattutto sulla cinematica delle piante rampicanti e di come essa cambi e si differenzi in situazioni sociali rispetto a situazioni individuali. Nel primo capitolo si parlerà inizialmente delle tipologie base di movimento basandosi sul presente stato dell'arte della ricerca in merito, per poi passare a considerare il concetto di intenzionalità relativamente alla loro cinematica perché, ebbene sì, anche le piante sembrano mostrare intenzionalità motoria e interazioni di tipo "goal oriented" nei confronti dei target con cui interagiscono (Ceccarini et al., 2020). Successivamente si passerà ad analizzarne la dimensione sociale ed il loro essere organismi che interagiscono e comunicano tra loro in modi spesso molto complessi e gerarchizzati. Nel secondo capitolo invece si parlerà dell'esperimento a cui ho partecipato, che metterà a confronto la cinematica di piante di pisello appartenenti a due condizioni differenti: sociale ed individuale. Nello specifico, analizzando variabili come tempo di movimento, velocità massima, distanza dallo stimo e durata delle circumnutazioni e mettendole a confronto attraverso le due condizioni, si cercherà di provare sperimentalmente se queste presentino o meno delle differenze che possano suffragare l'ipotesi che il loro comportamento si adatti e vari rivelando differenti pattern in contesti sociali rispetto a contesti individuali, a seconda dell'intenzionalità che guida l'azione.

CAPITOLO 1: LA COGNIZIONE NELLE PIANTE

La cosa che colpisce di più quando ci si avvicina al mondo vegetale e allo stesso tempo ciò che a noi esseri umani risulta di non immediata intuizione, è il fatto di come questi organismi, in contrasto con il pensiero antropocentrico che generalmente ci caratterizza, riescano a comunicare, muoversi ed interagire attivamente tra loro, nonché con l'ambiente, senza possedere un sistema nervoso come siamo soliti concepirlo. Questi organismi, contrariamente a ciò che ritroviamo nel regno animale, presentano una struttura modulare in cui foglie tronco e radici si uniscono a formare varie combinazioni. Aristotele fu il primo ad aprire la strada per quanto riguarda gli studi sull'"intelligenza" vegetale affermando che le piante potessero essere senzienti (Kessel, 1965), ma il propulsore maggiore nonché apripista alla ricerca in tempi moderni fu Charles Darwin assieme a suo figlio Francis con il trattato "The Power of Movement in plants" (1880). Si è iniziato così a pensare agli organismi vegetali come ad esseri animati paragonabili ad animali di ordine inferiore per quanto riguarda le loro modalità di reazione ed interazione con gli stimoli e l'ambiente esterno. In base alle loro ricerche il "centro di controllo" delle piante si situerebbe negli apici radicali e, tramite studi più recenti, si è scoperto che le piante utilizzerebbero le auxine, (una classe di ormoni vegetali) come molecole trasmettentrici, tramite strutture "vascolari" assimilabili a sinapsi (Mancuso, 2005).

Ciò che risulta subito lampante è, come già anticipato, che questi organismi siano in grado di operare in forte simbiosi e sintonia con l'ambiente circostante, rispondendo in maniera adattiva alle stimolazioni esterne, sia passivamente che attivamente, e ciò anche attraverso il movimento (Darwin, 1880).

1.1 Il movimento

Aristotele, nel suo trattato “De Anima”, scrisse vi fossero delle peculiarità riferendosi alle quali si sarebbe potuto caratterizzare un organismo in possesso di un’anima, tra cui il movimento e la percezione (Kessel, 1965). Lungi dall’intento di parlare di anima o assegnare una coscienza agli organismi vegetali, vorrei però porre l’attenzione sul fatto che essi siano in realtà organismi in costante movimento e in costante interazione con il mondo esterno attraverso il loro complesso sistema sensoriale che gli permette di rilevare moltissimi parametri differenti a livello fisico e chimico, per esempio attraverso gli apici (Mancuso, 2010). Il loro comportamento segue ritmi e tempi a noi difficili da cogliere, perché nella maggior parte dei casi estremamente lenti se comparati a quelli umani o animali, come ad esempio gli spostamenti delle foglie nel corso della giornata in direzione del sole o lo sbocciare dei fiori, che risultano a noi visibili attraverso registrazioni video time-lapse.

Darwin attraverso i suoi studi operò varie classificazioni del movimento delle piante, tra cui la differenziazione in tropismi e nastie (Darwin, 1880), oltre ad identificare ed indagare ampiamente i movimenti di circumnutazione ed i movimenti radicali.

1.1.1 I tropismi

I tropismi, generalmente movimenti di orientamento e crescita biologicamente determinati, sono strettamente elicitati da stimolazioni esterne di tipo chimico o biologico; tra questi troviamo i fototropismi, l’idrotropismi e i gravitropismi (Kiss, 2006).

Entrando maggiormente nel dettaglio rispetto alle loro tipologie, il fototropismo consiste in una risposta di orientamento determinata dall’inclinazione e dalla posizione della fonte dei raggi luminosi che arrivano alla pianta e di cui essa necessita per assolvere alle sue funzioni metaboliche dirette dalla fotosintesi clorofilliana. Secondo quanto affermato da Darwin (1880), la porzione della pianta che riceve ed elabora lo stimolo luminoso non è la stessa che dà il via al movimento, infatti, mentre lo stimolo è percepito dalla porzione apicale, il segnale viene trasdotto come un segnale differenziale e inviato alla base della

pianta che darà il via al moto basandosi sulla quantità di illuminazione che riceve un suo lato rispetto all'altro, direzionandosi verso la quantità massima.

Oltre che di luce, le piante necessitano anche di sali minerali ed altre sostanze nutritive che riescono ad assimilare dal terreno tramite le radici. La crescita delle radici proietta verso il centro della terra ed è definita un geotropismo positivo, mentre la crescita del fusto proietta in direzione opposta e per questo è definita un geotropismo negativo. Questa differenza in direzione di crescita è determinata dalla produzione di Auxine, che come già anticipato, sono ormoni della crescita sintetizzati da particolari gruppi di cellule vegetali che si trovano in concentrazioni maggiori in cima ai germogli, nelle giovani foglie e all'apice delle radici (Roy, 2014).

I tropismi in risposta alla forza di gravità si riferiscono all'inclinazione nel movimento di crescita del fusto rispetto al suolo in funzione dell'attrazione gravitazionale. Per esempio, nella crescita di piante che ancorano su di un pendio, la direzione del fusto non è mai perfettamente verticale al terreno ma segue la direzione del filo a piombo, ovvero l'andamento della forza di gravità (Sack, 1991).

Infine, l'idrotropismo è il movimento delle radici in direzione del maggior gradiente di umidità nel sottosuolo, permettendo così alla pianta di assimilare acqua e nutrienti e, sotto l'influsso della forza di gravità, di crescere ed espandersi in profondità (Eapen et al., 2005).

1.1.2 Le nastie

Per quanto riguarda le nastie, possiamo affermare che siano anch'esse movimenti di risposta a stimoli, la cui direzione è però indipendente dalla fonte di questi ultimi. Non si parla più solamente di avvicinamento o allontanamento ma di riflessi adattivi, per esempio la differente posizione che le foglie assumono durante la notte rispetto al giorno (come nel caso delle piante di fagiolo), oppure i movimenti di chiusura delle foglie della Dionea dopo una stimolazione tattile (Kiss, 2006). La Dionea è una pianta carnivora che si ciba di piccoli insetti e che possiede un meccanismo di chiusura a libro delle sue foglie (chiamate in gergo "trappole"), attivato dalla stimolazione tattile della sua superficie, in modo da catturarli e cibarsene quando essi vi si posano sopra.

1.1.3 I movimenti di circumnutazione

Un altro movimento di crescita ampiamente diffuso tra le piante, in particolare per quanto riguarda le piante rampicanti, sono le circumnutazioni (Figura 1).

Questi movimenti sono di tipo elicoidale e vengono attivati da molte specie di piante, tra cui le rampicanti, per esplorare la zona di crescita e ricercare stimoli a loro funzionali quali, nel caso delle piante rampicanti, superfici verticali di sostegno che ne permettono, attraverso la crescita verso l'alto, una maggiore esposizione alla luce solare. Questi movimenti dipendono dai ritmi circadiani della pianta, sono influenzati dalla presenza o assenza di luce, dalla temperatura, dalla presenza di particolari molecole chimiche, nonché dalla conformazione e struttura di ciascuna specie, e ne esistono quindi di innumerevoli tipi (Brown, 1993; Stolarz, 2009).

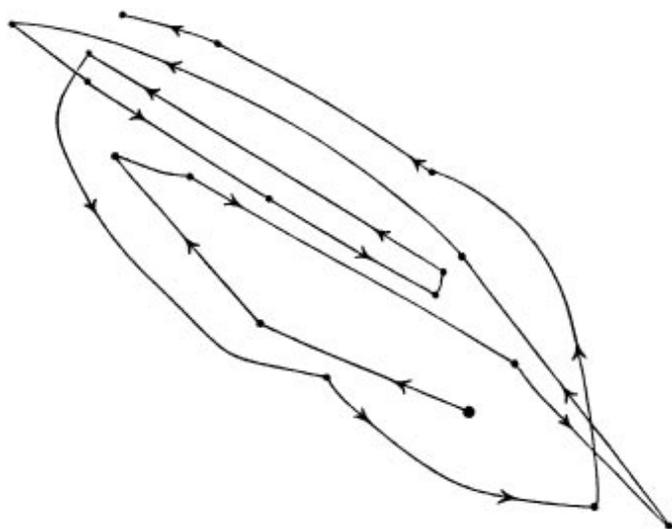


Figura 1. Disegno che illustra i movimenti oscillatori di circumnutazione del germoglio di una pianta di Brassica. Le frecce indicano le direzioni di movimento, identificato dalle linee, nel corso del tempo. Tratto dal libro “The Power of Movement in Plants” (Darwin & Darwin, 1880).

1.2 Movimento intenzionale nelle piante

Generalmente siamo abituati a considerare le piante come esseri più vulnerabili rispetto agli animali, in quanto ancorate al terreno e apparentemente impotenti di fronte agli stressor ambientali, ma ci potrebbe sorprendere come vulnerabilità e resilienza, la capacità di reagire proattivamente ai perturbamenti ambientali, siano termini in questo caso molto legati. Le piante, in quanto esseri vulnerabili, hanno sviluppato dei sistemi complessi ed adattivi che ne permettono la sopravvivenza, nel caso di talune specie, anche in habitat estremi, e che le rendono alcuni tra gli organismi più longevi del pianeta (Castiello & Bonato, 2020).

A tal riguardo prendiamo in considerazione il movimento che, con ritmi e tempi differenti rispetto al mondo animale, permea l'intero ciclo vitale vegetale. Quando si parla di intenzionalità nel movimento, secondo i criteri di Libet, si intende un movimento che si manifesti come frutto di un'iniziativa endogena e non come un semplice riflesso in risposta ad un fattore causale esterno (Libet, 1985; Wang et al., 2021). È stato studiato come le piante rampicanti, ad esempio, possiedano un meccanismo di correzione on line dei movimenti di circumnutazione, tramite sotto movimenti secondari di aggiustamento della traiettoria e della posizione dei viticci, in modo tale da conseguire un aggrappo efficace. Il comportamento motoreo di programmazione e correzione per finalità è proprio anche di esseri umani e animali e ciò sottolinea come non si tratti di un semplice automatismo di tipo causa-effetto, ma di una vera e propria pianificazione goal oriented (Ceccarini et al., 2020). Nell'esperimento condotto da Ceccarini et al., si è indagato il fatto che le piante di pisello sembrino discriminare lo spessore dell'appiglio ancora prima di entrare in contatto con esso e come preferiscano appigli sottili ad appigli spessi (in quanto con appigli più spessi di un certo limite i viticci non riuscirebbero ad esercitare la trazione necessaria a garantire alla pianta un ancoraggio sicuro). Infatti, esse effettuano un minor numero di sotto movimenti secondari in corrispondenza di stimoli sottili rispetto a stimoli più spessi e la velocità media di movimento è superiore per i primi piuttosto che per i secondi, contrariamente a quanto accade a noi esseri umani che interagiamo meglio con stimoli consistenti piuttosto che molto minuti. Una delle ipotesi suggerite dal fatto che queste piante riescano ad orientarsi nell'ambiente e dirigersi verso gli stimoli più efficaci e vantaggiosi è quella che alcune specie possiedano sulle foglie dei sistemi simili ad ocelli che fungano da apparato visivo, tramite il quale riescano a perlustrare l'ambiente circostante e così regolare la posizione di

nodo e cirri rispetto allo stimolo secondo un meccanismo simile al “reach to grasp”, che ritroviamo anche nel regno animale e nell’uomo (Ceccarini et al., 2020). Un’ altra modalità tramite cui le piante rampicanti sarebbero in grado di rilevare lo spessore dello stimolo è tramite l’apparato radicale. Nello studio di Guerra et al., (2019) è stato sperimentalmente provato tramite due condizioni, una in cui lo stimolo era inserito a terra e una in cui era sospeso, che le radici (anche in questo caso di piante di pisello) giocherebbero un ruolo fondamentale nell’individuazione del supporto e nella regolazione del movimento dei cirri in base al suo spessore. In questo studio, infatti, la cinematica dei viticci dipendeva dallo spessore dello stimolo solo nella condizione in cui questo era inserito nel terreno (Guerra et al., 2022). Si evince quindi che le piante rampicanti (negli esperimenti solitamente vengono analizzate piante di pisello e fagiolo per la loro facilità di coltivazione) si muovano con intenzionalità, cercando un supporto adeguato per crescere verticalmente (in armonia con il loro bisogno endogeno di usufruire dell’esposizione massima alla luce solare), attuino il movimento liberamente e solo in presenza di un supporto e lo portino a termine dipendentemente dalla presenza e adeguatezza di quest’ultimo, aggiustando la velocità ed il numero dei sotto movimenti secondari a seconda delle sue caratteristiche, quali per esempio posizione e spessore (Wang et al., 2021).

Una critica che viene mossa al concetto di intenzionalità e di cognizione relativamente alle piante è rispetto al fatto che, basandosi sulle teorie classiche della psicologia che vanno a porre dei criteri per definire la cognizione, queste mancherebbero di rappresentazioni mentali dell’ambiente con cui interagiscono (che, negli organismi dotati di un sistema nervoso complesso, derivano dall’elaborazione mentale astratta dei segnali raccolti a livello sensoriale e da cui deriverebbe la cognizione) in quanto mancanti di un cervello e di un sistema nervoso centrale, motivo per cui non si potrebbero definire agenti cognitivi (Wang et al., 2021). Se prendiamo però in considerazione il modello della Psicologia Incarnata, secondo cui tutte le attività cognitive, persino le più complesse ed astratte, deriverebbero da esperienze sensoriali, vediamo come l’attività cognitiva non sia legata unicamente alle rappresentazioni ma anche a quelle che Gibson (Gibson, 1979) chiama “offerte” degli oggetti che un organismo incontra nel suo ambiente a seconda della loro natura e funzionalità. Questi cue intrinseci agli oggetti suggerirebbero come esso possa utilizzarli a suo vantaggio. Prendendo in considerazione anche il modello enattivista, ed alcuni degli approcci ad esso più radicali, l’interazione orientata all’azione tra organismi ed ambiente sarebbe una sorta di cognizione basata sull’esplorazione (*sensemaking*), da cui il caso, per

esempio, del come i viticci della pianta di pisello, negli esperimenti di Guerra et al. precedentemente citati, ed il supporto interagissero “come una singola unità” (Wang et al., 2021).

Dopo aver trattato il tema dell'intenzionalità nel movimento, ci si potrebbe chiedere se, come ed in che misura le piante interagiscano tra loro, oltre che con l'ambiente, e se questo indichi il fatto che esse presentino meccanismi di cognizione sociale che le permettano di attuare dei comportamenti finalizzati all'interazione con le conspecifiche. Nel prossimo capitolo parleremo quindi delle evidenze sperimentali e degli studi che mettono in luce il loro essere organismi in grado di interagire e comunicare socialmente.

1.3 Cognizione sociale nelle piante

La cognizione sociale più generalmente può essere definita come la somma di quei processi che consentono agli individui di una stessa specie di interagire tra loro, percepire e di interpretare il comportamento altrui e, inoltre, concettualizzare le relazioni tra individui e utilizzare tali informazioni per guidare il proprio comportamento e predire quello degli altri (Frith et al., 2007). Affinché questo avvenga è indispensabile che un individuo discrimini il sé dal non sé e riconosca chi è più vicino al proprio “sé” da chi non lo è, ovvero individui i familiari dai non familiari ricostruendo le varie gerarchie e dinamiche della rete sociale. A livello evuzionistico questo è importante in quanto, secondo le teorie di Hamilton, permette la fitness di gruppi geneticamente imparentati, il cui obiettivo (sempre in termini evuzionistici) è trasmettere i propri geni al maggior numero di figli possibile (Hamilton, 1963). Ciò va al di là degli interessi del singolo individuo; infatti, si parla di fitness complessiva quando si verificano dinamiche, quali per esempio i comportamenti altruistici e la cooperazione, che vanno magari a sfavorire il singolo individuo ma portano beneficio in termini riproduttivi al suo gruppo di familiari (Hamilton, 1963). Per riconoscere i parenti molti organismi, anche privi di un sistema nervoso centrale come nel caso di un tunicato marino (*Botryllus Schlosseri*), utilizzano informazioni genetiche come il complesso maggiore di istocompatibilità, che corrisponde ad una porzione di DNA che presenta geni polimorfici ed è altamente variabile all'interno di una specie, tanto da poter dare un certo margine di certezza a due individui che presentano lo stesso allele nella stessa posizione, di averlo ereditato da un antenato comune (Pfennig & Scherman, 1995). Nel caso delle piante è stato studiato come non solo esse siano in grado di discriminare il sé dal non sé, ad esempio

nel caso delle Angiosperme che attraverso barriere genetiche tra polline e pistillo riescono ad evitare l'autofecondazione (Kao & McCubbin, 1996). Ma esse riescano anche a riconoscere i parenti e discriminarli dai non familiari, attuando ad esempio comportamenti di cooperazione con i primi e competizione con i secondi (Dudley & File, 2007). I meccanismi di riconoscimento ad oggi non sono pienamente chiari, ma si ipotizza possano avvenire attraverso molecole organiche volatili, la trasmissione di peculiari segnali elettrici a livello radicale e tramite enzimi presenti sulla superficie cellulare (Callaway & Mahall, 2007). Nel caso delle piante rampicanti, ad esempio, attraverso studi sul comportamento della *Ipomoea Ederacea* (Biernskie, 2011), è stato studiato come gruppi di piante geneticamente imparentate allocassero meno biomassa nell'apparato radicale, riducendo la competitività per la conquista dello spazio nel suolo e dei suoi nutrienti, con quelli che riconoscevano come parenti, rispetto ad individui non imparentati. Questi erano portati invece a competere ed allocare molte più risorse energetiche nell'espansione delle radici, producendo di conseguenza meno semi per unità di massa. Vediamo quindi che i gruppi di individui imparentati diminuivano la competizione in favore di un maggior dispendio delle risorse nella riproduzione, che, come risultato, dava loro un maggior successo in questo senso attraverso una maggiore produzione di semi (Biernskie, 2011). Per quanto riguarda i comportamenti di competizione, che avvengono in misura maggiore tra i non familiari, è stato studiato ad esempio come alcuni individui in presenza di piante non appartenenti alla propria famiglia sviluppino il proprio apparato radicale più di quanto normalmente farebbero, competendo per un maggior accesso alle risorse nutritive (Dudley & File, 2007). Vi è competizione anche per quanto riguarda la crescita verticale della parte superiore della pianta, ad esempio, quando deve competere con le piante adiacenti per conquistare la maggior esposizione solare, aumentando la sua altezza, modificando la direzione di crescita del fusto (Beall et al., 1996; Kasperbauer & Hunt, 1994) oppure il numero delle foglie, adombrando allo stesso tempo le piante vicine (Dudley & Schmitt, 1996; Dudley & Schmitt, 1995).

Vi è un ulteriore elemento fondamentale che regola e favorisce le interazioni, e che si identifica a sua volta come abilità sociale: la comunicazione.

La comunicazione, nelle piante, avviene tramite sostanze chimiche volatili tra cui i terpenoidi, che vengono prodotti da una buona percentuale di specie vegetali. Questi vengono rilasciati nell'aria dalla pianta quando per esempio viene "attaccata" da un animale

che se ne ciba o da un parassita che cerca di infestarla, e sembrerebbero avere una funzione paragonabile ai feromoni rilasciati in situazioni di pericolo dagli animali (Wyatt, 2017) e dall'uomo (Parma et al., 2017), spingendo le piante riceventi il segnale a mettere in atto le loro difese aumentando la loro resistenza. Ogni unità di composto chimico si ipotizza possa costituire una sillaba, tramite le cui combinazioni si otterrebbe un linguaggio specifico che risulterebbe essere più efficace per la comunicazione tra membri della stessa famiglia piuttosto che tra individui non imparentati (Peñuelas et al., 1995; Karban et al., 2013).

Un altro canale di comunicazione è attraverso gli essudati radicali (che includono aminoacidi, acidi organici, carboidrati, zuccheri, vitamine, mucillagini e proteine) che inviano segnali informativi rispetto alla presenza e alle caratteristiche di vicini competitivi, che siano parte o meno della famiglia, in modo che le piante riceventi il segnale possano modificare di conseguenza l'allocazione della loro biomassa (Chen et al., 2012; Peñuelas et al., 2014; Bais et al., 2006). Le piante presentano dinamiche di subordinazione, dominio e integrazione all'interno dei clan, nonché delle famiglie stesse, dinamiche in linea di principio molto simili a quelle che osserviamo nel regno animale (Whitehead, 1997). Attraverso le radici le piante si servono inoltre di reti di funghi sotterranee, chiamate micorrizza, per comunicare e scambiarsi nutrienti e carbonio, attuando comportamenti cooperativi, come nel caso delle interazioni tra Betulla e Abete Douglas nelle foreste della Columbia Britannica che, si scambiano quantitativi di carbonio nel corso delle stagioni a seconda delle necessità di una e dell'altro, mettendo in atto un comportamento di altruismo reciproco che in ultima istanza garantisce la sopravvivenza di entrambe (Simard et al., 1997). Nel caso delle piante rampicanti, ad esempio le piante di pisello, è stato studiato che esse comunicano alle piante adiacenti, attraverso l'apparato radicale, l'arrivo di una siccità improvvisa e, chiudendo l'apertura di piccoli pori sulla loro superficie chiamati stomi, disperdano meno acqua e mantengano il turgore dei tessuti (Falik et al., 2012).

CAPITOLO 2: IL MIO STUDIO

Studi recenti hanno dimostrato come le piante di pisello siano in grado di percepire gli stimoli presenti nell'ambiente e di pianificare un movimento in base alle diverse proprietà di questi ultimi come, per esempio, la dimensione (Guerra et al., 2019). È stato dimostrato (Dudley & File, 2007) che le piante sono anche in grado di percepire altre piante e organismi nell'ambiente circostante, verso cui indirizzano comportamenti competitivi o cooperativi anche sulla base del legame parentale. Queste evidenze hanno messo in luce non solo come le piante siano in grado di percepire quello che è presente nell'ambiente circostante, ma come riescano a discriminare le caratteristiche fisiche e, nel caso di altre piante, genetiche discriminando se le piante in questione appartengano alla stessa famiglia o specie oppure no. Inoltre, è stato dimostrato che le piante rampicanti riescono a programmare il movimento di raggiungimento e prensione di un supporto sulla base delle caratteristiche di quest'ultimo, evidenziando come tale movimento non sia semplicemente un riflesso passivo ma, anzi, una pianificazione attiva influenzata dalle caratteristiche dell'oggetto, proprio come avviene per umani e animali (Becchio et al., 2010; Sartori et al., 2009; Castiello & Dadda, 2019).

La presente ricerca ha lo scopo di indagare se la pianificazione del movimento di raggiungimento e prensione di un supporto risenta non solo delle caratteristiche dell'oggetto, ma anche delle caratteristiche del contesto. Per arrivare a ciò si è sottoposto i soggetti alle condizioni individuali oppure sociali, col fine di comprendere se anche le piante, in quanto organismi aneurali e privi di un sistema motorio come quello animale, pianifichino il movimento di raggiungimento e prensione sulla base delle caratteristiche del contesto, ovvero a seconda dell'intenzionalità del movimento.

Nella condizione individuale la pianta verrà piantata da sola in un vaso con un supporto in legno posto a 12cm da essa, mentre, in quella sociale, due piante verranno piantate in un vaso con volume di suolo doppio rispetto alla condizione individuale, con il supporto in legno posto al centro ed equidistante dalle due di 12 cm.

A parità di stimolo, acqua, luce, nutrienti e volume di suolo per pianta, ci si aspetta che le piante nelle due condizioni presentino un pattern motorio differente, pianificando quindi un movimento (i.e., velocità massima dei cirri, percentuale del tempo di movimento in cui viene raggiunto il picco di massima velocità, distanza del centro dallo stimolo, tempo

di movimento, durata media delle circumnutazioni) di raggiungimento e prensione del supporto sulla base delle caratteristiche del contesto, come avviene anche per umani e animali. In alternativa, se, a parità di caratteristiche dello stimolo, nelle condizioni sociali e individuali le piante non dovessero presentare un pattern cinematico differente significherebbe che non risentono delle differenze contestuali nella pianificazione del movimento, contrariamente a quanto avviene per umani e animali.

2.1 Metodi e procedura sperimentale

2.1.1 Soggetti

Come soggetti di studio (tabella 1) sono state scelte sedici piante di pisello (*Pisum sativum* var. *saccharatum* cv *Carouby de Maussane*). I semi di pisello sono stati innanzitutto selezionati, piantati in vaso e mantenuti alle condizioni descritte di seguito, assegnando le piante casualmente alle condizioni sperimentali considerate: individuale e sociale.

Tabella 1. Informazioni sulle condizioni sperimentali e sui soggetti. Il periodo di germinazione è espresso in giorni. I valori si riferiscono alla media.

Experimental conditions	Social	Individual
N°	8	8
Germination period	6 d	6 d

2.1.2 Stimolo

È stato inserito lo stimolo (cioè il supporto), ovvero un palo in legno di 60 cm di altezza e 1,3 cm di diametro (figura 1), con una parte interrata di 7 cm e una parte visibile di 53 cm. Il palo è stato posizionato a 12 cm di fronte alla prima foglia di ciascuna pianta.

2.1.3 Condizioni sperimentali

Sono state considerate due condizioni sperimentali (Figura 1): (i) condizione individuale, in cui una sola pianta cresceva in un vaso; e (ii) condizione sociale in cui due piante crescevano all'interno dello stesso vaso. I trattamenti sono stati replicati otto volte mediante la loro assegnazione casuale alle otto camere di crescita.

2.1.4 Condizioni di germinazione e di crescita

I semi sono stati fatti germogliare in carta assorbente per sei giorni e poi sono state scelte le piante sane e della stessa altezza e sono state trapiantate in vaso. A seconda della condizione sperimentale sono stati utilizzati due tipi di vasi cilindrici. Per la condizione individuale il vaso aveva un diametro e un'altezza di 20 cm, mentre per la condizione sociale aveva un diametro di 30 cm e un'altezza di 14 cm. Tutti sono stati riempiti con sabbia silicea (tipo 16SS, dimensione 0,8/1,2 mm, peso 1,4). All'inizio di ogni trattamento, i vasi per la condizione individuale sono stati annaffiati e fertilizzati utilizzando una soluzione nutritiva (Murashige e Skoog Basal Salt Micronutrient Solution; 10x, liquid, plant cell culture tested; SIGMA Life Science). Per la condizione sociale sia il volume del suolo che la soluzione nutritiva sono stati raddoppiati in modo da mantenere le stesse condizioni di concimazione per le due piante, che venivano quindi annaffiate tre volte a settimana. Ogni vaso era posto in una camera di crescita (Cultibox SG combi 80x80x160 cm) così che le piante potessero crescere in condizioni ambientali controllate. La temperatura dell'aria della camera è stata fissata a 26 °C; era presente un aspiratore dotato di termoregolatore (TT125; 125 mm di diametro; max 280 MC/H prese d'aria) e vi erano ventilatori che garantivano il circolo dell'aria (Blauberg Tubo 100 - 102m³/h). La combinazione di due ventilatori ha consentito una portata d'aria costante in ogni camera di crescita con un tempo medio di permanenza dell'aria di 60 secondi. Si è prestata attenzione a posizionare i ventilatori in modo che il movimento dell'aria non influisse sui movimenti delle piante. Le piante sono

state coltivate con un fotoperiodo di 11,25 ore (dalle 5:45 alle 17:00) illuminate da una lampada a led a luce bianca e fredda (V-TAC innovative LED lighting, VT-911-100W, Des Moines, IA, USA o Samsung UFO da 100W 145lm/W - LIFUD) che è stata posizionata 50 cm sopra ogni piantina garantendo un flusso di fotoni, la cui densità era di $350 \mu\text{mol}\cdot\text{m}^{-2}\cdot\text{s}^{-1}$ (quantum sensore LI-190R, Lincoln, Nebraska USA). Le pareti di ogni camera di crescita sono state rivestite con una pellicola riflettente in Mylar® che ha consentito una migliore uniformità nella distribuzione della luce (Figura 1).

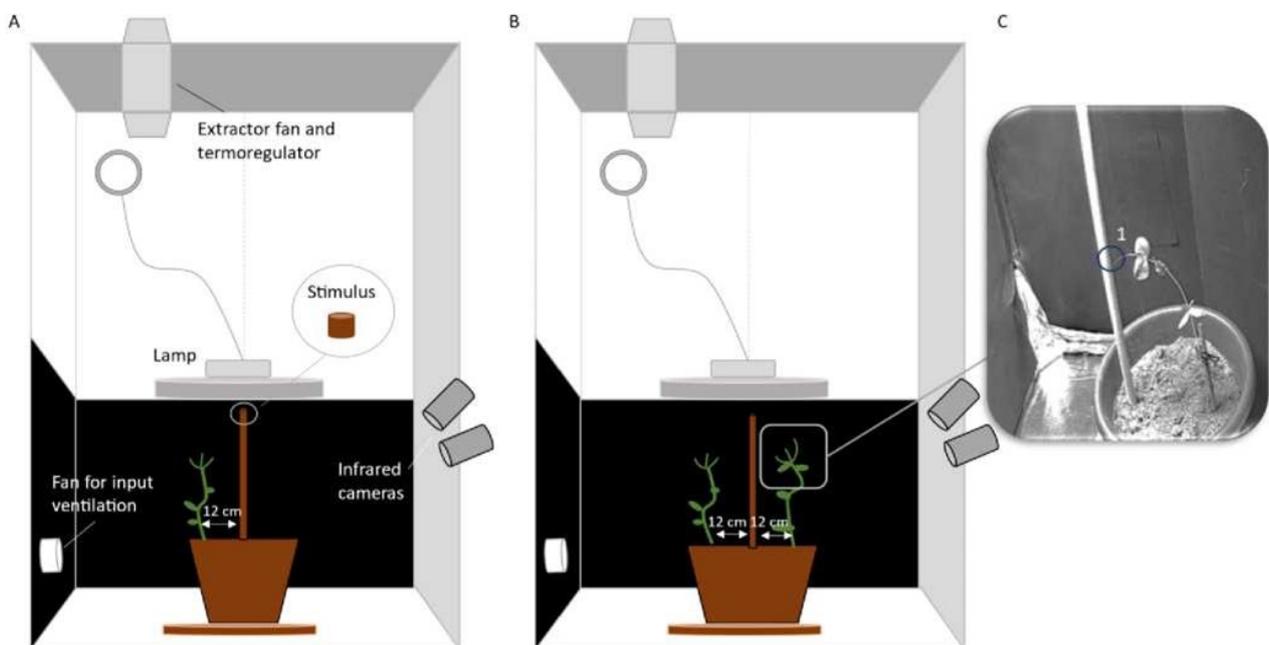


Figura 2. Rappresentazione grafica dell'assetto sperimentale per la condizione individuale (A) e per la condizione sociale (B). Il riquadro rappresenta il punto di riferimento considerato (C): il circo (1).

2.1.5 Registrazioni video ed analisi dei dati

Per ogni camera di crescita è stata posta una coppia di telecamere a infrarossi RGB (es. IP 2.1 Mpx outdoor varifocal IR 1080P) a 110 cm da terra, distanziate di 45 cm una dall'altra, per registrare immagini stereo della pianta. Le telecamere erano collegate tramite cavi Ethernet a un router wireless a 10 porte (es. D-link Dsr-250n) collegato tramite Wi-Fi a un PC, e il processo di acquisizione e salvataggio dei frame è stato controllato dal software

CamRecorder (Ab.Acus srl, Milano, Italia). Per massimizzare il contrasto tra i punti di riferimento anatomici delle piante (ad es. I cirri) e lo sfondo, è stato fissato del feltro nero su alcuni settori delle pareti dei Box e gli stimoli in legno sono stati scuriti con il carbone. La distorsione intrinseca, quella estrinseca e i parametri della lente di ciascuna fotocamera sono stati stimati utilizzando l'applicazione Matlab Camera Calibrator. La calibrazione della profondità dalle singole immagini è stata effettuata scattando 20 foto di una griglia a scacchiera (quadrati con lato di 18mm, 10 colonne, 7 righe) da più angolazioni e distanze in condizioni di luce naturale non diretta. Per la calibrazione stereo, è stata inserita la stessa scacchiera utilizzata per il processo di calibrazione di ogni singola telecamera, ponendola al centro della camera di crescita. Le foto sono state poi scattate dalle due fotocamere per estrarre i parametri di calibrazione.

In accordo con il protocollo sperimentale, ogni 3 minuti le telecamere acquisivano sincronicamente un nuovo frame (con una frequenza di 0,0056 Hz). Un software ad hoc (Ab.Acus srl, Milano, Italia) sviluppato in Matlab è stato utilizzato per posizionare i marker, tracciandone la posizione fotogramma per fotogramma, sulle immagini acquisite dalle due telecamere, in modo da ricostruire la traiettoria 3D di ogni punto di interesse. Per ogni nodo selezionato sono stati studiati i cirri che da esso si sviluppavano. Nei casi in cui la pianta, in seguito ai vari movimenti, si è aggrappata allo stimolo, è stata analizzata la foglia coinvolta nell'aggrappo ed è stato esaminato l'ultimo palco di foglie della pianta. Il frame iniziale è stato definito come il frame in cui i cirri della foglia considerata erano visibili dall'apice e la fine del movimento era definita dal frame in cui i cirri iniziavano ad avvolgersi attorno allo stimolo o il frame in cui vi rimanevano attaccati. I marker sui punti di riferimento anatomici di interesse, vale a dire l'apice e le estremità dei cirri, sono stati inseriti ad hoc successivamente (Figura 1B). I marker di riferimento sono stati posizionati anche sullo stimolo (nel suo punto più basso e più alto), sul fondo del fusto della pianta, sulla seconda foglia e sull'internodo. Le procedure di tracciamento della sequenza temporale del movimento sono state inizialmente eseguite automaticamente, utilizzando l'algoritmo Kanade-Lucas-Tomasi (KLT) nei frame acquisiti da ogni telecamera, dopo la rimozione della distorsione. Il tracciamento è stato verificato manualmente dallo sperimentatore, controllando la posizione dei marker fotogramma per fotogramma e la traiettoria 3D di ciascun marker tracciato è stata calcolata triangolando le traiettorie 2D ottenute dalle due fotocamere.

2.1.6 Variabili dipendenti

Le variabili dipendenti appositamente studiate per testare la nostra ipotesi sperimentale, basandoci su precedenti studi cinematici sull'aggrappo al sostegno (lo stimolo) nelle piante di pisello (Simonetti et al., 2021), erano: (i) le traiettorie spaziali dei marker considerati; (ii) la durata del movimento; (iii) la velocità massima dei cirri; (iv) la percentuale di tempo in cui la velocità massima dei cirri è stata raggiunta durante la circumnutazione; (v) la durata media delle circumnutazioni, (vi) la distanza del centro della circumnutazione dallo stimolo.

2.2 Analisi statistica

Le analisi statistiche sono state eseguite utilizzando l'approccio bayesiano. Nel processo di stima bayesiana l'obiettivo è di attribuire credibilità ad una distribuzione di possibili valori di un dato parametro (distribuzione a posteriori) in modo che sia coerente con i dati osservati, questo tramite l'analisi di un numero elevato di campioni e l'utilizzo del Metodo Monte Carlo della catena di Markov (MCMC). Successivamente, gli intervalli in cui vi è una densità del 95% (95% HDI) vengono selezionati per definire quali punti della distribuzione siano i più probabili (per una rassegna, vedere Kruschke, 2013). Nel presente studio, sono stati eseguiti i t test bayesiani confrontando i dati ottenuti dalle condizioni “sociali” (μ_{social}) e “individuali” ($\mu_{\text{individual}}$) rispetto alle variabili prese in considerazione. A tale scopo, tramite l'utilizzo del BEST (Bayesian ESTimation, che sostituisce il modello t test) implementato da Kruschke (2013), abbiamo calcolato la differenza (β) tra il media delle condizioni di stimolo sociale (μ_{social}) e individuale ($\mu_{\text{individual}}$), e confrontato la credibilità di $\beta > 0$ con $\beta < 0$. Tutte le analisi statistiche sono state eseguite utilizzando l'ambiente di calcolo di R (R Core Team, 2014) e i pacchetti BEST (Kruschke & Meredith, 2021) utilizzando le impostazioni di default, specificando le priorità dello studio e fornendone un elenco sulla base dei precedenti studi a disposizione (Kruschke & Meredith, 2021).

2.3 Risultati

2.3.1 Risultati qualitativi

Il viticcio di ogni pianta ha mostrato un modello di crescita caratterizzato da circumnutazione (Figura 3A-B). Una volta che una pianta rilevava il supporto, modificava strategicamente la traiettoria dei cirri in modo che si piegassero verso lo stimolo così da avvicinarvisi e afferrarlo (fig. 3A-B).

Figura 3. Traiettorie spaziali: qui rappresentate abbiamo la traiettoria spaziale di un cirro (linea blu) nella condizione individuale (A) e la traiettoria di un altro nella condizione sociale (B). La linea verticale nera rappresenta lo stimolo ed i punti arancioni e gialli rappresentano rispettivamente l'origine e l'ultimo internodio della pianta, per avere un riferimento della posizione del fusto da cui dipartono e muovono i cirri.

2.3.2 Risultati cinematici: Individual vs social condition

Tempo di movimento

La differenza media di tempo di movimento tra la condizione individuale ($\mu_{\text{individual}} = 2106 \text{ min} \pm 390$) e quella sociale ($\mu_{\text{social}} = 2402 \text{ min} \pm 305$, cioè la pianta vincitrice) era $\beta = 296 \text{ mm/min}$, con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra -6710 e 1270 min. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè la probabilità che il tempo di movimento fosse più breve per la condizione sociale rispetto a quella individuale) era del 27,1%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che il tempo di movimento fosse più breve per la condizione individuale) era del 72,9%.

Ampiezza della velocità massima di circumnutazione

La differenza di velocità massima raggiunta dai cirri durante la circumnutazione, tra la condizione individuale ($\mu_{\text{individual}} = 4,974 \text{ mm/min} \pm 0,82$) e quella sociale ($\mu_{\text{social}} = 4,265 \text{ mm/min} \pm 0,71$), era $\beta = -0,707 \text{ mm/min}$, con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra -2.830 e 1.510 mm/min. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei cirri fosse maggiore per la condizione individuale rispetto alla

condizione sociale) era del 75,9%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la velocità massima dei cirri fosse inferiore per la condizione individuale) era del 24,1%.

Percentuale del tempo di movimento in cui si è verificato il picco di velocità massima

La differenza della percentuale del tempo di movimento in cui il picco di velocità massima è stato raggiunto dai cirri durante la circumnutazione tra la condizione individuale ($\mu_{\text{individual}} = 63,77\% \pm 8,950$) e sociale ($\mu_{\text{social}} = 66,04\% \pm 9,320$) è stata $\beta = 2,21\%$ con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra -23,30 e 28,00%. La probabilità di $\beta < 0$ (ovvero la probabilità che la % di tempo per la velocità massima raggiunta dai cirri fosse inferiore per la condizione individuale rispetto alla condizione sociale) era del 42,2%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la % di tempo per la velocità massima raggiunta dai cirri fosse superiore per la condizione sociale) è stata del 57,8%.

Durata media delle circumnutazioni

La differenza nella durata media delle circumnutazioni tra la condizione individuale ($\mu_{\text{individual}} = 72,36 \text{ min} \pm 3,04$) e quella sociale ($\mu_{\text{social}} = 88,10 \text{ min} \pm 6,10$) è stata $\beta = 15,7 \text{ min}$ con un intervallo di incertezza del 95% variabile da -2,52 a 29,0 min. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè che la durata media delle circumnutazioni fosse maggiore per la condizione individuale rispetto alla condizione sociale) era dell'1,3%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (cioè la probabilità che la durata media delle circumnutazioni fosse maggiore per la condizione sociale) era del 98,7%.

Centro della circumnutazione e sua distanza dallo stimolo

La differenza tra il centro della circumnutazione e la sua distanza dallo stimolo tra la condizione individuale ($\mu_{\text{individual}} = 93,64 \text{ mm} \pm 10,81$) e quella sociale ($\mu_{\text{social}} = 87,04 \text{ mm} \pm 5,65$) era $\beta = -6,61 \text{ mm}$ con un intervallo di incertezza del 95% compreso tra -30,9 e 17,3 mm. La probabilità di $\beta < 0$ (cioè che il centro della circumnutazione fosse più distante dallo stimolo nella condizione individuale rispetto a quella sociale) era del 72,1%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (ovvero la probabilità che il centro delle circumnutazioni fosse più distante dallo stimolo per la condizione sociale) era del 27,9%.

2.4 Discussione

Nel presente studio abbiamo indagato se il pattern cinematico del movimento di reach to grasp nelle piante sia guidato dall'intenzione sottostante il movimento, individuale o sociale. I risultati hanno rivelato pattern motori differenti a seconda del contesto in cui si trovava la pianta, fornendo risultati che confermerebbero la presenza di intenzionalità che guida il movimento anche nelle piante, proprio come già dimostrato in umani e animali. In particolare nel discutere i risultati trovati ci soffermeremo sulle differenze cinematiche osservate nella condizione individuale e sociale. Nell'analizzare il movimento di aggrappo le variabili indagate sono state il tempo di movimento della pianta che si avvicina allo stimolo (il supporto in legno), la velocità massima raggiunta, la durata delle circumnutazioni e la distanza dallo stimolo a cui si mantiene nel corso del movimento. Quello che viene evidenziato è che la pianta nella condizione individuale, rispetto a quella sociale, era più veloce, ossia presentava un tempo di movimento minore nell'azione motorea di aggrappo, una durata minore delle circumnutazioni e, nel corso del movimento, si manteneva ad una distanza maggiore dallo stimolo. Questi risultati sembrerebbero evidenziare un'“attitudine” più cauta della pianta nella condizione sociale rispetto a quella nella condizione individuale, in quanto nella prima le circumnutazioni risultano più lente, i tempi di moto più lunghi, la velocità massima è inferiore e la pianta si mantiene ad una distanza minore dal supporto. Considerato il fatto che per le piante rampicanti l'azione di aggrappo è molto dispendiosa a livello energetico ed è inoltre un “one off attempt”, ossia lascia spazio ad un unico tentativo che, se fallimentare, si traduce nella caduta della pianta, vediamo come, data la presenza di una “rivale” che effettua il suo movimento verso il medesimo target, essa sembri calibrare maggiormente la sua cinematica, dilatandone i tempi e riducendone la velocità così da conseguire livelli maggiori di precisione ed una maggior probabilità di successo nell'aggrappo.

Questi risultati sembrano suggerire che vi sia una certa somiglianza in termini di variazione di cinematica del movimento effettuato dalle piante in contesti sociali con quella mostrata da animali e uomo. Anche quest'ultimi adattano il loro comportamento modificandone il corso a seconda che si trovino in presenza di altri individui o meno, mostrando, similmente, una maggior cautela in contesti sociali rispetto che in quelli individuali (Becchio et al., 2008; Sartori et al., 2009). Più specificatamente, nei compiti di reach-to-grasp presi in esame dagli studi di Georgiou et al. (2007) i soggetti umani

mostravano tempi di movimento e velocità media inferiori nella condizione sociale rispetto a quella individuale, specialmente in contesto di cooperazione. Dai risultati sembrerebbe quindi che le piante, seppur organismi privi di un sistema nervoso, possiedano differenti schemi motori a seconda del contesto in cui si trovano (sociale o individuale), analogamente a quanto possiamo osservare in altre specie tra cui, come già sottolineato, anche l'uomo.

CAPITOLO 3: CONCLUSIONE

In base alle ricerche svoltesi sino ad ora rispetto al comportamento e alla cognizione vegetale, vediamo come, sempre più, le piante sembrano dimostrare di possedere dei meccanismi di comportamento, tra cui comunicazione e cinematica, che si avvicinano agli schemi che ritroviamo in organismi “superiori” caratterizzati dal possedere un sistema nervoso. Nella presente tesi abbiamo analizzato le tipologie generali di movimento effettuato dalle piante ed il fatto che sembrano esserci evidenze di intenzionalità e pianificazione dell’azione a seconda dello scopo, portando l’attenzione sulla parte di cognizione sociale, evidenziando come tra loro interagiscano e comunichino in modi spesso molto complessi, gerarchicamente definiti e basati sulla parentela tra individui. Attraverso l’esperimento è stato quindi indagato, analizzando il comportamento delle piante di pisello di aggrappo al supporto, se il loro essere organismi capaci di interazione sociale incidesse sulla cinematica dei loro movimenti, precisamente se ci fossero differenze tra la condizione in cui la pianta era sola in vaso, quindi la sola ad aggrapparsi al supporto, e quella in cui vi era una “rivale”. I risultati sembrerebbero confermare quindi l’ipotesi secondo cui la pianta possieda degli schemi motori differenti a seconda che si trovi in presenza di altre conspecifiche, competendo per lo stesso target, osservazione che possiamo avanzare anche rispetto al comportamento di esseri viventi più complessi quali uomo e animali.

La ricerca sul comportamento e la cognizione vegetale è un campo in forte espansione e sempre più evidenze sperimentali sembrano spingerci a rielaborare l’immagine che di questi esseri viventi possediamo, rinunciando, un poco alla volta, a quell’antropocentrismo che ci caratterizza quando, da una posizione di apparente superiorità, guardiamo alla natura.

BIBLIOGRAFIA

- Bais, H. P., Weir, T. L., Perry, L. G., Gilroy, S., & Vivanco, J. M. (2006). The role of root exudates in rhizosphere interactions with plants and other organisms. *Annual Review of Plant Biology*, *57*, 233–266. <http://dx.doi.org/10.1146/annurev.arplant.57.032905.105159>
- Beall, F. D., Yeung, E. C., & Pharis, R. P. (1996). Far-red light stimulates internode elongation, cell division, cell elongation, and gibberellin levels in bean. *Canadian Journal of Botany*, *74*(5), 743-752.
- Becchio, C., Sartori, L., & Castiello, U. (2010). Toward you: The social side of actions. *Current Directions in Psychological Science*, *19*(3), 183-188.
- Becchio, C., Sartori, L., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2008). Both your intention and mine are reflected in the kinematics of my reach-to-grasp movement. *Cognition*, *106*(2), 894-912.
- Biernaskie, J. M. (2011). Evidence for competition and cooperation among climbing plants. *Proceedings of the Royal Society B: Biological Sciences*, *278*(1714), 1989-1996.
- Bonato, B., & Castiello, U. (2020). Dagli abeti ai piselli. Storie di ordinaria resilienza. *Psiche*, *7*(1), 113-121.
- Brown, A. H. (1993). Circumnutations: from Darwin to space flights. *Plant Physiology*, *101*(2), 345.
- Callaway, R. M., & Mahall, B. E. (2007). Family roots. *Nature*, *448*(7150), 145-146.
- Castiello, U. (2021). (Re) claiming plants in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, *135*(1), 127.
- Castiello, U., & Dadda, M. (2019). A review and consideration on the kinematics of reach-to-grasp movements in macaque monkeys. *Journal of Neurophysiology*, *121*(1), 188-204.

Castiello, U., & Guerra, S. (2020). La psicologia vegetale: alle radici della cognizione. *Giornale italiano di psicologia*, 2020(3-4), 683-708.

Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., & Castiello, U. (2020). Speed–accuracy trade-off in plants. *Psychonomic Bulletin & Review*, 27(5), 966-973.

Chen, B. J., During, H. J., & Anten, N. P. (2012). Detect thy neighbor: Identity recognition at the root level in plants. *Plant Science*, 195, 157–167. <http://dx.doi.org/10.1016/j.plantsci.2012.07.006>

Darwin, C., & Darwin, F. (1880). *The Power Of Movement In Plants*, New York: D. Appleton and Co, 592.

Dudley, S. A., & File, A. L. (2007). Kin recognition in an annual plant. *Biology Letters*, 3(4), 435-438.

Dudley, S. A., & Schmitt, J. (1995). Genetic differentiation in morphological responses to simulated foliage shade between populations of *Impatiens capensis* from open and woodland sites. *Functional Ecology*, 655-666.

Dudley, S. A., & Schmitt, J. (1996). Testing the adaptive plasticity hypothesis: density-dependent selection on manipulated stem length in *Impatiens capensis*. *The American Naturalist*, 147(3), 445-465.

Eapen, D., Barroso, M. L., Ponce, G., Campos, M. E., & Cassab, G. I. (2005). Hydrotropism: root growth responses to water. *Trends in plant science*, 10(1), 44-50.

Falik, O., Mordoch, Y., Ben-Natan, D., Vanunu, M., Goldstein, O., & Novoplansky, A. (2012). Plant responsiveness to root–root communication of stress cues. *Annals of Botany*, 110(2), 271-280.

Frith, C. D., & Frith, U. (2007). Social cognition in humans. *Current biology*, 17(16), R724-R732.

Georgiou, I., Becchio, C., Glover, S., & Castiello, U. (2007). Different action patterns for cooperative and competitive behaviour. *Cognition*, 102(3), 415-433.

Gibson, J. J. (1979). The theory of affordances. The ecological approach to visual perception. In *The People, Place and, Space Reader* (pp. 56-60). Routledge New York and London.

Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., ... & Castiello, U. (2022). Kinematic Evidence of Root-to-Shoot Signaling for the Coding of Support Thickness in Pea Plants. *Biology*, 11(3), 405.

Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., D'Amico, E., ... & Castiello, U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific reports*, 9(1), 1-9.

Hamilton, W. D. (1963). The evolution of altruistic behavior. *The American Naturalist*, 97(896), 354-356.

Kao, T. H., & McCubbin, A. G. (1996). How flowering plants discriminate between self and non-self pollen to prevent inbreeding. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 93(22), 12059-12065.

Karban, R., Shiojiri, K., Ishizaki, S., Wetzel, W. C., & Evans, R. Y. (2013). Kin recognition affects plant communication and defence. *Proceedings of the Royal Society B Biological Science*, 280, 20123062. <http://dx.doi.org/10.1098/rspb.2012.3062>

Kasperbauer, M. J., & Hunt, P. G. (1994). Shoot/root assimilate allocation and nodulation of *Vigna unguiculata* seedlings as influenced by shoot light environment. *Plant and Soil*, 161(1), 97-101.

Kassel, R. (1965). *Aristoteles Poetica*. Oxford: Oxford Clarendon Press.

Kiss, J. Z. (2006). Up, down, and all around: how plants sense and respond to environmental stimuli. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(4), 829-830.

Kruschke, J. K. (2013). Bayesian estimation supersedes the t test. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142(2), 573.

Libet, B. (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral and brain sciences*, 8(4), 529-539.

Mancuso, S. (2010). Alla radice dell'intelligenza delle piante. TEDX.

Mancuso, S. (2005). Gli apici radicali come centri di comando della pianta: lo stato "neural-simile" della zona di transizione. *Quaderni Accademia dei Georgofili*, 8, 1-22.

Mancuso, S., & Viola, A. (2013). *Verde brillante: sensibilità e intelligenza del mondo vegetale*. Giunti.

Meredith, M., & Kruschke, J. (2021). Bayesian Estimation Supersedes the t-test.

Parma, V., Gordon, A. R., Cecchetto, C., Cavazzana, A., Lundström, J. N., & Olsson, M. J. (2017). Processing of human body odors. In A. Buettner (Ed.), *Springer handbook of odor* (pp. 127–128). Cham, Switzerland: Springer Handbooks.

Peñuelas, J., Asensio, D., Tholl, D., Wenke, K., Rosenkranz, M., Piechulla, B., & Schnitzler, J. P. (2014). Biogenic volatile emissions from the soil. *Plant Cell and Environment*, 37, 1866–1891. <http://dx.doi.org/10.1111/pce.12340>

Peñuelas, J., Llusia, J., & Estiarte, M. (1995). Terpenoids: A plant language. *Trends in Ecology and Evolution*, 10, 289. [http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347\(95\)90025-X](http://dx.doi.org/10.1016/0169-5347(95)90025-X)

Pfennig, D. W., & Sherman, P. W. (1995). Kin recognition. *Scientific American*, 272(6), 98-103.

Roy, R., & Bassham, D. C. (2014). Root growth movements: waving and skewing. *Plant Science*, 221, 42-47.

Sack, F. D. (1991). Plant gravity sensing. *International review of cytology*, 127, 193-252.

Sartori, L., Becchio, C., Bara, B. G., & Castiello, U. (2009). Does the intention to communicate affect action kinematics?. *Consciousness and cognition*, 18(3), 766-772.

Simard, S. W., Perry, D. A., Jones, M. D., Myrold, D. D., Durall, D. M., & Molina, R. (1997). Net transfer of carbon between ectomycorrhizal tree species in the field. *Nature*, 388(6642), 579-582.

Simonetti, V., Bulgheroni, M., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., ... & Castiello, U. (2021). Can Plants Move Like Animals? A Three-Dimensional Stereovision Analysis of Movement in Plants. *Animals*, 11(7), 1854.

Stolarz, M. (2009). Circumnutation as a visible plant action and reaction: physiological, cellular and molecular basis for circumnutations. *Plant signaling & behavior*, 4(5), 380-387.

Team, R. C. (2014). R: A Language and Environment for Statistical Computing
<http://www.R-project.org>.

Trewavas, A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface focus*, 7(3), 20160098.

Wang, Q., Guerra, S., Ceccarini, F., Bonato, B., & Castiello, U. (2021). Sowing the seeds of intentionality: Motor intentions in plants. *Plant Signaling & Behavior*, 16(11), 1949818.

Whitehead, H. A. L. (1997). Analysing animal social structure. *Animal behaviour*, 53(5), 1053-1067.

Wyatt, T. D. (2017). *Animal behaviour: A very short introduction*. Oxford, United Kingdom: Oxford University Press. <http://dx.doi.org/10.1093/actrade/9780198712152.001.0001>