



UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale – DPG

Corso di laurea in Scienze Psicologiche Cognitive e Psicobiologiche

Elaborato finale

**IL RUOLO DELLE RADICI NEL
PROCESSO DI SCELTA DEL SUPPORTO: UNO
STUDIO CINEMATICO**

The role of roots for support selection: a kinematic study

Relatore:

PROF. UMBERTO CASTIELLO

Correlatrice:

DOTT.SA SILVIA GUERRA

Laureanda:

VALENTINA BRUSA

Matricola:

2047956

Anno Accademico 2023/2024

INDICE

INTRODUZIONE.....	3
CAPITOLO 1 - COGNIZIONE VEGETALE: DA DARWIN A OGGI.....	5
1.1 Introduzione alla cognizione vegetale	5
1.2 Le origini: Darwin e la circumnutazione	6
1.3 Evoluzione delle teorie e scoperte recenti	9
CAPITOLO 2 - MOVIMENTO INTENZIONALE NELLE PIANTE	
RAMPICANTI.....	11
2.1 Movimenti intenzionali nella ricerca di supporto	11
2.2 Ruolo delle radici nella ricerca di supporto	14
CAPITOLO 3 - ESPERIMENTO: STUDIO CINEMATICO SUL RUOLO	
DELLE RADICI NEL PROCESSO DI SCELTA DEL SUPPORTO.....	17
3.1. Materiali e metodi.....	17
3.1.1 Soggetti sperimentali	17
3.1.3. Condizioni di germinazione e crescita delle piante	18
3.1.4 Registrazione video e analisi dei dati	19
3.2 Risultati.....	21
3.2.1 Risultati qualitativi.....	21
3.2.2 Risultati cinematici	22
CAPITOLO 4 - DISCUSSIONE E CONCLUSIONE	24
BIBLIOGRAFIA	25

INTRODUZIONE

Il fatto che le piante siano organismi sessili statici, incapaci di spostarsi da un luogo ad un altro, e sprovvisti di sistema nervoso centrale (SNC), spesso porta al pensiero comune che esse siano generalmente immobili, passive rispetto all'ambiente e prive di intenzionalità. Questa idea è invece molto lontana dalla realtà.

Molteplici evidenze scientifiche hanno dimostrato che le piante sono organismi estremamente complessi e sofisticati, in grado di compiere numerosi movimenti, percepire l'ambiente circostante, elaborare le informazioni acquisite e mettere in atto comportamenti pianificati e mirati ad un preciso obiettivo (Karban, 2008, 2015). Esse sono dunque agenti attivi dotati di cognizione e utilizzano strategie adattive per aumentare le possibilità di sopravvivenza (Trewavas, 2009). La ragione per cui questo non appare evidente ad occhio nudo è che le piante agiscono in una scala temporale diversa dalla nostra, più lunga (di ore, giorni o anche mesi) e quindi per noi difficilmente percepibile. Nel corso dell'ultimo secolo l'impiego di registrazioni *time-lapse* (*i.e.*, velocizzazione di sequenze di immagini) ha permesso di superare questo limite, riportando i comportamenti vegetali su una scala temporale a noi visibile e facilitandone quindi lo studio. Combinando questo metodo con analisi cinematiche tridimensionali, è stato possibile non solo accertare che le piante compiono un'ampia varietà di movimenti, ma osservare come, in particolare nelle piante rampicanti, questi movimenti siano generalmente caratterizzati da intenzionalità (Bonato et al., 2023; Wang et al., 2021, 2023).

Nello specifico, studi recenti hanno dimostrato che le piante rampicanti di pisello (*Pisum sativum* L.), sono in grado di percepire un potenziale supporto nell'ambiente circostante e pianificare il movimento di avvicinamento e prensione – regolando direzione, velocità e apertura dei cirri (*i.e.*, foglie modificate lunghe, sottili e flessibili che permettono alla pianta di avvolgersi a sostegni) – in base alle caratteristiche di esso (Guerra et al., 2019).

I meccanismi alla base di tale processo di percezione e codifica del potenziale supporto non sono ancora del tutto noti. Tuttavia, le radici sembrerebbero giocare un ruolo chiave, percependo presenza e spessore di eventuali supporti (Guerra et al., 2021) e comunicandolo in tempo reale alla parte sopra terra della pianta (*i.e.*, fusto, foglie, cirri...; Guerra et al., 2022). Ciò che necessita ulteriori indagini è la dinamica di questi scambi comunicativi tra organi sopra e sottoterra.

Lo scopo della presente ricerca è quello di indagare questa relazione andando a stabilire se e quanto il sistema radicale nella pianta di pisello svolga un ruolo nella pianificazione del movimento di raggiungimento e prensione di un potenziale supporto presente nell'ambiente circostante. Nello specifico, si vuole andare a verificare quanto la scelta della direzione di crescita durante la ricerca di supporto sia guidata dalla percezione di un supporto da parte delle radici, piuttosto che della porzione aerea della pianta. A tal fine, le piante di pisello sono state testate in presenza di un supporto interrato, cioè percepito solo dal sistema radicale, oppure di un supporto presente sia sotto che fuori terra mediante l'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento. In particolare, è stato ipotizzato che se il sistema radicale svolge un maggiore ruolo nel processo di percezione del supporto e pianificazione del movimento per afferrarlo, allora non vi saranno differenze significative a livello cinematico fra le due condizioni sperimentali. In alternativa, se la parte aerea gioca un ruolo cruciale in tale processo, emergeranno a livello cinematico differenze significative fra le due condizioni sperimentali.

Al fine di facilitare la comprensione delle ipotesi e degli obiettivi sperimentali, verrà inizialmente introdotto il concetto di cognizione vegetale, partendo dalle sue origini con gli studi condotti dai Darwin, fino ad arrivare a illustrare teorie e sviluppi recenti (Capitolo 1). In seguito, si entrerà più nello specifico affrontando nel dettaglio i fenomeni di movimento intenzionale e il ruolo delle radici nelle piante rampicanti, particolarmente la pianta *P. sativum* (Capitolo 2). Sarà poi illustrata la ricerca condotta in termini di materiali e metodi, condizioni sperimentali, raccolta e analisi dati e presentazione dei risultati (Capitolo 3). Si procederà infine commentando i risultati ottenuti alla luce della letteratura scientifica esistente, traendo conclusioni riguardo le ipotesi sperimentali di partenza e possibili sviluppi futuri (Capitolo 4).

CAPITOLO 1 - COGNIZIONE VEGETALE: DA DARWIN A OGGI

1.1 Introduzione alla cognizione vegetale

Come citato in precedenza, è stata a lungo supportata l'idea che le piante fossero immobili e passive rispetto all'ambiente e che reagissero in modo automatico ai vari stimoli ambientali. Questa erronea deduzione si basa su due principali assunzioni: in primo luogo, l'euristica di pensiero (nell'ambito del pensiero veloce di Daniel Kahneman; 2011) per cui gli esseri umani attribuiscono una mente a chi, organismo vivente o oggetto, appare muoversi autonomamente; ciò che si muove ha intenzioni e dunque una mente. In secondo luogo, la convinzione che intelligenza e intenzionalità nel comportamento richiedano la presenza di un sistema nervoso.

La prima assunzione è di per sé generalmente corretta: spesso infatti è efficace ed è un metodo rapido e semplice di prima approssimazione. L'errore risiede nel presumere che le piante non si muovano. Come approfondito in seguito, infatti, le piante sono tutt'altro che immobili. Esse operano su una scala temporale diversa dalla nostra – molto più lenta – che quindi faticiamo a percepire ad occhio nudo, non risultando in cambiamenti immediatamente visibili (Darwin & Darwin, 1880).

Per quanto riguarda la seconda assunzione, molteplici studi su organismi a-neurali hanno dimostrato come non vi sia la necessità di strutture e processi cerebrali per l'implementazione del comportamento cognitivo (Reid et al., 2015; Baluška & Levin, 2016; Shemesh et al., 2010); Di Primio e colleghi (2000) offrono la riprova scientifica che tracce cognitive siano presenti persino nei batteri procarioti e in altri organismi unicellulari (DiPrimio et al., 2000).

Il fatto che le piante non possiedano un sistema nervoso non significa che esse non siano dotate di un sistema di trasmissione di informazioni. Brenner e collaboratori (2006) forniscono un'immagine del complesso sistema di trasmissioni interne delle piante: dai canali ionici e segnali elettrici a lunga distanza, alla diffusione intercellulare di macromolecole analoghe a neurorecettori e neurotrasmettitori appartenenti al mondo animale, fino al ruolo centrale del fitormone Auxina come segnalatore nel processo di regolazione dello sviluppo e della crescita. Una rete di comunicazione quindi esiste (Baluška & Mancuso, 2016), anche se diffusa e meno specializzata che negli animali, e per una buona ragione: in ottica evolutivista, confinare funzioni vitali a tessuti

specifici sarebbe svantaggioso nella lotta per la sopravvivenza. Implicherebbe, infatti, estrema vulnerabilità della pianta agli attacchi di chi se ne nutre, in quanto inabile a fuggire. Si dimostra dunque molto più funzionale una struttura modulare, che possa continuare a funzionare anche in caso di danni o mutilazioni (Castiello & Guerra, 2020).

Riassumendo, le piante sono organismi a-neurali, ma non per questo prive di cognizione di sé e dell'ambiente circostante (Trewavas, 2014). Adottando la definizione di cognizione come “capacità di acquisire dati relativi all'ambiente e di elaborarli per scegliere, pianificare e mettere in atto risposte e strategie d'azione favorevoli alla sopravvivenza”, le piante posseggono le caratteristiche necessarie per essere considerate potenziali agenti cognitivi. Esse, infatti, sono in grado di percepire molteplici aspetti del mondo che le circonda (*i.e.*, forme, colori, luminosità, vibrazioni sonore, odori), percepire la presenza di piante limitrofe e distinguere piante della propria specie da specie diverse, comunicare tra loro attraverso meccanismi aerei e sotterranei di rilascio di sostanze (Heil & Karban, 2009; Falik et al., 2012; Bais et al., 2004). Sono consapevoli della gravità, distinguono diversi tipi di contatto, sono in grado di apprendere e ricordare esperienze passate, di compiere una valutazione costi-benefici e scegliere la strategia più conveniente in base alle loro esperienze pregresse per mettere in atto comportamenti pianificati e mirati ad un obiettivo.

L'importanza dello studio della cognizione vegetale è da valutare non tanto nell'ottica di sostituirla o eguagliarla a quella animale, quanto piuttosto di integrarla ad essa allo scopo di raggiungere una visione più ampia e completa dell'evoluzione dei processi cognitivi. Questo concetto viene efficacemente riassunto da Carlo Umiltà in questa sua affermazione del 2020: «le piante possono servire per indagare gli aspetti essenziali della cognizione e separarli da quelli che dipendono dalla scelta evolutiva di avere un sistema nervoso centrale».

1.2 Le origini: Darwin e la circumnutazione

I primi ad interessarsi e ad indagare l'incredibile varietà di movimenti che caratterizzano il regno vegetale furono Charles Darwin e suo figlio Francis Darwin. I loro studi (C. Darwin, 1875; Darwin & Darwin, 1880; F. Darwin, 1903) hanno svelato il vasto mondo dei movimenti nel regno vegetale, si sono rivelati per la maggior parte accurati e tutt'oggi costituiscono le fondamenta del sapere in questa materia. Nonostante un iniziale

rifiuto e congedo come amatoriali e fuorvianti da parte dei botanisti dell'epoca, hanno rappresentato un enorme punto di svolta nella comprensione della vita delle piante e un primo grande passo nella direzione del concetto di cognizione vegetale.

Principale scoperta emersa dalle loro osservazioni, esposte nel loro libro “*Il potere di movimento nelle piante*” (Darwin & Darwin, 1880), fu l'individuazione di uno schema di movimento presente in tutte le piante, da loro denominato *circumnutazione*, ovvero il movimento rotatorio di forma circolare o ellittica degli organi della pianta attorno al proprio asse verticale durante la fase di crescita (Figura 1); la combinazione del movimento circolare e della crescita verso l'alto fa sì che l'apice si muova verso l'alto seguendo un percorso a spirale.

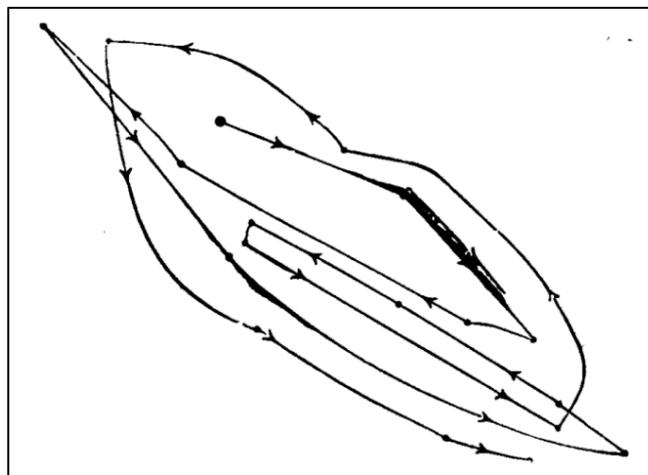


Figura 1: Schema originale rappresentante il movimento di circumnutazione dei cotiledoni e dell'ipocotile nella pianta di *Brassica oleracea*, frutto di un'osservazione durata 10 ore e 45 minuti.

A partire dalla circumnutazione, i Darwin (1880) distinsero e descrissero poi in maniera approfondita due categorie di movimenti delle piante: i *tropismi* e le *nastie*.

Con *tropismo* si intende un movimento in risposta ad uno stimolo esterno, la cui direzione è in relazione a quella di provenienza dello stimolo stesso (Gilroy & Masson, 2008). Tale movimento può essere positivo se avviene in direzione dello stimolo, negativo se avviene in direzione opposta, o trasversale se avviene in direzione perpendicolare allo stimolo. Un esempio di tropismo tra i più comunemente osservati è il fototropismo positivo: tendenza delle piante a muoversi in direzione della luce, particolarmente quella blu (Fankhauser & Christie, 2015). È un movimento lento (ca. 30 ore dal momento di percezione dello stimolo luminoso) ma ad elevata sensibilità (pochi

lux per la durata di 1s). Il meccanismo che guida questo movimento, dimostrato dai Darwin in una serie di esperimenti (Darwin & Darwin, 1880) consiste nella rilevazione della fonte luminosa da parte del germoglio apicale, il quale successivamente trasmette alla sezione centrale del fusto l'informazione di inclinarsi in quella specifica direzione. Un esempio particolare di movimento stimolato dalla luce è l'eliotropismo, comportamento esibito dalle piante che durante il giorno inseguono il sole. Questo tipo di movimenti si è sviluppato con lo scopo di massimizzare la possibilità di assorbire luce solare e di conseguenza svolgere la fotosintesi necessaria al sostentamento.

Un altro movimento tropico è il gravitropismo: durante la crescita la pianta orienta il proprio asse verticalmente, secondo la direzione del vettore di gravità. Questo le permette di far crescere lo stelo verso l'alto, dove ha migliori probabilità di fotosintesi, i rami lateralmente per massimizzare l'assunzione di luce e le radici verso il basso, dove possono attingere l'acqua e i minerali necessari al sostentamento (Rawitscher, 1937). È un fenomeno facilmente osservabile, ad esempio nel caso si rovesci un vaso: dopo un certo periodo di tempo si osserva come la pianta riallinei il proprio asse in posizione verticale, reindirizzando la crescita della pianta verso l'alto (gravitropismo negativo) e le radici verso il basso (gravitropismo positivo). Ulteriore tipo di tropismo è quello conseguente al contatto fisico di un organo vegetale con un corpo esterno, ovvero il *tigmotropismo*. Un classico esempio è il movimento di avvolgimento dei cirri in seguito al contatto con un supporto, che rende possibile alla pianta di svilupparsi aggrappandosi al sostegno.

Per quanto riguarda invece le *nastie*, queste consistono in movimenti eseguiti sempre in risposta ad uno stimolo, ma la cui direzione è indipendente da esso. I movimenti nastici sono movimenti di crescita prevalentemente determinati da variazioni nel turgore cellulare, che inducono modificazioni temporanee delle dimensioni delle cellule; sono reversibili e relativamente rapidi. Contrariamente al movimento tropico, l'orientamento è definito unicamente dalla struttura dell'organo coinvolto e non dalla direzione di provenienza dello stimolo. Come per i tropismi, esistono diversi tipi di nastie, in base allo stimolo scatenante: termico (termonastia), meccanico (seismonastia), tattile (tigmonastia: osservabile nella *Mimosa pudica*, la quale richiude le foglie al percepire di un tocco) o luminoso (fotonastia; Castiello, 2019).

Il gruppo di movimenti nastici più noto è quello delle *nictinastie*, anche denominate "movimenti del sonno": consistono nel ciclico ripiegamento di fiori e foglie durante la

notte, seguito dal loro dispiegamento durante il giorno; sono causate dalla variazione di quantità di luce e cambiamenti nella temperatura, ma vengono regolate dall'orologio del ritmo circadiano interno alla pianta. Tra le idee avanzate riguardo la funzione di questo comportamento, la più accreditata rimane quella già ipotizzata dai Darwin nel 1880, ovvero di ridurre la dispersione del calore in mancanza di radiazioni solari, per una migliore termo-regolazione; altre teorie includono la prevenzione dell'alterazione del fotoperiodismo da parte del chiaro di luna e il disincentivo di atteggiamenti erbivori notturni (Minorsky, 2019).

1.3 Evoluzione delle teorie e scoperte recenti

I Darwin aprirono le porte della curiosità verso il mondo vegetale, che fino ad allora era rimasto inesplorato; il progresso delle tecnologie ha successivamente permesso di indagare aspetti della vita delle piante fino a quel momento insondabili. Si è giunti a scoprire che le piante non solo si muovono, ma possiedono molte altre caratteristiche e capacità che si credevano esclusive al regno animale.

Innanzitutto, le piante percepiscono l'ambiente che le circonda: essendo sessili e non disponendo di molti altri mezzi per adattarsi ad un ambiente in continua evoluzione, è stato per loro fondamentale sviluppare e affinare i meccanismi percettivi per rilevare tali cambiamenti e adattarvisi (Castiello, 2019). Esse riescono a percepire sia l'ambiente aereo che quello sotterraneo, mostrando processi analoghi a quelli del regno animale. Possono infatti distinguere e reagire diversamente alle diverse frequenze luminose e riescono, grazie a ciò, a riconoscere tra le piante adiacenti quelle della loro specie (Crepny & Casal, 2015). Sono in grado di captare le vibrazioni sonore prodotte dall'acqua e dirigere la crescita delle radici verso di esse (Gagliano et al., 2017). Percepiscono odori e comunicano con le piante limitrofe tramite rilascio e codifica di sostanze chimiche volatili, in inglese *volatile organic compounds* (VOCs) (Bonato et al., 2021; Heil & Karban, 2009). Distinguono diversi tipi di contatto, imparando ad abituarsi a quelli dimostratisi irrilevanti alla propria sopravvivenza (Eisenstein et al., 2001; Gagliano et al., 2014). Imparano e ricordano le loro esperienze passate (Trewavas, 2005) quali infestazioni e intemperie che hanno subito precedentemente, così da sapersi meglio proteggere in caso si ripresentassero (i.e. memoria immunologica, Karban & Niiho,

1995); dimostrano persino la capacità di imparare per associazione tramite condizionamento classico di Pavlov (Gagliano et al., 2016).

Oltre che percepirlo, le piante agiscono attivamente sull'ambiente tramite una moltitudine di movimenti per raggiungere i propri scopi (Bonato et al., 2023; Wang et al., 2021). Per fare ciò, a volte devono compiere delle scelte: alcune decisioni che le piante potrebbero trovarsi a dover affrontare includono il momento migliore per la fioritura, la direzione di crescita delle radici, l'approccio migliore per contrastare un attacco infestante. In questi casi le piante compiono una stima dei possibili esiti, una valutazione delle conseguenze e relativi costi-benefici (Dener et al., 2016), in base a cui scelgono le strategie d'azione che offrano loro maggior probabilità di sopravvivenza (Shemesh et al., 2010). Ad esempio, le piante sono in grado di percepire la presenza di eventuali «competitori» nello spazio circostante e di decidere di dirigere la crescita radicale nello spazio in cui non sono presenti altre piante, con lo scopo di salvaguardare il proprio benessere (Gersani et al., 1998).

Tali evidenze hanno permesso di consolidare l'idea che le piante dimostrino agentività non solo in termini di movimento, ma persino di intenzioni, obiettivi e scelta di strategie d'azione per raggiungerli.

CAPITOLO 2 - MOVIMENTO INTENZIONALE NELLE PIANTE RAMPICANTI

Le piante sono in grado di compiere un'ampia varietà di movimenti (Darwin & Darwin, 1880). Nelle piante il movimento si manifesta sempre come curvatura globale di un organo (foglie, fusto) tramite allungamento o accorciamento di un organo flessibile. Questo meccanismo è sotteso principalmente dai processi di crescita (allungamento di un organo dipendente dalle auxine, *i.e.* fitormoni di crescita vegetale) e di turgore (ingrossamento delle cellule dovuto all'aumento di pressione osmotica al loro interno, risultante in allungamento dell'organo nel caso di aumento del turgore e accorciamento in caso esso diminuisca; Castiello, 2019); il tutto sembrerebbe essere regolato da una rete intricata di segnali di comunicazione (Baluška & Mancuso, 2013).

2.1 Movimenti intenzionali nella ricerca di supporto

Come accennato in precedenza, i Darwin (1880) notarono come il movimento di circumnutazione fosse universale, ascrivibile alla maggior parte delle piante, e che perciò dovesse essere in qualche modo vantaggioso per la pianta. Avanzarono dunque l'idea che tale comportamento potesse avere funzione esplorativa per ricercare nell'ambiente circostante gli elementi utili e necessari per la propria sopravvivenza. Ipotizzarono inoltre che le piante fossero in grado di modularlo per poter raggiungere un loro obiettivo, come poi confermato da successive ricerche (Tronchet, 1945, 1946; Wang et al., 2021; Bonato et al., 2023). Prendendo come esempio le piante rampicanti, che a causa della loro struttura morfologica molto sottile necessitano di aggrapparsi ad un supporto esterno per crescere ed accedere con maggiore facilità alla luce, osservarono che esse utilizzano il movimento oscillatorio per ricercare nell'ambiente un possibile supporto e, una volta identificato, direzionano il loro movimento verso di esso al fine di potersi aggrappare (C. Darwin, 1875; Darwin & Darwin, 1880). Inoltre, Darwin osservò come una volta entrate a contatto con uno stimolo, se questo veniva valutato come troppo spesso o eccessivamente liscio (egli utilizzò una bacchetta di vetro), le piante si srotolavano e allontanavano da esso. A partire dalle scoperte dei Darwin (1880) numerosi studi hanno ulteriormente indagato vari aspetti del comportamento e movimento delle piante. Ad oggi infatti è possibile affermare che le piante compiano movimenti con intenzionalità (Bonato

et al., 2023), obiettivi (Tronchet, 1945) e correzione on- line del movimento per poterli raggiungere (Ceccarini et al., 2021).

Una delle prime evidenze di comportamento volto al raggiungimento di un obiettivo è giunta dagli esperimenti di Tronchet (1945), il quale osservò come, con diverse piante rampicanti, l'inserimento di un supporto nelle vicinanze della pianta avesse un'influenza sul comportamento dei viticci. Nello specifico, non appena un supporto veniva introdotto nel vaso contenente la pianta, i viticci compivano un brusco cambiamento di direzione, ampliando il movimento di circumnutazione per andare ad esplorare il settore in cui era stato inserito il sostegno (Tronchet, 1945, 1946). Ciò si verificava anche quando il supporto veniva spostato e reinserto in posizioni differenti (Baillaud, 1962).

Tali osservazioni hanno alimentato l'idea che le piante fossero in grado di muoversi in maniera anticipatoria, pianificando cioè il movimento in base all'obiettivo che volevano raggiungere. Successivi studi si sono dunque impegnati ad indagare questo aspetto di intenzionalità – che Merleau-Ponty nel suo libro *Fenomenologia della percezione* (1945) per primo definisce come espletazione di movimenti deliberati, abili e mirati al raggiungimento di uno scopo – tramite lo studio cinematico dei movimenti delle piante rampicanti di pisello (*Pisum sativum* L.) durante la ricerca di supporto. Questo metodo di studio si basa sulla teoria per cui dall'informazione motoria è possibile inferire le intenzioni dell'agente; è stato infatti dimostrato che diverse intenzioni vengono esperite tramite differenti modelli cinematici di movimento (Ansuini et al., 2006, 2008; Becchio et al., 2012). L'intenzionalità in questo ambito viene definita in termini spaziali come regolazione della direzione di crescita e del grado di apertura e velocità dei cirri.

Guerra e collaboratori (2019) hanno indagato se le piante di pisello *P. sativum* fossero in grado di percepire la presenza di un supporto nell'ambiente e di programmare il proprio movimento in base alle sue caratteristiche (dimensione). I risultati dell'esperimento hanno confermato che non solo le piante di pisello sono in grado di percepire la presenza di un potenziale supporto nell'ambiente prima di entrarci in contatto, ma che sono anche in grado di codificarne le caratteristiche e modulare anticipatamente l'apertura e la velocità dei propri cirri in funzione della larghezza dello stimolo (Guerra et al., 2019). In particolare, quando le piante interagiscono con supporti più spessi, i cirri tendono a presentare velocità e apertura minori rispetto a condizioni con un supporto più sottile.

Lo studio di Guerra e colleghi (2019) dimostra dunque come le piante abbiano la capacità di percepire e processare le proprietà dei vari stimoli ambientali, il che permette loro di selezionare il movimento e la strategia più opportuni da adottare (Guerra et al., 2019). Un movimento più lento e contenuto in presenza di supporti spessi risulta essere un comportamento più adattivo in quanto i cirri potrebbero non avere lunghezza e forza sufficienti a mantenere le forze di tensione necessarie per contrastare la forza di gravità e tenere salda la presa sul supporto se questo supera un certo spessore (Goriely & Neukirch, 2006). Per le piante è quindi preferibile procedere con cautela per evitare dispendi di energia e processi di crescita innessari, essendo questi irreversibili. Ulteriormente, Guerra e collaboratori (2019) hanno osservato che in presenza di stimoli bidimensionali (fotografie dei supporti) la modulazione del movimento non si verifica e la pianta procede nel movimento di ricerca del supporto come se lo stimolo non ci fosse, dimostrando quindi che le piante sono in grado di discriminare fra stimoli afferrabili e non (Castiello & Guerra, 2020).

Si è inoltre osservato come il movimento di prensione delle piante sia estremamente simile a quello compiuto nel regno animale (Simonetti et al., 2021). Negli animali che hanno sviluppato una buona capacità di prensione, questo movimento è regolato dal principio di *speed-accuracy trade-off*, ovvero la decisione di prediligere la rapidità del movimento a scapito della precisione oppure l'accuratezza nel movimento a scapito della velocità (*i.e.*, legge di Fittz; Fittz, 1954). Alcuni studiosi hanno constatato che, seppure in senso opposto rispetto agli animali, i quali prediligono minore velocità e più accuratezza nei movimenti verso oggetti piccoli (Chittka et al., 2009), questo principio si applica anche ai movimenti delle piante (Ceccarini et al., 2020). Il tempo di movimento è maggiore e la velocità (sia media che massima) dei cirri è minore nel caso la pianta debba aggrapparsi ad un supporto spesso (diametro 3 cm) piuttosto che a uno più sottile (diametro 1.2 cm): le piante presentano quindi più difficoltà e adottano un approccio più cauto nel programmare movimenti di prensione a supporti più spessi.

In un successivo esperimento, studiando il movimento di avvicinamento al supporto, Ceccarini e colleghi (2021) osservarono che nei casi in cui il supporto era più spesso veniva eseguito un maggior numero di movimenti di aggiustamento rispetto a situazioni con un supporto più sottile (Ceccarini et al., 2021). In altre parole, le piante procedono più lentamente e implementano una correzione on-line del movimento più frequente al

fine di allungare la finestra temporale prima dell'appiglio allo stimolo, durante la quale la pianta ha la possibilità di acquisire più informazione sulle caratteristiche del supporto e programmare i punti di contatto con più precisione, consentendo una presa migliore (Ceccarini et al., 2020, 2021).

I risultati ottenuti negli studi illustrati riguardo la ricerca di supporto nelle piante rampicanti disconfermano infine l'idea che il movimento vegetale sia semplicemente guidato da meccanismi causa-effetto e riflessi innati, provando invece che coinvolge anticipazione delle conseguenze, pianificazione del movimento, monitoraggio on-line e correzioni in base alla strategia scelta.

2.2 Ruolo delle radici nella ricerca di supporto

Appurato che le piante rampicanti compiono movimenti intenzionali durante il processo di ricerca di supporto in base alle caratteristiche di esso, sorge spontanea una domanda: come fanno le piante a percepire la presenza e le caratteristiche del supporto prima di esserci entrate in contatto? Darwin ipotizzò che le piante fossero in grado di “vedere” lo stimolo e aggiustare il movimento dei cirri di conseguenza (C. Darwin, 1875). Egli avanzò la teoria secondo cui le radici (particolarmente nella zona apicale anteriore) sono sede di una sorta di centro di comando con capacità e funzioni simili a quelle del cervello: ricevere informazioni dai recettori sensoriali, elaborarle e mettere in atto strategie di crescita in linea con le migliori probabilità di sostentamento (Darwin & Darwin, 1880). Studi recenti che hanno ripreso questa ipotesi cosiddetta «*root-brain theory*» hanno ricevuto riscontri positivi (Baluška et al., 2009; Mancuso et al., 2004). Le radici percepiscono l'umidità, la densità di nutrienti (López-Bucio et al., 2003), la gravità e persino la luce, rilevata tramite fotorecettori (Creppey & Casal, 2015; Yokawa et al., 2013) e condotta dalla parte aerea della pianta (Lee, 2016; Lee et al., 2017). Sono anche in grado di individuare e circumnavigare ostacoli presenti nel suolo (Del Bianco & Kepinski, 2021; Semchenko et al., 2008) mediante gli essudati radicali, composti chimici emessi dalle radici che permettono alla pianta di monitorare l'ambiente sotterraneo (Falik et al., 2005), oppure tramite stimolazione meccanica, per cui quando le radici vengono a contatto con gli elementi presenti nel sottosuolo, l'interazione tattile permette alla pianta di ricavare informazioni rilevanti per la modificazione del suo comportamento motorio (Darwin & Darwin, 1880; Simojoki, 2001; Massa & Gilroy, 2003).

Alla luce di queste evidenze, Guerra e collaboratori (2021) hanno indagato il ruolo delle radici nel processo di codifica delle proprietà, come la dimensione, di un potenziale supporto nelle piante rampicanti. In particolare, esaminando i movimenti dei cirri delle piante *P. sativum* in presenza di stimoli inseriti nel terreno piuttosto che sollevati da terra – e quindi non accessibili alle radici – Guerra e colleghi (2021) hanno dimostrato come le radici abbiano un ruolo fondamentale nel percepire un supporto e modulare il movimento dei cirri in base al suo spessore. Nel caso dello stimolo inserito nel suolo, infatti, i movimenti di circumnutazione delle piante denotavano direzionamento verso lo stimolo, mentre quando lo stimolo era sollevato da terra, il movimento delle piante durante la ricerca di supporto in mancanza di informazioni dalle radici appariva disorientato. Inoltre, in presenza di stimoli sollevati da terra, le piante non erano in grado di modulare la cinematica dei cirri in termini di velocità e apertura dei cirri in base al diverso spessore dei supporti. I risultati indicano dunque che le radici codificano presenza, posizione e spessore del supporto e comunicano le informazioni alla parte aerea della pianta, che provvede a dirigersi verso di esso regolando la cinematica dell'apertura dei cirri in base al suo spessore (Guerra et al., 2021). Sebbene manchi chiarezza rispetto ai meccanismi alla base di ciò, l'influenza delle radici risulta quindi innegabile.

Volendo approfondire come una pianta si dovrebbe basare su stimoli sotterranei per guidare il comportamento sopra terra, dato che ciò che percepiscono le radici potrebbe non coincidere con ciò che si trova effettivamente sopra, un successivo studio di Guerra e colleghi (2022) ha adoperato supporti con spessori differenti nella parte sopraterra rispetto a quella interrata. Le piante di pisello sono state testate in quattro diverse condizioni. Le due condizioni di controllo consistevano in stimoli aventi un singolo spessore, con diametro più spesso (*thick*, 3 cm) oppure sottile (*thin*, 1.2 cm). Per le due condizioni sperimentali (*i.e.*, di perturbazione) il supporto presentava: in un caso, la parte interrata più sottile di quella aerea (*thin-below*), mentre nell'altro l'opposto (più spesso sotto e sottile sopra; *thick-below*).

I risultati hanno evidenziato che in presenza di uno stimolo con due diverse grandezze rispetto alla parte aerea e sotterranea, la durata del movimento era maggiore a causa dell'aumento delle informazioni da elaborare rispetto alle condizioni in cui lo stimolo aveva diametro costante. Inoltre, confrontando la cinematica di movimenti nella condizione supporto sottile sotto e spesso sopra (perturbazione *thin-below*) con quella di

controllo *thick*, i risultati hanno dimostrato che massima velocità e massima apertura dei cirri erano maggiori per la condizione della perturbazione, con valori che si avvicinavano a quelli osservati nei movimenti di prensione verso supporti sottili a singolo diametro. Tali risultati indicano che questi parametri vengono regolati in base allo spessore sotterraneo, e dunque alla percezione delle radici. Quando invece è stata comparata la condizione supporto spesso sotto e sottile sopra (perturbazione *thick-below*) con il controllo *thin*, non si sono notate significative differenze nella cinematica.

Sulla base delle informazioni derivanti dalle radici, il programma motorio atto ad afferrare un supporto di maggiore spessore si adatta anche supporti più sottili, mentre nel caso opposto le maggiori velocità legate alla percezione sotterranea di un supporto sottile necessitano una modificazione dei parametri cinematici da parte degli organi aerei della pianta. Questo per raggiungere un equilibrio funzionale tra le informazioni discordanti dei due livelli, al fine di correggere i movimenti per poter aumentarne l'accuratezza e dunque la probabilità di compiere una presa salda sullo stimolo di maggiore grandezza, in quanto – come precedentemente descritto – per le piante ciò risulta più difficile (Ceccarini et al., 2020, 2021; Wang et al., 2023). In altre parole, se l'informazione sotterranea è incongruente con l'obiettivo finale del movimento, gli organi aerei della pianta (*i.e.*, fusto, cirri etc.) eseguono degli aggiustamenti per riadattare il movimento al nuovo obiettivo (Guerra et al., 2022). Le evidenze emerse suggeriscono la possibile presenza di un'integrazione tra le informazioni provenienti da organi interrati e aerei al fine di modulare il movimento di avvicinamento e prensione, pur sempre con maggiore influenza della percezione radicale.

Sebbene alcuni studi abbiano attestato la capacità delle piante di percepire forme e altri dettagli dell'ambiente circostante (Baluška & Mancuso, 2016; Crepy & Casal, 2015), e anche di utilizzare una sorta di ecolocazione per acquisire informazioni sulla posizione e dimensione degli oggetti circostanti (Gagliano et al., 2012), non c'è ancora chiarezza riguardo se e quanto la parte aerea della pianta sia in grado di percepire un supporto nell'ambiente e di influenzare il movimento di direzionamento e prensione. L'esperimento di seguito illustrato è stato pensato partendo da quelli sopra descritti di Guerra e colleghi (2021, 2022), con l'intenzione di approfondire in quale proporzione la percezione del supporto e la scelta di direzionamento della crescita verso di esso dipendano dalla parte radicale della pianta, piuttosto che da quella aerea.

CAPITOLO 3 - ESPERIMENTO: STUDIO CINEMATICO SUL RUOLO DELLE RADICI NEL PROCESSO DI SCELTA DEL SUPPORTO

L'esperimento descritto di seguito ha l'obiettivo di indagare il ruolo del sistema radicale delle piante di pisello nel processo di codifica e percezione di un potenziale supporto nell'ambiente, con riguardo alla possibile influenza della parte aerea su di esso. A tale scopo, le piante di pisello sono state testate in un ambiente che presentava un singolo supporto inserito oppure un supporto completamente interrato, mediante l'analisi cinematica tridimensionale (3D) del movimento.

3.1. Materiali e metodi

3.1.1 Soggetti sperimentali

Per l'esperimento sono state testate 26 piante di pisello (*Pisum sativum* L. var. *saccharatum* cv Carouby de Maussane; Tabella 1). Le piante di pisello sono state assegnate in modo casuale alle diverse condizioni sperimentali.

Table 1. Descrizione del campione sperimentale

<i>Supporto singolo(S)</i>	
N°	13
Distanza dal supporto	12 cm
Età	15 d (\pm 0.61; range 10–21)
<i>Supporto interrato (I)</i>	
N°	13
Distanza dal supporto	12 cm
Età	13.5 d (\pm 5; range 6–18)

Note. L'età, espressa in giorni, si riferisce alla mediana, mentre la deviazione assoluta della mediana è indicata tra parentesi.

3.1.2. Condizioni sperimentali

Le piante di pisello sono state testate in due condizioni sperimentali:

- A. Supporto singolo (S): lo stimolo era un palo di legno di altezza 60 cm (*i.e.*, 53 cm la parte fuori terra, 7 cm la parte interrata) con un diametro di 1.2 cm, collocato a 12 cm di distanza dalla pianta (Figura 2A).
- B. Supporto interrato (I): lo stimolo era un palo di legno di altezza 7 cm e diametro 1.2 cm collocato sottoterra ad una distanza di 12 cm dalla pianta. Il supporto interrato era accessibile alla pianta solo tramite il sistema radicale (Figura 2B).

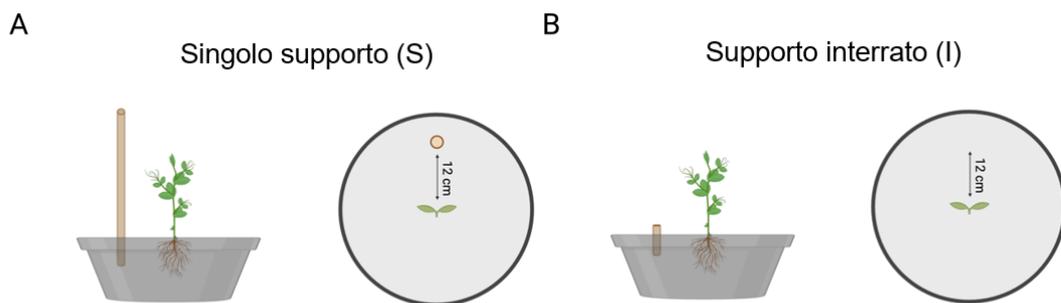


Figura 2: Struttura e collocazione del supporto nelle due condizioni sperimentali.

3.1.3. Condizioni di germinazione e crescita delle piante

I semi sono stati piantati in vasi cilindrici di 30 cm di diametro e 15 cm di altezza, riempiti con sabbia silicea di fiume (tipo 16SS, dimensione 0.8/1.2 mm, peso 1.4), fertilizzata con una soluzione nutritiva a mezza forza (soluzione di micronutrienti di sale basale Murashige e Skoog; 10x, liquido, coltura cellulare vegetale testata; SIGMA Life Science). Ogni vaso conteneva un solo seme, piantato alla distanza di 6 cm dal bordo del vaso e ad una profondità di 2.5 cm, ed era dotato di un sottovaso in cui venivano versati, a bisogno, fino a 500 ml di acqua tre volte a settimana. Ciascun vaso è stato posto in una camera di crescita (Cultibox SG combi 80x80x160 cm; Figura 3A) per garantire che la germinazione e la crescita delle piante avvenissero in condizioni controllate. La temperatura interna alle camere di crescita è stata fissata a 26°C grazie ad un sistema di ventole: una estraattrice dotata di un termoregolatore (TT125; 125 mm-diametro; max 280 MC/H prese d'aria) ed un'altra atta ad importare nuova aria all'interno della camera; la combinazione delle due ventole, che erano poste in modo da non interferire con il naturale movimento delle piante, permetteva una permanenza media dell'aria di 60 secondi

all'interno della camera, creandone un costante riciclo. In ogni camera di crescita, inoltre, le piante erano sottoposte a un fotoperiodo di 11.25 ore (dalle 5.45 del mattino alle 5 di sera), grazie all'uso di una lampada a led di colore bianco freddo (illuminazione a LED innovativa V-TAC, VT-911-100W, Des Moines, IA, USA) posta esattamente sopra ad ogni seme, ad una distanza di 50 cm. La densità del flusso fotosintetico dei fotoni a 50 cm sotto la lampada, in corrispondenza del seme, era di 350 $\mu\text{molPh}/\text{m}^2\text{s}$ (sensore quantistico LI-190R, Lincoln, Nebraska USA). Il rivestimento interno delle camere di crescita (Reflective Mylar®), infine, permetteva una migliore e più uniforme distribuzione della luce.

3.1.4 Registrazione video e analisi dei dati

In ogni camera di crescita sono state poste due telecamere ad infrarossi (*i.e.*, IP 2.1 Mpx varifocale da esterno IR 1080P), ad una distanza di 45 cm una dall'altra e a 110 cm da terra, al fine di registrare le immagini del movimento della pianta durante la crescita. Ogni telecamera era connessa, tramite cavo Ethernet, a un router wireless a 10 porte (*i.e.*, D-link Dsr-250n), connesso via WI-FI ad un computer in cui l'acquisizione e il salvataggio delle immagini erano controllate dal software CamRecorder (Ab.Acus s.r.l., Milano, Italia). I parametri di distorsione intrinseci, estrinseci e della lente di ogni telecamera sono stati stimati utilizzando l'applicazione Camera Calibrator di Matlab. Per l'estrazione dei parametri relativi ad ogni singola telecamera è stata utilizzata una speciale griglia di calibrazione a scacchiera.

Nel protocollo sperimentale di questo studio, in ogni camera di crescita le due telecamere sono state impostate per scattare, in sincronia, una foto della pianta ogni 3 minuti (frequenza 0.0056 Hz). In seguito, un software (Ab.Acus s.r.l., Milano, Italia), costruito ad-hoc su Matlab, è stato utilizzato per posizionare nelle foto ottenute dei marcatori in specifici punti anatomici della pianta (Figura 3B), tracciarne la posizione fotogramma dopo fotogramma, e ricostruirne una traiettoria 3D (Figura 3C). L'inizio del movimento è stato definito come il momento in cui i cirri della foglia analizzata erano sviluppati e chiaramente visibili all'osservatore, mentre la fine del movimento come il momento in cui i cirri raggiungevano e si aggrappavano allo stimolo sperimentale sollevato. Nella situazione in cui le piante si dirigevano verso lo stimolo interrato o non fossero riuscite a raggiungere lo stimolo la fine del movimento è stata definita come

l'ultimo frame in seguito alla caduta della pianta. I punti anatomici in cui sono stati posti i marcatori erano: l'apice (ossia l'organo vegetale relativo alla crescita della pianta), il nodo sottostante i cirri e i cirri. Per avere dei punti di riferimento, altri marcatori sono stati posti nei punti fermi della pianta: gli estremi dello stimolo, alla base della pianta e in corrispondenza della seconda foglia e dell'internodo (*i.e.*, il palco di foglie sottostante la foglia analizzata; Figura 3B). La procedura di *tracking* delle immagini acquisite da ogni telecamera è stata eseguita inizialmente in modo automatico, seguendo la sequenza di movimento della pianta utilizzando l'algoritmo Kanade-Lucas-Tomasi (KLT). In seguito, lo sperimentatore ha riguardato la sequenza immagine dopo immagine, controllando la posizione dei marcatori e correggendo gli eventuali errori. La traiettoria 3D di ogni marcatore è infine stata calcolata triangolando le traiettorie 2D ottenute dalle due telecamere (Figura 3C). Per la presente ricerca sono state considerate le traiettorie spaziali in tre dimensioni dei punti considerati.

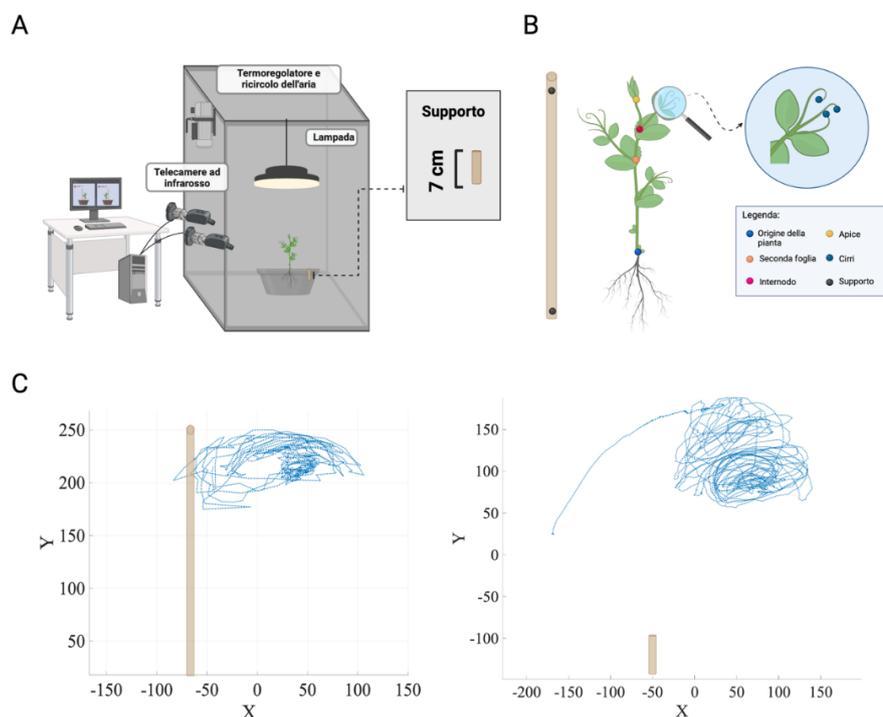


Figura 3: A) Rappresentazione grafica dell'impostazione sperimentale di una camera di crescita; B) Rappresentazione grafica dei punti in cui sono stati posizionati i marcatori per tracciarne il movimento; C) Traiettorie rappresentative del movimento dei cirri dell'ultima foglia sviluppata dalla pianta prima di afferrare il supporto nella condizione S (pannello a sinistra) o prima della caduta della pianta nella condizione I (pannello a destra). Gli assi x e y si riferiscono rispettivamente all'asse sagittale e verticale in mm.

Le variabili dipendenti testate nel presente elaborato, sulla base di prove precedenti (Ceccarini et al., 2020, 2021; Guerra et al., 2019, 2021, 2022) sono state: (i) la velocità massima dei cirri (mm/min); (ii) il picco della velocità massima dei cirri (%), ovvero il momento in cui i cirri hanno raggiunto il picco massimo di velocità dopo cui decelerano, e (iii) il tempo di movimento (min), ovvero l'intervallo di tempo tra l'inizio e la fine del movimento dei cirri (nella condizione S, quando i cirri si aggrappavano al supporto; nella condizione I, prima della caduta). Le analisi statistiche sono state eseguite in R (RStudio Team 2013): sono state confrontate le mediane per ciascuna delle misure dipendenti considerate fra le condizioni sperimentali (stimolo singolo S e interrato I) utilizzando il test di Wilcoxon (a due code). Oltre alla statistica W e al valore p, è stata considerata la dimensione dell'effetto calcolata come $r = z/\sqrt{N}$, in cui z è lo z-score e N è il numero totale di osservazioni.

3.2 Risultati

3.2.1 Risultati qualitativi

A livello qualitativo, tutti gli organi della pianta analizzati (*i.e.*, l'apice e i cirri) hanno mostrato uno schema di movimento di crescita caratterizzato dalla circumnutazione (Figura 3C). Il movimento di crescita sembrava essere guidato dall'intento della pianta di trovare un potenziale supporto nell'ambiente. Nella condizione di singolo supporto (S), una volta che la pianta percepiva il supporto, iniziava a muoversi verso di esso e i cirri iniziavano una coreografia per afferrare lo stimolo. Mentre, quando il supporto era interrato e quindi disponibile solo al sistema radicale (supporto interrato, I), la maggior parte delle piante dirigeva il proprio movimento di ricerca verso il lato del vaso in cui si trovava il supporto interrato (61,54%; 8 su 13). Le altre piante cadevano nell'area non corrispondente al supporto (38,46%; 5 su 13).

3.2.2 Risultati cinematici

Velocità massima (mm/min)

La differenza nella massima velocità raggiunta dai cirri fra la condizione del singolo supporto (S: mediana= 17.21) e del supporto interrato (I: mediana= 14.70) non è risultata significativa ($W=438$; $p=.889$; $r=.02$; Figura 4).

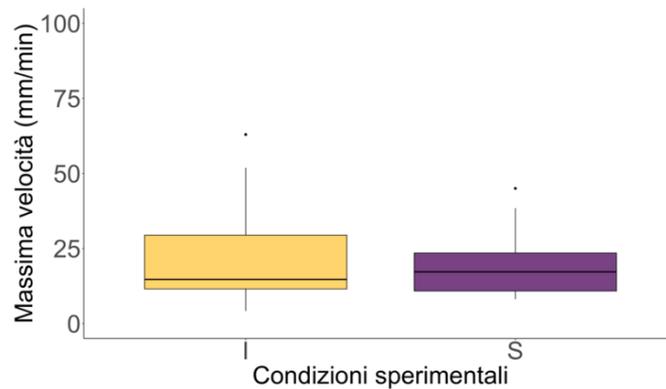


Figura 4: Grafici boxplot rappresentanti la differenza nella velocità massima dei cirri nelle condizioni sperimentali in cui vi era un singolo supporto (S) o solo la parte interrata del supporto (I).

Picco di massima velocità (%)

La differenza nel momento di picco di massima velocità dei cirri (punto in cui la pianta smette di accelerare e inizia a decelerare per prepararsi ad afferrare lo stimolo; indicato in percentuale rispetto al tempo totale di movimento) fra la condizione del singolo supporto (S: mediana= 79.93) e del supporto interrato (I: mediana= 98.97) è risultata significativa ($W=212$; $p<.001$; $r=.45$; Figura 5). In particolare, si è osservato un posticipo del picco di velocità nella condizione del supporto interrato (I).

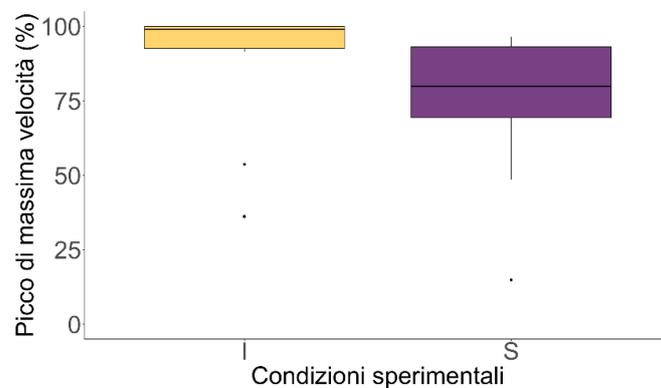


Figura 5: Grafici boxplot rappresentanti la differenza nel picco della velocità massima dei cirri nelle condizioni sperimentali in cui vi era un singolo supporto (S) o solo la parte interrata del supporto (I).

Tempo di movimento (min)

La differenza nel tempo totale di movimento dei cirri (misurato a partire dall'avvenuto sviluppo dei cirri, fino all'atto di prensione o caduta) fra la condizione del singolo supporto (S: mediana= 1446) e del supporto interrato (I: mediana= 2119.5) è risultata significativa ($W=280$; $p=.013$; $r=.32$; Figura 6). Nello specifico, il tempo di movimento è risultato maggiore nella condizione del supporto interrato (I).

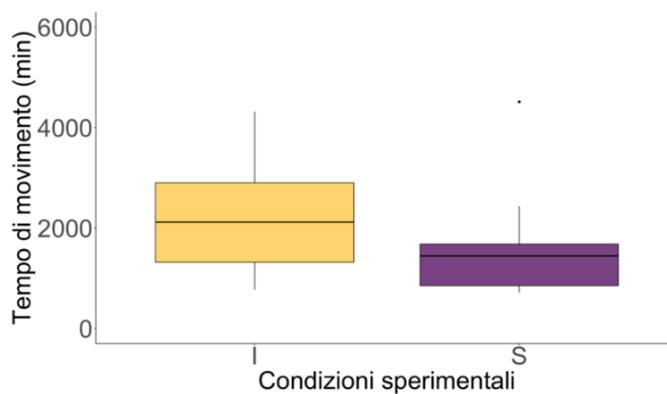


Figura 6: Grafici boxplot rappresentanti la differenza nel tempo di movimento dei cirri nelle condizioni sperimentali in cui vi era un singolo supporto (S) o solo la parte interrata del supporto (I).

CAPITOLO 4 - DISCUSSIONE E CONCLUSIONE

La presente tesi ha voluto approfondire il ruolo del sistema radicale delle piante di pisello nel processo di percezione e codifica di un potenziale supporto, studiando le dinamiche del movimento intenzionale di raggiungimento e prensione. I dati raccolti hanno evidenziato che la velocità massima dei cirri è risultata simile nelle due condizioni. Dato che questo parametro del movimento viene modulato in base alla presenza/assenza di un supporto e in base allo spessore di esso (Guerra et al., 2019) tali risultati confermano che le radici hanno percepito uno spessore equivalente dello stimolo e hanno programmato il movimento di conseguenza (Guerra et al., 2021).

Allo stesso tempo, nella condizione dello stimolo interrato (I), il tempo totale di movimento si è rivelato maggiore ed il picco di massima velocità è stato posticipato rispetto alla condizione di supporto singolo. Un maggiore finestra temporale potrebbe indicare che le piante hanno impiegato più tempo nella ricerca di un potenziale supporto, che però non era presente nella parte aerea (Guerra et al., 2022). Inoltre, il picco di massima velocità posticipato nella condizione dello stimolo interrato suggerisce che le piante abbiano ritardato la modulazione del movimento finalizzata alla prensione in attesa di percepire la vicinanza ad un supporto. Ciò porta a dedurre che la pianta abbia riconosciuto l'impossibilità di afferrare il supporto percepito dalle radici, dal momento che la parte aerea non percepiva lo stimolo fuori terra. Questi elementi reiterano la capacità della pianta di distinguere tra supporti effettivamente utilizzabili e quelli non funzionali al suo scopo di crescita e sostegno (C. Darwin, 1875; Guerra et al., 2019), ma principalmente conducono alla conclusione che anche la parte aerea della pianta detiene un ruolo – seppur secondario – nella percezione del supporto e regolazione del movimento verso esso.

I risultati ottenuti sembrano dunque offrire la riconferma delle ipotesi postulate da Guerra e collaboratori (2019, 2021, 2022) riguardo la centralità delle radici nel guidare il processo di ricerca di supporto nelle piante rampicanti di pisello (*Pisum sativum* L.), e soprattutto in merito ad un'influenza della parte aerea nel processo di modulazione di tali movimenti. L'argomento necessita di approfondimenti futuri, ad esempio riguardo le modalità percettive della parte aerea (e.g. sperimentare assenza di luce, disturbo sonoro) o di scelta del supporto (e.g. co-presenza di supporto solo interrato vs solo fuori terra).

BIBLIOGRAFIA

- Ansuini, C., Giosa, L., Turella, L., Altoè, G., & Castiello, U. (2008). An object for an action, the same object for other actions: Effects on hand shaping. *Experimental Brain Research*, 185(1), 111–119. <https://doi.org/10.1007/s00221-007-1136-4>
- Ansuini, C., Santello, M., Massaccesi, S., & Castiello, U. (2006). Effects of End-Goal on Hand Shaping. *Journal of Neurophysiology*, 95(4), 2456–2465. <https://doi.org/10.1152/jn.01107.2005>
- Baillaud, L. (1962). Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autres organes à l'exception des organes volubiles et des feuilles. In L. Aletsee, L. Anker, L. Baillaud, G. H. Banbury, L. Brauner, W. M. L. Crombie, G. Drews, M. Girbardt, W. Haupt, H. Hoffmann-Berling, H. Kaldewey, N. Kamiya, P. Larsen, W. Nultsch, R. Pohl, H. Rufelt, R. Snow, H. Straka, K. Umrath, ... E. Bünning (A c. Di), *Physiology of Movements: Part 2: Movements due to the Effects of Temperature, Gravity, Chemical Factors and Internal Factors* (pp. 562–634). Springer. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94852-7_17
- Bais, H. P., Park, S.-W., Weir, T. L., Callaway, R. M., & Vivanco, J. M. (2004). How plants communicate using the underground information superhighway. *Trends in Plant Science*, 9(1), 26–32. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2003.11.008>
- Baluška, F., & Levin, M. (2016). On Having No Head: Cognition throughout Biological Systems. *Frontiers in Psychology*, 7. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2016.00902>
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2013). Ion channels in plants: From bioelectricity, via signaling, to behavioral actions. *Plant Signaling & Behavior*, 8(1), e23009. <https://doi.org/10.4161/psb.23009>
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2016). Vision in Plants via Plant-Specific Ocelli? *Trends in Plant Science*, 21(9), 727–730.
- Baluška, F., Mancuso, S., Volkmann, D., & Barlow, P. (2009). The 'root-brain' hypothesis of Charles and Francis Darwin. *Plant Signaling & Behavior*, 4(12), 1121–1127. <https://doi.org/10.4161/psb.4.12.10574>
- Becchio, C., Manera, V., Sartori, L., Cavallo, A., & Castiello, U. (2012). Grasping intentions: From thought experiments to empirical evidence. *Frontiers in Human Neuroscience*, 6. <https://doi.org/10.3389/fnhum.2012.00117>

- Bonato, B., Peressotti, F., Guerra, S., Wang, Q., & Castiello, U. (2021). Cracking the code: A comparative approach to plant communication. *Communicative & Integrative Biology*, *14*(1), 176–185.
- Bonato, B., Simonetti, V., Bulgheroni, M., Wang, Q., Guerra, S., Quaggiotti, S., Ruperti, B., & Castiello, U. (2023). Evidence of motor intentions in plants: A kinematical study. *Journal of Comparative Psychology*, *137*(4), 228–237.
- Brenner, E. D., Stahlberg, R., Mancuso, S., Vivanco, J., Baluška, F., & Van Volkenburgh, E. (2006). Plant neurobiology: An integrated view of plant signaling. *Trends in Plant Science*, *11*(8), 413–419.
- Castiello, U. (2019). *La mente delle piante. Introduzione alla psicologia vegetale*. Il Mulino.
- Castiello, U., & Guerra, S. (2020). La psicologia vegetale: Alle radici della cognizione. *Giornale italiano di psicologia*, *3–4*, 683–708.
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2020). Speed–accuracy trade-off in plants. *Psychonomic Bulletin & Review*, *27*(5), 966–973.
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., Bonato, B., & Castiello, U. (2021). On-line control of movement in plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, *564*, 86–91.
- Chittka, L., Skorupski, P., & Raine, N. E. (2009). Speed–accuracy tradeoffs in animal decision making. *Trends in Ecology & Evolution*, *24*(7), 400–407. <https://doi.org/10.1016/j.tree.2009.02.010>
- Crepny, M. A., & Casal, J. J. (2015). *Photoreceptor-mediated kin recognition in plants*.
- Darwin, C. (1875). *The Movements and Habits of Climbing Plants*.
- Darwin, C., & Darwin, F. (1880). *The Power of Movement in Plants*.
- Darwin, F. (1903). The statolith-theory of geotropism. *Proceedings of the Royal Society of London*, *71*(467–476), 362–373. <https://doi.org/10.1098/rspl.1902.0109>
- Del Bianco, M., & Kepinski, S. (2021). How plants get round problems: New insights into the root obstacle avoidance response. *New Phytologist*.
- Dener, E., Kacelnik, A., & Shemesh, H. (2016). Pea Plants Show Risk Sensitivity. *Current Biology*, *26*(13), 1763–1767. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.05.008>

- DiPrimio, F., Müller, B. S., & Lengeler, J. W. (2000). Minimal cognition in unicellular organisms. *SAB2000 Proceedings Supplement, International Society of Adaptive Behavior*. <https://publica.fraunhofer.de/handle/publica/336883>
- Eisenstein, E. M., Eisenstein, D., & Smith, J. C. (2001). The evolutionary significance of habituation and sensitization across phylogeny: A behavioral homeostasis model. *Integrative Physiological & Behavioral Science*, 36(4), 251–265. <https://doi.org/10.1007/BF02688794>
- 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. <https://doi.org/10.1093/aob/mcs045>
- Falik, O., Reides, P., Gersani, M., & Novoplansky, A. (2005). Root navigation by self inhibition. *Plant, Cell & Environment*, 28(4), 562–569. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2005.01304.x>
- Fankhauser, C., & Christie, J. M. (2015). Plant Phototropic Growth. *Current Biology*, 25(9), R384–R389. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2015.03.020>
- Fitts, P. M. (1954). The information capacity of the human motor system in controlling the amplitude of movement. *Journal of Experimental Psychology*, 47(6), 381–391. <https://doi.org/10.1037/h0055392>
- Gagliano, M., Grimonprez, M., Depczynski, M., & Renton, M. (2017). Tuned in: Plant roots use sound to locate water. *Oecologia*, 184(1), 151–160.
- Gagliano, M., Mancuso, S., & Robert, D. (2012). Towards understanding plant bioacoustics. *Trends in Plant Science*, 17(6), 323–325.
- Gagliano, M., Renton, M., Depczynski, M., & Mancuso, S. (2014). Experience teaches plants to learn faster and forget slower in environments where it matters. *Oecologia*, 175(1), 63–72. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2873-7>
- Gagliano, M., Vyazovskiy, V. V., Borbély, A. A., Grimonprez, M., & Depczynski, M. (2016). Learning by Association in Plants. *Scientific Reports*, 6(1), 38427. <https://doi.org/10.1038/srep38427>
- Gersani, M., Abramsky, Z., & Falik, O. (1998). Density-dependent habitat selection in plants. *Evolutionary Ecology*, 12(2), 223–234. <https://doi.org/10.1023/A:1006587813950>
- Gilroy, S., & Masson, P. (2008). *Plant Tropisms*. John Wiley & Sons.

- Goriely, A., & Neukirch, S. (2006). Mechanics of Climbing and Attachment in Twining Plants. *Physical Review Letters*, 97(18), 184302. <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.97.184302>
- Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Ceccarini, F., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2021). The coding of object thickness in plants: When roots matter. *Journal of Comparative Psychology*, 135(4), 495–504.
- Guerra, S., Bonato, B., Wang, Q., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Bulgheroni, M., & 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., Gómez, A., Massaccesi, S., Ceccarini, F., & Castiello, U. (2019). Flexible control of movement in plants. *Scientific Reports*, 9(1), 16570.
- Heil, M., & Karban, R. (2009). Explaining evolution of plant communication by airborne signals. *Trends in Ecology & Evolution*.
- Karban, R. (2008). Plant behaviour and communication. *Ecology Letters*, 11(7), 727–739. <https://doi.org/10.1111/j.1461-0248.2008.01183.x>
- Karban, R. (2015). *Plant Sensing and Communication*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226264844>
- Karban, R., & Niiho, C. (1995). Induced Resistance and Susceptibility to Herbivory: Plant Memory and Altered Plant Development. *Ecology*, 76(4), 1220–1225. <https://doi.org/10.2307/1940928>
- Lee, H.-J. (2016). *Stem-piped light activates phytochrome B to trigger light responses in Arabidopsis thaliana roots* | *Science Signaling*. <https://www.science.org/doi/abs/10.1126/scisignal.aaf6530>
- Lee, H.-J., Park, Y.-J., Ha, J.-H., Baldwin, I. T., & Park, C.-M. (2017). Multiple Routes of Light Signaling during Root Photomorphogenesis. *Trends in Plant Science*, 22(9), 803–812. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2017.06.009>
- López-Bucio, J., Cruz-Ramírez, A., & Herrera-Estrella, L. (2003). The role of nutrient availability in regulating root architecture. *Current Opinion in Plant Biology*, 6(3), 280–287. [https://doi.org/10.1016/S1369-5266\(03\)00035-9](https://doi.org/10.1016/S1369-5266(03)00035-9)
- Mancuso, S., Baluška, F., Volkmann, D., & Barlow, P. (2004). *Root apices as plant command centres: The unique ‘brain-like’ status of the root apex transition zone*.

- Massa, G. D., & Gilroy, S. (2003). Touch modulates gravity sensing to regulate the growth of primary roots of *Arabidopsis thaliana*. *The Plant Journal*, 33(3), 435–445. <https://doi.org/10.1046/j.1365-313X.2003.01637.x>
- Minorsky, P. V. (2019). The functions of foliar nyctinasty: A review and hypothesis. *Biological Reviews*, 94(1), 216–229. <https://doi.org/10.1111/brv.12444>
- Rawitscher, F. (1937). Geotropism in Plants. *Botanical Review*, 3(4), 175–194.
- Reid, C. R., Garnier, S., Beekman, M., & Latty, T. (2015). Information integration and multiattribute decision making in non-neuronal organisms. *Animal Behaviour*, 100, 44–50. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2014.11.010>
- Semchenko, M., Zobel, K., Heinemeyer, A., & Hutchings, M. J. (2008). Foraging for space and avoidance of physical obstructions by plant roots: A comparative study of grasses from contrasting habitats. *New Phytologist*, 179(4), 1162–1170. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2008.02543.x>
- Shemesh, H., Arbiv, A., Gersani, M., Ovadia, O., & Novoplansky, A. (2010). The Effects of Nutrient Dynamics on Root Patch Choice. *PLOS ONE*, 5(5), e10824. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0010824>
- Simojoki, A. (2001). Morphological responses of barley roots to soil compaction and modified supply of oxygen. *Agricultural and Food Science*, 10(1), Articolo 1. <https://doi.org/10.23986/afsci.5678>
- Simonetti, V., Bulgheroni, M., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Baccinelli, W., Ceccarini, F., Bonato, B., Wang, Q., & Castiello, U. (2021). Can Plants Move Like Animals? A Three-Dimensional Stereovision Analysis of Movement in Plants. *Animals*, 11(7), 1854.
- Trewavas, A. (2005). Plant intelligence. *Naturwissenschaften*, 92(9), 401–413. <https://doi.org/10.1007/s00114-005-0014-9>
- Trewavas, A. (2009). What is plant behaviour?*. *Plant, Cell & Environment*, 32(6), 606–616.
- Trewavas, A. (2014). *Plant Behaviour and Intelligence*. OUP Oxford.
- Tronchet, A. (1945). Le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 92(7–8), 147–152. <https://doi.org/10.1080/00378941.1945.10834428>

- Tronchet, A. (1946). Suite de nos observations sur le comportement des vrilles en présence de tuteurs. *Bulletin de la Société Botanique de France*, 93(1–2), 13–18. <https://doi.org/10.1080/00378941.1946.10834469>
- Wang, Q., Guerra, S., Bonato, B., Simonetti, V., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2023). Decision-Making Underlying Support-Searching in Pea Plants. *Plants*, 12(8), 1597.
- 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.
- Yokawa, K., Kagenishi, T., & Baluška, F. (2013). Root photomorphogenesis in laboratory-maintained Arabidopsis seedlings. *Trends in Plant Science*, 18(3), 117–119. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2013.01.002>