



UNIVERSITÀ
DEGLI STUDI
DI PADOVA

UNIVERSITÀ DEGLI STUDI DI PADOVA

Dipartimento di Psicologia Generale

Corso di Laurea Magistrale in Psicologia clinico-dinamica

Tesi di Laurea Magistrale

Le intenzioni motorie nelle piante: uno studio cinematografico

Motor intentions in plants: a kinematic study

Relatore: Prof. Umberto Castiello

Correlatrice: Dott.ssa Bianca Bonato

Laureanda: Giada Marchetti

Matricola: 2014806

Anno Accademico 2021/2022

INDICE

SINOSI	1
CAPITOLO 1 - LA COGNIZIONE SOCIALE	3
1.1 Aspetti generali	3
1.2 La cooperazione	4
1.3 La competizione	6
CAPITOLO 2 - UN NUOVO MODELLO COMPARATO: LE PIANTE	9
2.1 La cognizione vegetale	9
2.1.1 La percezione	10
2.1.2 La memoria	14
2.1.3 Prendere decisioni	16
2.2 La cognizione sociale vegetale	17
2.2.1 La comunicazione	18
2.2.2 La cooperazione	20
2.2.3 La competizione	21
CAPITOLO 3 - STUDIARE LA COGNIZIONE SOCIALE ATTRAVERSO IL MOVIMENTO	25
3.1 Il movimento di raggiungimento e prensione come finestra sperimentale	25
3.2 Cooperazione e competizione	28
3.3 Il movimento nelle piante	31
3.3.1 Il movimento di afferramento nelle piante rampicanti	33
3.3.2 L'intenzionalità motoria nelle piante	37
CAPITOLO 4 - LA MIA RICERCA	
LE INTENZIONI MOTORIE NELLE PIANTE: UNO STUDIO CINEMATICO	41
4.1 Ipotesi sperimentali	41
4.2 Soggetti	42
4.3 Metodi e strumenti	42

4.4	Acquisizione ed elaborazione dei dati	44
4.5	Analisi statistiche	46
4.6	Risultati	47
4.6.1	Risultati qualitativi	47
4.6.2	Risultati cinematici	47
4.6.2.1	Condizione “Individuale vs condizione “Sociale”	47
4.6.2.2	Condizione “Sociale”: “ <i>Winner</i> ” vs “ <i>Loser</i> ”	49
4.7	Discussione	51
4.7.1	Condizione “Individuale” vs condizione “Sociale”	51
4.7.2	Condizione “Sociale”: “ <i>Winner</i> ” vs “ <i>Loser</i> ”	53
	CAPITOLO 5 – CONCLUSIONI	55
	RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI	57

SINOSSI

Quando si parla di cognizione si fa generalmente riferimento alla capacità di percepire le informazioni sensoriali disponibili nell'ambiente, elaborarle e rispondere ad esse mettendo in campo una serie di risposte comportamentali e strategie volte a non mettere a repentaglio la propria sopravvivenza. Per questo, le capacità cognitive sono facilmente attribuibili agli esseri umani e agli animali, ovvero a quegli organismi che, disponendo di sistema nervoso centrale, sono ritenuti dal senso comune i soli organismi intelligenti capaci di interagire con il loro ambiente, intervenendo su di esso e modificandolo. Tuttavia, a partire dalle osservazioni di Darwin (1859), nel corso dei secoli si è fatta strada l'idea che anche le piante siano capaci di percepire, ricordare e prendere decisioni. Non solo: la dimensione sociale della cognizione, che coinvolge aspetti quali la comunicazione, la cooperazione e la competizione, appartiene al regno vegetale tanto quanto appartiene al regno animale, sebbene essa si sia sviluppata in forme diverse nella storia evolutiva dei due regni. Scegliendo di adottare una prospettiva comparata, pertanto, nel presente lavoro verranno discussi tutti questi aspetti.

In particolare, nel primo capitolo verrà offerta una breve panoramica sulla cognizione sociale umana e animale, focalizzando l'attenzione su due dei principali costrutti utili al suo studio e alla sua comprensione: la cooperazione e la competizione. Nel secondo capitolo verranno analizzate nel dettaglio la cognizione vegetale (approfondendo la percezione, la memoria e il processo di *decision-making*) e la cognizione sociale vegetale (esaminando la comunicazione, la cooperazione e la competizione). Nel terzo capitolo verrà introdotto un nuovo elemento utile, vedremo come, allo studio della cognizione: il movimento. Nella prima parte esso sarà affrontato in relazione all'essere umano e ai primati non umani, per poi essere discusso, nella seconda parte, in relazione al regno vegetale, cogliendone peculiarità, analogie e differenze rispetto al regno animale. Sulla base delle nozioni teoriche e delle evidenze empiriche che emergeranno, il quarto capitolo presenterà il mio lavoro di ricerca, il quale, utilizzando tecniche di registrazione cinematografica, ha lo scopo di indagare l'intenzionalità motoria nelle piante in termini di pianificazione dell'azione e di risposta comportamentale messa in atto in condizioni differenti: vedremo come, in base al contesto in cui uno o più individui si trovano ad agire, le risposte motorie varino in base all'intenzionalità sottostante l'azione stessa. Dopo aver discusso i risultati ottenuti, nell'ultimo capitolo saranno riportate le conclusioni e le considerazioni finali riguardanti la mia ricerca. Nella stesura di questo elaborato, sono stati integrati aspetti della psicologia cognitiva, della psicologia evoluzionistica, della biologia e della fisiologia, presentando per ogni argomento lo stato attuale della letteratura scientifica disponibile con i relativi riferimenti bibliografici.

CAPITOLO 1

LA COGNIZIONE SOCIALE

1.1 Aspetti generali

Per cognizione sociale si intende la somma dei processi che consentono agli individui di interagire tra loro al fine di percepire e interpretare il comportamento altrui (Frith e Frith, 2007); inoltre, essa permette di concettualizzare le relazioni tra individui e di utilizzare tali informazioni per guidare il proprio comportamento e predire quello degli altri (Adolphs, 2001).

Tutti noi, consapevolmente o meno, cogliamo in continuazione indizi e caratteristiche dell'ambiente fisico, delle persone, degli oggetti, degli animali: se questo da un lato può apparire scontato, dall'altro si rivela fondamentale per la nostra sopravvivenza. Fu Darwin (1859) a porre per primo l'enfasi sull'importanza della socialità come tratto favorevole per la sopravvivenza: nella sua opera "*L'origine della specie*", egli intuì le leggi che regolano l'evoluzione della specie, come l'adattamento e la lotta per la sopravvivenza in gruppi di individui interagenti appartenenti alla stessa specie e a specie diverse (Darwin, 1859). Non solo: osservando l'attività degli insetti sociali, come le formiche, le api e le vespe (Dugatkin, 1997), egli spiegò il loro comportamento estendendo il concetto di selezione individuale all'ambito parentale (Darwin, 1859). Successivamente, Hamilton (1964), approfondendo la relazione tra socialità, familiarità e sopravvivenza, introdusse il concetto di selezione parentale (Smith, 1964), che consiste nella strategia che favorisce il successo riproduttivo dei parenti di un individuo, anche a costo della sopravvivenza e della riproduzione dell'individuo stesso: infatti, aiutando i parenti a riprodursi, l'individuo garantisce la trasmissione dei suoi geni alle generazioni future (Hamilton, 1964). Da queste osservazioni si fecero strada i concetti di *fitness* e di *fitness* inclusiva: la prima è la misura del successo riproduttivo di un individuo adattato al suo ambiente; la seconda è la somma della *fitness* diretta di un individuo (il numero di figli generati dall'individuo stesso) e della *fitness* indiretta (il numero di figli generati dai parenti dell'individuo grazie alla sua azione altruistica; Hamilton, 1964).

Da un punto di vista evuzionistico, dunque, le abilità sociali si rivelano fondanti per il mantenimento e la continuazione della specie e il loro studio sul piano cognitivo ne conferma il fine adattativo. In particolare, nello studio della cognizione sociale, i due costrutti di base che guidano i numerosi comportamenti sociali possibili sono la cooperazione e la competizione.

È importante sottolineare che il prerequisito fondamentale affinché i comportamenti sia individuali che sociali abbiano luogo è la capacità di discriminare il "Sé" (l'individuo) dal "non-

Sé” (gli altri): questo è necessario al fine di riconoscersi come gli agenti del comportamento messo in campo e, di conseguenza, poter attribuire correttamente ogni comportamento al suo agente, sia esso l'individuo stesso o un altro individuo. Tali capacità sono essenziali al fine di poter interagire e comunicare con i propri simili (Jeannerod, 2003).

Tenendo in considerazione questa qualità preliminare, nei seguenti paragrafi verranno presentate le definizioni di “cooperazione” e di “competizione” e le metodologie utilizzate per studiare i comportamenti relativi a questi importanti costrutti. Verrà altresì offerta una panoramica sullo stato attuale della letteratura in merito, includendo le peculiarità sia del regno animale, sia del regno vegetale.

1.2 La cooperazione

La selezione naturale favorisce i geni che aumentano la possibilità per un organismo di sopravvivere e riprodursi (Darwin, 1859). Sulla base di questo assunto ci si potrebbe aspettare che tra le specie i comportamenti predominanti siano quelli egoisti, ed invece i comportamenti cooperativi si riscontrano a tutti i livelli dell'organizzazione biologica: i geni cooperano per dar luogo al genoma, gli organelli cooperano per formare le cellule eucariote, le cellule cooperano per costituire gli organismi pluricellulari, i parassiti cooperano per vincere le difese dell'ospite, gli animali cooperano al fine di riprodursi, e gli esseri umani e gli insetti cooperano per costruire società (West et al., 2007).

In generale, si può affermare che un comportamento è cooperativo quando produce beneficio ad un altro individuo, e se quest'ultimo è evoluto almeno parzialmente grazie ad esso (West et al., 2007). Più in particolare, la cooperazione può essere definita come un'azione, un comportamento o una serie di comportamenti messi in atto nei confronti di un individuo o di un gruppo di altri individui, finalizzati a facilitare o a rendere possibile il raggiungimento di scopi e obiettivi condivisi dalle parti (West et al., 2007).

Oltre alla selezione parentale presentata nel precedente paragrafo, meccanismo che per certi aspetti si conforma come comportamento cooperativo, esiste un'altra via attraverso cui la cooperazione può evolvere: la probabilità che le azioni utili messe in atto saranno ripagate da chi le riceve in un secondo momento (Trivers, 1971). Se da un lato tale reciprocità garantisce benefici per entrambe le parti coinvolte, dall'altro essa incorre nel problema dell'inganno (Barnard, 2004). A questo proposito, Axelrod e Hamilton (1981) si sono avvalsi di un particolare modello inerente alla Teoria dei Giochi (*Game Theory*; Neumann, 1928), chiamato “il Dilemma del Prigioniero” (Tucker, 1950): tale metodo formalizza il perché la reciprocità sia

presente nonostante l'inganno sia evolutivamente più vantaggioso per la sopravvivenza (Dugatkin, 1997). Gli autori hanno rilevato come nei comportamenti cooperativi la strategia più utilizzata sia quella chiamata “*tit for tat*” (TFT; Rapoport et al., 2015): questa soluzione prevede che l'individuo sarà inizialmente sempre collaborativo, ma in seguito risponderà con la stessa strategia messa in campo dall'avversario; se quest'ultimo agisce in modo cooperativo, anche l'individuo sarà cooperativo; diversamente, egli assumerà un atteggiamento competitivo. Tali osservazioni segnalano quindi che le azioni messe in atto tra individui interagenti possono portare a comportamenti di mutua cooperazione, ma che la tentazione di disertare aumenta sensibilmente all'inizio del comportamento cooperativo stesso (Axelrod e Hamilton, 1981), innescando comportamenti competitivi. Da un punto di vista evolutivo, la strategia TFT si è mantenuta in quanto utile principalmente al raffronto tra esperienze passate da cui trarre indicazione per il comportamento da attuare e le situazioni in cui si è nuovamente chiamati ad agire (Barnard, 2004). Secondo Axelrod (1984), inoltre, il successo evolutivo di questa strategia è attribuibile alle sue tre caratteristiche distintive: *niceness* (amabilità: chi impiega la strategia TFT non è mai il primo a utilizzare l'inganno), *retaliation* (ritorsione: gli individui che utilizzano la strategia TFT rispondono con l'inganno solo se il *partner* imbroglia per primo) e *forgiving* (indulgenza: chi utilizza la strategia TFT non serberà rancore e, perdonando la defezione avversaria, potrà scegliere di cooperare nuovamente; Axelrod, 1984).

Un chiaro esempio di cooperazione attraverso reciprocità nel mondo animale si trova in molte specie di pesci, come la *Poecilia reticulata* e gli spinarelli. In queste specie generalmente solo uno o pochi individui si staccano dal banco e si avvicinano al predatore al fine di stimare il grado di pericolo: questo movimento lento e saltatorio è chiamato “*predator inspection*” (Pitcher et al., 1986; Pitcher, 1992). Dugatkin (1997) ha osservato che nel caso in cui due pesci del gruppo mettano in atto tale comportamento, l'opzione più vantaggiosa per ognuno è quella dell'inganno, cioè rimanere indietro e osservare il *partner* mentre si avvicina al predatore: in questo modo, anche qualora il *partner* non portasse a termine l'ispezione, i benefici per l'individuo disertore saranno certamente maggiori rispetto ai costi, in quanto la sua sopravvivenza è fuori pericolo; se però a mancare all'ispezione sono entrambi i pesci, i costi e i rischi saranno più probabilmente maggiori per entrambi (e per il gruppo) rispetto all'avvicinamento “in coppia” al predatore (Dugatkin, 1997).

I vantaggi, le strategie e i comportamenti cooperativi finora presentati si riferiscono prevalentemente a guadagni in termini di *fitness* per il singolo individuo e per il suo gruppo di appartenenza; quando però sono gruppi diversi della stessa specie o di specie diverse ad interagire cooperativamente si parla di cooperazione intergruppo (Gaertner et al., 1999).

I due principali benefici che gruppi diversi traggono dal cooperare tra loro sono la protezione da minacce comuni, come quelle che provengono dai predatori e dalle condizioni ambientali avverse, e la condivisione di risorse disponibili (Robinson e Barker, 2017): i gruppi sociali, infatti, possono rispondere agli attacchi e ai pericoli ambientali fondendosi, formando cioè un gruppo più esteso e più forte a salvaguardia della sopravvivenza di tutti gli individui che ne fanno parte. Tale comportamento cooperativo si è evoluto in specie molto diverse tra loro, come i lupi (Metz et al., 2011), le iene maculate (Smith et al., 2008), gli elefanti (Wittemyer et al., 2005), le formiche (Debout et al., 2007) e gli esseri umani (Holly, 2005).

Come emerge da quanto riportato, i comportamenti cooperativi sono fondamentali per il mantenimento e la continuazione delle specie, in quanto permettono di far fronte ai diversi pericoli ambientali che la minacciano e che, se non contrastati, potrebbero metterne a rischio la sopravvivenza.

1.3 La competizione

Tutte le forme di vita, per sopravvivere, utilizzano le risorse presenti nell'ambiente, come acqua, ossigeno e azoto: questo consumo riduce inevitabilmente la quantità di materie prime disponibili; al fine di garantirsi l'accesso alle risorse, a volte, gli organismi devono competere tra loro (Keddy, 2001). La competizione, quindi, può essere definita come il risultato derivato dalla necessità di due o più individui di una risorsa comune, la quale è, o può diventare, limitata o non più disponibile (Branch, 1975).

In natura i comportamenti competitivi evolvono e si mantengono quando i benefici da essi derivanti superano i costi, e quando il rapporto benefici/costi è maggiore rispetto a quello di strategie alternative non aggressive: i benefici che gli esseri viventi traggono dalla competizione per le risorse variano in relazione al valore intrinseco delle stesse, alla loro quantità e distribuzione spaziale e al controllo esercitato su di esse; i costi sono invece legati al grado di rischio del comportamento competitivo, al dispendio di energia, all'esposizione ai predatori, allo *stress* psicologico e fisiologico e al danneggiamento delle relazioni sociali (Georgiev et al., 2013). La valutazione del rapporto benefici/costi, dunque, dipenderà dalle caratteristiche fisiche degli esseri viventi, dalle loro necessità alimentari, dal loro sistema di accoppiamento e di riproduzione, dalle loro strategie sociali e antipredatorie e dal loro ambiente (Georgiev et al., 2013): esistono pertanto differenze in termini di aggressività e di strategie competitive sia a livello intraspecifico che interindividuale.

A livello intraspecifico, in alcune specie socialmente o sessualmente monogame, come molti uccelli e alcuni mammiferi (Clutton-Brock e Harvey, 1977; Dunn et al., 2001; Pérez-Barbería et al., 2002; Plavcan, 2004), il rapporto benefici/costi relativo ai comportamenti competitivi non differisce tra maschi e femmine, e si osserva un basso livello di competizione tra maschi: questo può essere spiegato dal fatto che maschi e femmine hanno una dimensione e una forza corporea simili, così come sono simili le loro caratteristiche alimentari, sociali e riproduttive (Maestripietri, 2007); in altre specie, invece, come il *Macaco rhesus*, se da un lato le differenze fisiche tra maschi e femmine sono ridotte e perciò il costo della competizione fisica sarà simile nei due sessi, dall'altro essi si mostrano aggressivi e competitivi a causa del mantenimento dello *status* nel gruppo: infatti, entrambi i sessi mostrano una rigida gerarchia sociale che regola l'accesso alle risorse (Maestripietri, 2007). Più in dettaglio, la competizione per lo *status* è altamente vantaggiosa per i maschi in termini di maggiore accesso alle femmine fertili, e per le femmine in termini di maggiore accesso alle risorse di tipo alimentare e di protezione della prole (Maestripietri, 2007). Ancora, per quanto riguarda la competizione intersessuale (tra i due sessi della stessa specie), nelle specie in cui i maschi sono più forti delle femmine i costi sono più elevati per le femmine, in quanto il rischio di ferirsi o di morire nello scontro aumenta (Maestripietri e Carroll, 1999), ostacolando o impedendo la riproduzione. Nei mammiferi, inoltre, i costi vanno misurati anche dal punto di vista energetico e psicologico, e, sotto questo aspetto, risultano sempre più elevati per le femmine: infatti, il dispendio di energia legato ai comportamenti competitivi messi in atto e lo *stress* possono interferire con la fertilità, la gestazione, la maternità e l'allattamento (Campbell, 1999).

Negli esseri umani i comportamenti competitivi per l'accesso alle risorse si manifestano soprattutto a livello interindividuale. L'aggressività rivolta ai membri non appartenenti al proprio gruppo sembra essersi evoluta per i benefici complessivi derivanti da questi scontri fisici che si dimostravano significativi in termini di accesso a risorse come cibo (in particolare carne) e donne fertili.

Tuttavia, un fattore utile al bilanciamento e allo stabilizzarsi della competizione negli esseri umani è la loro capacità di formare coalizioni (Wrangham, 1999), caratteristica che riduce notevolmente il costo dei comportamenti competitivi: infatti, tale abilità sociale, riscontrabile anche nei maschi di scimpanzé, si ritrovava già all'epoca delle società umane di cacciatori-raccoglitori, i quali, "coalizzandosi" contro i gruppi vicini, arrivavano all'uccisione degli avversari quando sussistevano le condizioni per aggressioni a basso costo ("*safe killing*"; Georgiev et al., 2013), ad esempio quando il gruppo che attaccava era numericamente avvantaggiato e quando le vittime non erano preparate a difendersi o a contrattaccare (Wrangham e Glowacki, 2012).

Si può dunque affermare che i comportamenti cooperativi e i comportamenti competitivi, rivelandosi indispensabili per il mantenimento della specie laddove i benefici superano i costi, si sono affermati come caratteristica stabile in tutte le specie del pianeta.

CAPITOLO 2

UN NUOVO MODELLO COMPARATO: LE PIANTE

2.1 La cognizione vegetale

Quando si parla di cognizione si fa riferimento a “quelle funzioni che permettono all’organismo di raccogliere informazioni relative al proprio ambiente, di immagazzinarle, analizzarle, valutarle, trasformarle, per poi utilizzarle per agire nel mondo circostante. In termini finalistici la cognizione permette di adattare il comportamento dell’organismo alle esigenze dell’ambiente o di modificare l’ambiente in funzione dei propri bisogni.” (Galimberti, 2004). Alcune delle funzioni cognitive che consentono il processo descritto sono la percezione, la memoria e l’apprendimento, il linguaggio e la comunicazione, il ragionamento e il pensiero, la capacità di *problem-solving* e di *decision-making*, attività che solitamente vengono attribuite all’uomo e agli animali in quanto forme di vita dotate di sistema nervoso.

Se fino a qualche decennio fa l’idea che le piante potessero conoscere quale insetto stava mangiando le loro foglie, ricordare minacce subite e comunicarle ai conspecifici o chiedere aiuto a terzi era considerata pura fantasia, oggi una più profonda comprensione del mondo vegetale rende la cognizione delle piante un’idea sempre più credibile (Gross, 2016; Castiello, 2019).

Secondo le neuroscienze tradizionali deve necessariamente essere presente un sistema nervoso perché si possano verificare processi cognitivi e di movimento: questo approccio sostiene in modo assoluto che le piante, essendo organismi aneurali, non siano agenti cognitivi, ed afferma che le strutture e il funzionamento neurali identificati dalla neurofisiologia, dalla neuroanatomia e dalla neurochimica forniscano tutti gli elementi necessari per conoscere e valutare la complessa attività della mente animale. Ad esempio, secondo Adams (2018), piante e batteri non possono agire con cognizione: “essi semplicemente risponderebbero in modo innato e inflessibile al *qui ed ora* dell’ambiente, ovvero agli stimoli esterni o ai bisogni fisiologici.” (Adams, 2018). Inoltre, secondo lo stesso autore, quando per descrivere le sopramenzionate attività intenzionali nelle piante “gli scienziati utilizzano i termini *imparare*, *decidere* o *scegliere*, essi necessariamente intendono qualcosa d’altro: attribuire abilità cognitive alle piante è un grave errore, a meno che queste attribuzioni non siano figurative o metaforiche.” (Adams, 2018). Di contro, non viene considerata la preziosa integrazione di altre discipline scientifiche, quali ad esempio la psicologia, la linguistica e l’intelligenza artificiale, cruciali per la comprensione del comportamento delle varie specie in relazione alle capacità cognitive di acquisizione e processamento delle informazioni (Calvo Garzón, 2007).

Negli ultimi anni, superando la prospettiva tradizionale, le ricerche empiriche hanno dimostrato che il comportamento delle piante è analogo, per certi versi, a quello degli animali: “esse sono organismi altamente sensibili che percepiscono, valutano, imparano, ricordano, risolvono problemi, prendono decisioni e comunicano tra loro acquisendo attivamente informazioni dal loro ambiente.” (Gagliano, 2015).

2.1.1 La percezione

Per quanto riguarda la percezione, intesa come l’insieme dei processi attraverso i quali, a partire da stimolazioni sensoriali, si ricavano informazioni dall’ambiente organizzando di conseguenza il comportamento, si fa riferimento alla visione, all’udito, all’olfatto o gusto e al tatto.

La visione

Rispetto agli esseri umani, le piante possiedono un maggior numero di fotorecettori che permettono loro di “vedere” porzioni dello spettro luminoso a noi non visibili. I fotorecettori delle piante sono cellule simili a quelle dell’occhio umano, e la loro funzione è quella di trasdurre il segnale proveniente dalla luce in segnale energetico e di permettere alla pianta di riconoscere diverse lunghezze d’onda (Piccari, 2015): infatti, esse percepiscono la luce rossa (tra 600 e 750 nm), le luci blu e ultravioletto-A (tra 320 e 500 nm) e i raggi UV-B (282-320 nm). La luce verde, al contrario, non viene assorbita: riflettendo le onde dello spettro corrispondente al verde, le foglie delle piante assumono questo colore (Lin, 2000; Nishio, 2000; Burgie et al., 2014).

La luce blu è responsabile di uno specifico movimento delle piante, chiamato *fototropismo* (Kimura e Kagawa, 2006), che consiste nell’orientamento della pianta verso la fonte di luce, utilizzandone l’energia per la fotosintesi e per indirizzare il movimento stesso. Questo effetto fu per la prima volta osservato nel 1864 da Sachs (Kutschera e Briggs, 2013); successivamente, altre ricerche hanno approfondito lo studio della percezione visiva vegetale. Ad esempio, un interessante esperimento di Darwin e Darwin (1880), condotto utilizzando piante di scagliola comune (*Phalaris canariensis* L.), dimostrò che tutte le piante, fatte crescere per qualche giorno al buio e successivamente illuminate da una luce fioca, si inclinavano a circa 3 cm dall’apice verso quella fonte, nonostante la bassa intensità della stessa (Darwin e Darwin, 1880). In un secondo esperimento, attraverso cinque condizioni sperimentali (1. Crescita naturale della pianta; 2. Parte inferiore dello stelo ricoperta da tubo; 3. Apice reciso; 4. Apice

ricoperto da un cappuccio trasparente; 5. Apice ricoperto da un cappuccio scuro), gli stessi autori rilevarono che il fenomeno del *fitotropismo* non si verificava nelle condizioni 3 e 5, dimostrando che tale movimento deriva dalla luce che colpisce il germoglio apicale della pianta: esso percepisce la luce e invia alla sezione centrale del fusto il messaggio di inclinarsi verso quella specifica direzione (Darwin e Darwin, 1880). Questo risultato fu interpretato come una possibile forma rudimentale di visione.

Un altro aspetto interessante per lo studio della visione nelle piante è la mimetizzazione, ovvero la capacità di assumere le sembianze delle piante vicine per colore, forma, dimensione (Gianoli e Carrasco-Urra, 2014), comportamento che denoterebbe una sorta di capacità di “vedere” il mondo circostante (Baluška e Mancuso, 2016). Inoltre, osservando le piante di arabetta comune (*Arabidopsis thaliana* L.) è stato ipotizzato che i fotorecettori distinguano la forma delle piante vicine riconoscendone l’eventuale legame di parentela e comportandosi in risposta a questo: se la pianta vicina appartiene alla stessa famiglia, l’arabetta comune orienta le foglie nella direzione opposta, in modo da permettere alla vicina di accedere alla luce e crescere, riducendo la zona d’ombra; diversamente, qualora non sussistesse un legame familiare, questo fenomeno non si verifica (Crepy e Casal, 2015).

La letteratura scientifica disponibile non ha ancora dato una chiara risposta rispetto a dove possano essere fisicamente situati gli “occhi” delle piante, ma recenti studi sulle dinoflagellate, alghe monocellulari, mostrano che al microscopio sono visibili in esse strutture chiamate dai ricercatori *ocelloidi* per la loro somiglianza all’occhio umano: infatti, i suoi componenti somigliano a lente, iride, cornea e retina (Gavelis et al., 2015), e permetterebbero a questi vegetali di codificare i segnali di tipo visivo dell’ambiente circostante.

L’udito

Per quanto la capacità delle piante di reagire ai suoni e di discriminarli resti ancora oggi un ambito da esplorare più approfonditamente a livello empirico, numerose ricerche hanno contribuito ad ampliare la conoscenza circa questo affascinante tema.

Una recente ipotesi è che le piante siano in grado di percepire gli stimoli acustici per mezzo di organelli definiti *canali mecano-sensibili*, i quali, collocati in tutta la pianta, costituirebbero l’equivalente dei canali che nelle specie animali permettono di percepire e rispondere a stimoli meccanici come, appunto, il suono. Alcuni studi hanno dimostrato, ad esempio, che proprio il suono influenza la crescita delle piante (Creath e Schwartz, 2004): gli

alberi piantati ai margini di strade trafficate (al fine di ridurre l'inquinamento acustico) sviluppano la loro chioma in modo sensibilmente diverso rispetto agli alberi della stessa specie piantati in zone silenziose (Martens e Michelsen, 1981); l'attività fisiologica del crisantemo (*Chrysanthemum callus* L.) tende ad incrementare se la pianta è stimolata acusticamente con un suono ad alta intensità (100 decibel), velocizzando il processo di crescita e aumentando il metabolismo delle radici (Yiyao et al., 2002); l'esposizione a onde sonore somministrate alle piante per mezzo di diffusori acustici all'interno di ambienti chiusi (come serre) e in ambienti aperti (come campi coltivati) favorisce la regolazione e la modulazione dei *fitormoni*, composti organici naturali sintetizzati dalle piante che ne influenzano la crescita (Bochu et al., 2004). Altre ricerche hanno rilevato che il canto degli uccelli determina un aumento dei germogli nella pianta di zuccina (*Cucurbita pepo* L.), mostrando come i suoni naturali possano avere un effetto positivo sulla crescita e sulla produttività delle piante (Creath e Schwartz, 2004).

Per quanto riguarda la discriminazione dei suoni, alcune piante, come la già nominata *Arabidopsis thaliana*, aumenterebbero la produzione di sostanze tossiche al fine di difendersi da insetti erbivori come i bruchi, scoraggiandone l'attacco: tale fenomeno, che si manifesta quando il suono prodotto dal bruco durante la masticazione ha luogo, non sarebbe osservabile in presenza del rumore di agenti atmosferici quali il vento (Appel e Cocroft, 2014). Anche il rumore dell'acqua che scorre nel suolo o all'interno di impianti di irrigazione sarebbe "sentito" dalle piante e preferito rispetto ad un rumore bianco o ad un altro rumore registrato: nelle piante di pisello (*Pisum sativum* L.), ad esempio, si è osservato un aumento della crescita delle radici in direzione della sorgente sonora (Gagliano et al., 2017).

L'olfatto

Se intendiamo l'olfatto come la capacità della pianta di reagire a molecole chimiche volatili, possiamo affermare che esso è uno dei "sensi" più evoluti nel regno vegetale, in quanto tale sensibilità è fondamentale per captare informazioni olfattive dall'ambiente circostante e dall'aria. Rispetto all'essere umano, il quale recepisce le molecole volatili e le trasforma al fine di regolare la ricerca di cibo ed evitare pericoli ambientali, le piante sono equipaggiate di cellule in grado di recepire le sostanze volatili su tutti i loro tessuti. Un primo importante passo verso la comprensione della modalità olfattiva del regno vegetale fu fatto negli anni Venti del secolo scorso: venne infatti scoperta la proprietà del gas etilico di far maturare i frutti (Denny, 1924). Da quel momento, divenne chiaro che tutti i frutti, giunti a maturazione, emettono etilene, un ormone vegetale che può essere percepito olfattivamente e che può essere trasmesso sia nella

stessa pianta, sia tra altre piante (Tschardt et al., 2001; Kegge e Pierik, 2010). Infatti, esso non solo permetterebbe la maturazione uniforme del frutto che lo sprigiona, ma anche quella dei frutti nelle vicinanze. Basti pensare ad un cesto composto da frutta acerba e da frutta matura: i frutti acerbi, messi accanto a quelli più maturi, giungeranno rapidamente a maturazione.

Alcuni esperimenti hanno utilizzato la pianta di cuscuta (*Cuscuta epithymum*, L.) per indagare ulteriormente la capacità olfattiva nelle piante: questa pianta parassita, non contenendo clorofilla, trae nutrimento dalla linfa di altre piante, distinguendo le sue potenziali “prede” dal loro odore. Infatti, se essa viene posizionata vicino ad una pianta di pomodoro (*Solanum lycopersicum* L.) si inclinerà in quella direzione indipendentemente dal fatto che quest’ultima sia visibile o nascosta; se invece viene collocata vicino ad una pianta artificiale o ad un vaso vuoto, il fenomeno non si osserva (Runyon et al., 2006). In un successivo esperimento, gli autori posizionarono una pianta di cuscuta e una pianta di pomodoro in due diverse scatole collegate da un tubo, il quale permetteva il passaggio dell’aria dall’una all’altra. Fu osservato che la cuscuta si orientava sempre in direzione del tubo, portando i ricercatori a ipotizzare che la pianta di pomodoro emettesse un odore che veniva trasportato attraverso il tubo stesso e percepito dalla pianta di cuscuta (Runyon et al., 2006). A confermare questa ipotesi, dei batuffoli di cotone vennero imbevuti di una sostanza ottenuta dalla sintesi del profumo di pomodoro e collocati nei pressi della pianta parassita, ottenendo come risultato che quest’ultima si dirigeva verso i batuffoli (Runyon et al., 2006).

Il tatto

Gli agenti atmosferici e gli insetti, così come alcune specie animali, entrano in interazione con il mondo vegetale continuamente, esponendo le piante a costanti e molteplici sollecitazioni: è per questo che, nel corso dell’evoluzione, esse hanno sviluppato un rudimentale ma raffinato sistema percettivo tattile. Un esempio è dato dalla capacità di discriminare se l’azione di un insetto sulle foglie sortisca effetti positivi o negativi: solo nel caso di insetti erbivori che si nutrono delle foglie, infatti, la pianta emetterà sostanze tossiche per difesa, conservando memoria di quel tipo di tocco. Inoltre, dall’osservazione delle piante rampicanti, è emerso che esse sarebbero in grado di percepire la vicinanza di un supporto anche molto leggero, come una funicella di 0,25 g, verso cui orientarsi per potersi aggrappare ed essere sostenute; una volta “toccato”, tale supporto verrebbe “valutato” al fine di decidere se esso possa essere adatto o meno alla funzione (Chamovitz, 2012).

Un altro interessante esperimento sullo studio della sensibilità tattile delle piante fu condotto da Salisbury (1963) utilizzando piante di nappola minore (*Xanthium strumarium* L.): in realtà, l'autore era interessato ad indagare l'effetto delle sostanze chimiche che attivano la fioritura, e parte della procedura sperimentale consisteva nel misurare quotidianamente, con un righello, la lunghezza delle foglie. Egli scoprì che le foglie che venivano a contatto col righello tendevano a ingiallire e a morire, mentre quelle che non venivano toccate dallo strumento continuavano a crescere normalmente. Questo risultato, chiaramente prodotto dalle stimolazioni di tipo tattile, fu ottenuto in altre ricerche con piante di vite bianca (*Byronia dioica* Jacq.), le quali, se toccate a livello del nodo terminale, rallentavano il loro sviluppo (Boyer, 1967).

La stimolazione tattile influenza anche l'espressione genica: recentemente è stato osservato che, spruzzando delle gocce d'acqua sulla superficie di una foglia, si innesca la variazione di migliaia di geni; è stato confermato che tale risposta è dovuta al contatto fisico con le gocce, e non alle sostanze presenti nell'acqua (Van Aken et al., 2016).

Come precedentemente accennato, anche stimolazioni di tipo meccanico producono effetti sulle piante: infatti, nei casi di elevato *stress* ambientale e di esposizione ad agenti atmosferici avversi, è stato osservato un ritardo nell'allungamento del fusto e l'inibizione della crescita delle foglie, che determinano quindi una pianta di dimensioni e massa inferiori al normale (Mitchell, 1996).

Oltre alla capacità di percepire gli stimoli sensoriali, è stato dimostrato come le piante siano successivamente in grado di elaborarli e di conservarne traccia grazie alla loro capacità mnemonica, utilizzando quanto appreso dall'esperienza soprattutto laddove ciò diventi indispensabile per la loro sopravvivenza.

2.1.2 La memoria

La memoria può essere definita come la capacità di immagazzinare informazioni e di riattingervi dopo un periodo di tempo variabile (Castiello, 2020). Oltre ad esistere una forma di memoria nelle piante, sembra che esse dispongano di meccanismi che permettono loro di imparare dall'esperienza. Ad esempio, sappiamo che se sottoposte a condizioni di *stress*, come la siccità, esse risponderanno modificando la propria anatomia e il proprio metabolismo; se dopo un certo periodo di tempo viene riproposta la medesima condizione stressante, ci si accorgerà che la reazione sarà più efficiente e precisa: questo indica che, da qualche parte, è

stata conservata una traccia che può essere richiamata quando ciò diventa utile per la sopravvivenza stessa (Mancuso, 2017).

Una delle prime intuizioni riguardo la capacità mnemonica delle piante proviene da molto lontano: oltre duecento anni fa, Lamarck, padre della biologia, studiò il comportamento difensivo della sensitiva (*Mimosa pudica* L.), la quale chiude le sue foglie quando viene sottoposta a stimolazioni esterne. Egli non riusciva a spiegarsi come mai in alcuni casi questo fenomeno si verificasse e in altri casi no. A fronte di numerose ipotesi disconfermate (come la stanchezza della pianta), si imbatté in un esperimento di Desfontaines, botanico francese suo contemporaneo. L'esperimento consisteva nel trasportare delle piantine di *Mimosa pudica* in carrozza per le vie di Parigi; nel corso del viaggio, un suo allievo annotava in un taccuino quanto avveniva. L'allievo notò che, dopo una prima prevedibile risposta di chiusura all'iniziare delle vibrazioni della carrozza, tutte le piantine piano piano si schiusero nuovamente, nonostante il continuare delle vibrazioni ad uguale intensità, "abituandosi". Fu proprio quest'ultimo termine a ispirare le successive ricerche nell'ambito: si iniziò a parlare di "abituazione", oggi definita come quel processo che permette ad un organismo di selezionare le informazioni rilevanti presenti nell'ambiente escludendo quelle irrilevanti (Eisenstein e Smith, 2001). Numerosi esperimenti ampliarono e confermarono l'esistenza di tale processo (Pfeffer, 1873; Bose, 1906; Holmes e Gruenberg, 1965), ma l'originale "esperimento Lamarck e Desfontaines" fu ripreso soltanto recentemente (Gagliano et al., 2014) con l'indagine di due aspetti: la capacità della *Mimosa pudica* di identificare, dopo un certo numero di ripetizioni, uno stimolo come non pericoloso, e la capacità della stessa di distinguerlo da un nuovo stimolo potenzialmente pericoloso. Le piante vennero posizionate all'interno di un vasetto in un marchingegno, il quale le lasciava cadere da un'altezza di circa 10 cm; fu osservato che dopo poche ripetizioni le piante non chiudevano più le foglie: la caduta verso il basso, quindi, non veniva più avvertita come pericolosa; alla somministrazione di un nuovo stimolo, rappresentato dallo scuotere in orizzontale i vasetti, tutte le piante risposero chiudendo subito le foglie (Gagliano et al., 2014). Successivamente, centinaia di queste piante "addestrate" a distinguere i due diversi stimoli furono lasciate indisturbate per oltre quaranta giorni; ad una nuova sollecitazione da parte degli sperimentatori, esse dimostravano di ricordare quanto precedentemente appreso.

Negli ultimi decenni è stata avanzata anche l'idea di una memoria vegetale "immunologica", relativa cioè ai meccanismi di difesa in risposta a rischi traumatici o infettivi (Karban e Niiho, 1995). L'azione degli animali erbivori e dei parassiti provoca infatti l'innescò di un'ampia gamma di segnali che genera un aumento delle difese della pianta sia in prossimità delle parti lese, sia in prossimità delle parti non ancora colpite (Ryan, 2000): queste alterazioni

biochimiche e fisiologiche diminuiscono l'attrattività della pianta, la sua appetibilità e il suo valore nutritivo (Karban e Baldwin, 1997). Un esempio è offerto dalla pianta di geranio (*Pelargonium* spp.), la quale accumula nei suoi petali molecole chimiche nocive per alcune specie di coleotteri: se questi insetti ingeriscono i petali, dopo circa trenta minuti si paralizzano per alcune ore, divenendo facili prede per i loro predatori (Flores, 2010).

Gli studi presentati offrono una panoramica solo parziale della letteratura scientifica disponibile, ma contribuiscono ad affermare l'idea che memoria e apprendimento siano processi che caratterizzano fortemente le piante: pur in assenza di sistema nervoso, esse sembrano capaci di acquisire e formare "ricordi". L'elaborazione degli stimoli appresi e memorizzati è strettamente connessa al saper prendere decisioni sulla base di quanto si conosce e di quanto si ricorda. Questo costrutto psicologico, chiamato *decision-making*, se applicato al regno vegetale rinforza l'ipotesi che sia possibile osservare delle analogie tra comportamento vegetale e alcuni processi psicologici attribuibili all'essere umano (Silvertown e Gordon, 1989; Gagliano, 2015).

2.1.3 Prendere decisioni

In generale, la capacità di prendere decisioni implica necessariamente una valutazione e una scelta tra almeno due opzioni; in molti casi prendere decisioni significa ragionare in condizioni di incertezza, in cui gli esiti positivi dell'alternativa scelta non sono certi, ma più probabili di quelli negativi. Se fino a pochi decenni fa tale abilità era attribuibile soltanto agli esseri umani e agli animali, ora si hanno a disposizione evidenze scientifiche circa il verificarsi di un analogo processo decisionale anche nel mondo vegetale.

Il criterio che guida maggiormente le piante nel compiere delle scelte è di tipo economico (Castiello, 2020): esse infatti sono in grado di investire risorse laddove risulti più vantaggioso per la loro sopravvivenza, valutando i relativi costi e benefici di tale investimento. Un esempio è fornito da un esperimento condotto con piante di cinquefoglia (*Potentilla reptans* L.), le quali mettono in atto strategie decisionali per adattarsi all'ambiente circostante costituito da altre piante di diversa altezza e densità fogliare: se circondate da piante più alte, esse entrano in una modalità energetica tale da tollerare le condizioni di ombra; inoltre, in queste stesse condizioni, le foglie raggiungono dimensioni più grandi in modo da catturare una maggior quantità di luce. Diversamente, se circondate da vegetazione densa e bassa, si sviluppano in verticale e la struttura delle foglie non mostra variazioni (Gruntman et al., 2017).

Un'importante decisione per la pianta è la scelta del momento opportuno per germogliare: infatti, se il seme germoglia precocemente, la plantula potrebbe subire i danni provocati dalle proibitive condizioni invernali, mentre, se germoglia tardivamente, le piante circostanti potrebbero impedire alla nuova piantina l'accesso alle risorse indispensabili alla sua sopravvivenza. Recentemente sono stati scoperti dei meccanismi negli embrioni delle piante che indicano al seme il momento migliore per germogliare (Topham et al., 2017): nell'*Arabidopsis thaliana*, ad esempio, tale decisione è controllata dallo scambio di informazioni e dall'interazione tra un gruppo di cellule che presiede al letargo del seme e un altro gruppo di cellule che ne favorisce la germinazione. Analogamente, esistono meccanismi finalizzati all'aborto dei semi, che si attivano qualora le condizioni ambientali siano sfavorevoli o vi sia presenza di infestazioni da parte di insetti o di parassiti (Meyer et al., 2014).

Finora sono stati presentati aspetti del mondo vegetale inerenti perlopiù al comportamento e alle capacità "individuali" delle piante. Verranno di seguito analizzati gli aspetti sociali, come la comunicazione, la cooperazione e la competizione.

2.2 La cognizione sociale vegetale

È sufficiente osservare la natura che ci circonda per accorgerci che l'ambiente è costituito prevalentemente da vegetazione: giardini, campi coltivati, prati, boschi, paludi, foreste sono solo alcuni esempi che ci permettono di pensare all'eterogeneità vegetale in essi presente. Esiste una sempre più vasta letteratura scientifica che si è occupata, soprattutto negli ultimi decenni, degli aspetti sociali della vita delle piante, ovvero di quei fenomeni che si verificano non solo "nella" pianta, ma "tra" piante, portando sempre più all'affermarsi dell'idea che esse siano veri e propri organismi sociali (Baluška e Mancuso, 2009). Le piante, infatti, non solo rispondono alle modificazioni ambientali individualmente, ma anche "interattivamente", condividendo cioè con le altre piante le informazioni circa il loro ambiente biotico e abiotico attraverso diversi sistemi di acquisizione e trasmissione delle stesse. Questi meccanismi permettono alla comunità di adattarsi all'ambiente circostante modificando la propria fisiologia e la propria morfologia, talvolta anche anticipando i mutamenti incombenti: tale abilità comunicativa è la determinante più importante alla base delle strategie competitive (Aphalo e Ballare, 1995) e delle strategie cooperative nel mondo vegetale, e, affinché sia possibile, il "Sé" (l'organismo) deve necessariamente essere distinto dal "non-Sé" (gli altri). Questa capacità, più evidente negli animali e nell'uomo, è testimoniata nelle piante dall'evitamento dell'autofecondazione (Nasrallah, 2002): nel processo di fecondazione, infatti, il polline proprio, essendo

geneticamente identico a quello del pistillo, viene respinto da quest'ultimo, il quale accetta invece il polline geneticamente non correlato (Kao e McCubbin, 1996; Nasrallah, 2002).

Sebbene la capacità di discriminare il Sé dal non-Sé si manifesti nelle varie specie vegetali a diversi livelli del processo di impollinazione e attraverso differenti meccanismi, essa è una base importante per poter affermare che nelle piante è presente un'attitudine sociale, la quale, modulata dall'evoluzione e dalle leggi per la sopravvivenza, può assumere diverse forme in relazione ai fattori ambientali e contestuali, determinando ad esempio lo sviluppo e il mantenimento di comportamenti cooperativi e competitivi.

2.2.1 La comunicazione

Quando si pensa alla comunicazione, la prima associazione che generalmente si fa è il linguaggio: esso viene comunemente attribuito all'essere umano in quanto sembra non esistere un suo equivalente negli organismi non umani (Christiansen e Kirby, 2003; Gagliano, 2015). In realtà la comunicazione può avvenire in molte altre modalità e la sua funzione può essere assolta a pieno titolo anche dalle altre specie animali e dalle specie vegetali (Bonato et al., 2011).

Nel regno animale essa può avvenire ad esempio attraverso vocalizzi (come il canto degli uccelli e i suoni d'allarme emessi dalle scimmie per segnalare la presenza di uno specifico predatore; Seyfarth et al., 1980; Seyfarth e Cheney, 2003; Salwiczek e Wickler, 2004), movimenti (come la danza delle api; Von Frisch, 1967), forme non verbali (come gesti, mimica facciale, linguaggio del corpo; Sebeok, 2004) e altre modalità che coinvolgono aspetti tattili, visivi e chimici, come accade nei batteri (Schauder e Bassler, 2001).

Per quanto riguarda il regno vegetale, le piante, essendo radicate al suolo, nel corso dell'evoluzione hanno sviluppato meccanismi interattivi diversi grazie ai quali poter trarre informazioni dall'ambiente circostante e comunicare con le piante vicine e le altre specie (Karban, 2015). Esse, infatti, presentano diversi canali attraverso cui poter comunicare ed esprimere linguaggi: segnali chimici sopra e sotto il suolo, segnali acustici e segnali visivi. Ad esempio, esse possono produrre oltre 30.000 varietà di sostanze chimiche volatili, le quali, disperdendosi nell'aria, raggiungono le piante circostanti: è stato dimostrato che questi "messaggi" vengono ricevuti, decodificati e intercettati da altre piante sia della stessa che di altre specie (Baldwin e Schultz, 1983). Questo accade nei casi in cui la pianta risponde difensivamente ad un attacco da parte di insetti erbivori emettendo hexenolo, una sostanza che

può propagarsi fino a due metri di distanza (Heil e Bueno, 2007) e che viene intercettata sia dalle piante della stessa famiglia (Karban et al., 2018), sia da quelle di specie diversa (Farmer e Ryan, 1990). O ancora, i segnali chimici di allarme provenienti dalla salvia (*Salvia officinalis* L.) possono attivare meccanismi difensivi, oltre che nelle altre piante di salvia, anche nelle piante di pomodoro (*Solanum lycopersicum* L.) e di tabacco (*Nicotiana tabacum* L.; Biedrzycki e Bais, 2010).

Un altro aspetto interessante riguardo la comunicazione è rappresentato dall'espressione di segnali acustici che le piante riuscirebbero a percepire. È stato osservato che le piante di peperoncino (*Capsicum annuum* L.) crescono più in fretta e più sane se collocate in prossimità di piante che inibiscono lo sviluppo di erbacce e parassiti, come il basilico (*Ocimum basilicum* L.), rispetto a quando crescono isolate; esse, inoltre, se avvolte in fogli di plastica scura per evitare lo scambio di segnali chimici, riescono comunque ad individuare la presenza di piante "buone" con rapidità, sviluppandosi velocemente e in buona salute (Gagliano e Renton, 2013). A fronte di queste osservazioni, gli autori hanno proposto l'idea che le piante possano comunicare attraverso segnali acustici generati da vibrazioni e oscillazioni cellulari indotte da processi di natura biochimica (Takahashi et al., 1992).

Anche i segnali visivi, come forma e colore, costituiscono un importante veicolo di comunicazione, in particolare con il mondo animale: esistono infatti più di 450 specie di piante in grado di cambiare colore, posizione e forma per comunicare agli insetti il momento opportuno per la loro impollinazione (Gagliano e Grimonprez, 2015). Ad esempio, il desmodio (*Desmodium* Desv.) è caratterizzato da fiori lilla, i quali, una volta impollinati, diventano bianchi e turchesi e si ripiegano verso il basso coprendo con i petali le parti riproduttive: questa variazione comporta una riduzione della loro attrattività e incoraggia gli insetti impollinatori a dirigersi verso i fiori non ancora impollinati (Willmer et al., 2009).

Nel mondo vegetale, inoltre, è possibile osservare anche un'altra forma di comunicazione: la comunicazione sotterranea. Le piante di pisello (*Pisum sativum* L.), ad esempio, attraverso le radici informano le piante vicine dell'arrivo improvviso di una condizione di siccità, causata da *stress* idrico o da luminosità eccessivamente ridotta (Falik et al., 2012): se poste in condizioni non rischiose per la loro sopravvivenza, esse iniziano a chiudere gli stomi riducendo in breve tempo (meno di quindici minuti) la perdita d'acqua; in meno di un'ora, tutte le piante non in sofferenza vicine a quelle poste in condizioni di sofferenza compiono la stessa azione, diminuendo il consumo idrico e limitando danni tessutali. Questo comportamento si rivela vantaggioso per la sopravvivenza non solo della singola pianta, ma di tutta la collettività (Tassin, 2016).

2.2.2 La cooperazione

La cooperazione tra piante può essere intesa come l'azione condivisa di più agenti per il raggiungimento di uno scopo: è l'insieme dei comportamenti adottati per ottimizzare l'accesso alle risorse e per la riproduzione (Dudley, 2015) e prevede che, all'interno di un ecosistema, almeno una delle specie tragga beneficio dal crescere insieme ad un'altra (Harley e Bertness, 1996; McIntire e Fajardo, 2011).

A livello aereo, le interazioni cooperative sono mirate prevalentemente alla difesa: ad esempio, vi sono endofiti (funghi e batteri che vivono all'interno della pianta per proteggerla) che ostacolano o impediscono le aggressioni da parte degli insetti rendendo i tessuti della pianta estremamente tossici per questi nemici; la pianta “contraccambia” gli endofiti fornendo loro sostanze zuccherine e altri nutrienti utili alla loro crescita. Da questa associazione deriva un miglioramento dello sviluppo e della *fitness* della pianta, una maggiore tolleranza agli *stress* abiotici e una più forte resistenza alle malattie (Yue et al., 2000; Deshmukh et al., 2006; Rodriguez et al., 2008; Achatz et al., 2010; Redman et al., 2011; Saari e Faeth, 2012;).

A livello sotterraneo, invece, le interazioni cooperative sono finalizzate principalmente all'approvvigionamento delle risorse. Tali interazioni avvengono attraverso le *micorrize*, ovvero processi di formazione simbiotica tra i funghi non patogeni del suolo e le radici di una pianta ospite, grazie ai quali i funghi, fornendo alla radice fosforo ed altri preziosi minerali, ricevono in cambio parte degli zuccheri prodotti dalla pianta durante la fotosintesi. Un altro esempio di cooperazione sotterranea è ciò che avviene grazie ai batteri chiamati *azotofissatori*: l'azoto atmosferico è un elemento che, per le sue caratteristiche chimiche, non può essere direttamente utilizzato dagli esseri viventi; questi microrganismi, agendo come “industrie pulite in miniatura” (Cellini, 2010), attraverso fissazione biologica sono capaci di trasformarlo in azoto ammoniacale, che diventa facilmente assimilabile dalle piante; in cambio, queste ultime forniscono loro fonti energetiche come carboidrati e proteine.

In condizioni stressanti, quali ad esempio la ridotta fertilità del terreno, le basse temperature e la scarsità d'acqua, la cooperazione tra diverse specie di piante è fondamentale per la sopravvivenza di tutta la “comunità” vegetale: in questo ambito, sono stati condotti studi sulla collaborazione tra piante di arenaria (*Arenaria tetraquetra* L.), pianta erbacea che cresce in Spagna sulle montagne rocciose dei Pirenei, e altre piante erbacee che si riparano tra i suoi arbusti (Valle, 2003; Schöb et al., 2013). L'arenaria ha la capacità di assorbire, trattenere e condividere con le altre specie le risorse idriche, salvaguardando così sia la sua sopravvivenza che quella delle piante “ospiti”, le quali non sarebbero in grado di accumularle autonomamente.

Va sottolineata l'estrema importanza dei comportamenti cooperativi tra piante perché gli effetti positivi che ne derivano, se estesi ed applicati su più larga scala, si riverserebbero su tutto l'ecosistema, garantendo non solo la sopravvivenza e la continuazione delle specie vegetali, ma anche di quelle animali. Ad esempio, riproducendo in agricoltura la relazione sopra descritta tra piante e batteri azotofissatori, si otterrebbe una sensibile diminuzione dell'utilizzo di fertilizzanti azotati e di sostanze chimiche, con conseguenti benefici globali in termini di sostenibilità ambientale (Mancuso e Viola, 2013), aspetto che interessa direttamente ed inevitabilmente tutti gli esseri viventi del pianeta.

2.2.3 La competizione

Nella storia evolutiva del regno vegetale, accanto ai comportamenti cooperativi, si sono sviluppati e stabilizzati anche quelli competitivi. La competizione verte su comportamenti tesi in particolare a garantirsi l'accesso alle risorse disponibili nell'ambiente, soprattutto se limitate, in modo da massimizzare i benefici a lungo termine (Novoplansky, 2009) e non mettere a rischio la propria sopravvivenza.

Numerosi studi hanno dimostrato che le piante sono in grado di mettere in atto un ampio ventaglio di comportamenti competitivi che incrementano le loro prospettive di prevalere sulle altre nei diversi contesti ecologici in cui si sviluppano: ad esempio, esse possono ridurre la competizione evitando i loro vicini, aumentarla attraverso scontri aggressivi, tollerarne gli effetti negativi. La scelta della strategia più opportuna dipende dalla storia evolutiva della pianta stessa, dalle sue dimensioni e dal suo vigore (Novoplansky, 2009).

Uno degli elementi maggiormente "conteso" dalle piante è la luce, essendo la loro fonte primaria di sopravvivenza. La competizione per questa risorsa avviene a livello aereo, manifestandosi generalmente attraverso l'allungamento del fusto e dei rami per poter accedere alla luce prima delle piante vicine. A questo proposito, Brisson (2001) ha misurato la chioma degli alberi di acero da zucchero (*Acer saccharum* Marsh.) in quattro diversi contesti: 1. Alberi che crescevano isolati; 2. Alberi che crescevano in una foresta circondati da altri alberi della stessa altezza; 3. Alberi che, cresciuti in una foresta, venivano improvvisamente privati dei loro vicini soltanto da un lato; 4. Alberi che erano sempre cresciuti ai margini di una foresta e che si erano sviluppati in assenza di vicini da un lato. I risultati suggeriscono come gli alberi della condizione 1 presentavano una maggior simmetria della chioma; la chioma degli alberi della condizione 2 cresceva invece asimmetricamente, mostrandosi maggiormente sviluppata nelle parti più distanti dagli alberi vicini; l'asimmetria della chioma degli alberi della condizione 3 è

stata valutata come “intermedia”; tutti gli alberi della condizione 4 mostravano che la maggior parte della chioma si orientava nella direzione opposta rispetto alla foresta, dove erano presenti gli altri alberi “competitori” (Brisson, 2001). Il fatto che gli alberi osservati mostrassero estensione laterale dei rami e della chioma in direzione degli spazi liberi denota, come precedentemente accennato, un comportamento orientato a trarre vantaggio da essi accedendo più “indisturbatamente” alla luce.

A livello sotterraneo, invece, la competizione si verifica per l’accesso alle sostanze nutritive presenti nel suolo: di frequente, infatti, si osserva il fenomeno di colonizzazione del terreno da parte delle radici di una pianta al fine di accedere all’acqua e ai minerali (Wilson, 1988; Sachs, 2005). È stato provato che quando le radici di piante diverse condividono la stessa porzione di suolo, esse si estendono il più possibile per non condividere le risorse con le altre piante: in particolare, si direzionano verso le radici avversarie senza però entrarvi in contatto (Gersani et al., 2001), non permettendo in questo modo uno scambio “altruistico”.

Un esempio del fenomeno di tolleranza, volto a minimizzare gli scontri aggressivi che si potrebbero verificare nelle situazioni competitive, è dato dalle piante che, costrette a svilupparsi in condizioni di risorse molto ridotte, assumono un atteggiamento di subordinazione (Weiner et al., 2001), adattandosi a vivere in ombra e godendo delle condizioni di luce solo in minima parte (Henry e Aarssen, 1997; Valladares e Niinemets, 2008), diminuendo l’assorbimento d’acqua per rimediare alla siccità causata dalle piante vicine (Garau et al., 2008) o modificando il proprio metabolismo in seguito alla privazione degli elementi nutritivi da parte delle altre piante (Liancourt et al., 2005).

Contrariamente agli animali, le piante non dispongono di un sistema nervoso centrale (SNC) e per questo, per lungo tempo, non sono state considerate organismi intelligenti capaci di interagire a tutti gli effetti con l’ambiente in cui si trovano a vivere. Tuttavia, le ricerche e gli studi qui presentati forniscono un solido contributo all’idea che anche le piante, così come gli animali, abbiano sviluppato sottili abilità cognitive individuali e sociali: in particolare, questi aspetti sono stati studiati, analizzati e discussi in termini di percezione degli stimoli sensoriali, memoria e apprendimento, *decision-making*, comunicazione e comportamenti cooperativi e competitivi. A questo punto, si rende necessario compiere un ulteriore passo in avanti al fine di approfondire la conoscenza del dominio della cognizione: nella storia evolutiva degli animali, infatti, lo sviluppo di SNC è stata una conseguenza inevitabile del bisogno di spostarsi per ricercare cibo e fonti di sostentamento (Trewavas, 2017). Lo studio del movimento, perciò, si

rivela un tassello fondamentale per la comprensione, l'approfondimento e l'indagine della cognizione individuale e sociale. Infatti, sebbene le piante non siano dotate di un complesso sistema motorio come quello degli animali, il dover ricercare le sostanze nutritive necessarie alla sopravvivenza è un fatto condiviso da tutti gli organismi che abitano la Terra (Trewavas, 2017). Pertanto, nel corso dell'evoluzione, esse hanno sviluppato altre forme comportamentali e motorie finalizzate a tale scopo. Nel prossimo capitolo, dunque, verrà offerta una panoramica sullo studio di uno specifico movimento sviluppatosi nel regno animale, utile a comprendere, successivamente, le analogie e le differenze tra questo e il regno vegetale. In particolare, verranno discussi gli studi che, attraverso tecniche di registrazione cinematografica del movimento, hanno aperto la strada all'esplorazione di queste frontiere.

CAPITOLO 3

STUDIARE LA COGNIZIONE SOCIALE ATTRAVERSO IL MOVIMENTO

Nei precedenti capitoli la cognizione sociale nel regno animale e nel regno vegetale è stata analizzata principalmente dal punto di vista delle interazioni comunicative e dei comportamenti cooperativi e competitivi. Gli stessi aspetti verranno ora discussi esaminando il movimento, un fattore che, come vedremo, si rivelerà estremamente importante per una più approfondita comprensione e metodologia di studio dei comportamenti individuali e delle interazioni sociali.

3.1 Il movimento di raggiungimento e prensione come finestra sperimentale

Se contassimo i movimenti che compiamo durante la giornata potremmo facilmente perdere la pazienza; se provassimo a descriverli in ogni minimo dettaglio, l'impresa si farebbe praticamente impossibile. Secondo i principi della biomeccanica, i nostri movimenti possono essere classificati in volontari (orientati all'obiettivo), riflessi (in risposta a uno stimolo) e ritmici (iniziati in modo volontario, continuati in modo riflesso e terminati in modo nuovamente volontario); in base alla modalità di esecuzione essi possono essere discreti (breve, semplici, ad inizio e conclusione ben determinati), seriali (che coniugano cioè più movimenti discreti) e continui (che si prolungano nel tempo in modo ripetuto e con ritmo variabile).

Ogni movimento che eseguiamo ci mette inevitabilmente in relazione con il mondo esterno e con i suoi oggetti: sebbene questo possa apparentemente sembrare cosa scontata e priva di importanza, è in realtà un prezioso contributo per lo studio della cognizione e, in particolare, della cognizione sociale.

Tra tutti i movimenti che ci sono possibili, uno dei più importanti è quello della mano: essa è infatti uno dei nostri principali veicoli di informazione e di comunicazione, e grazie alla sua versatilità ci permette di esprimere opinioni, dare indicazioni, eseguire compiti che richiedono diversi gradi di mobilità e precisione (Wallace et al., 1990). Diverse sono anche le funzioni che essa può svolgere: possiamo parlare di funzione passiva (quando la mano è in posizione piatta o leggermente curvata e il suo movimento è supportato da quello del braccio, come quando spingiamo una porta); funzione percussiva (quando il movimento coinvolge le articolazioni prossimali, le falangi e il polso, come quando applaudiamo); funzione espressiva (quando il movimento implica il contributo di altri elementi, come la bocca quando comunichiamo o il contatto tattile quando accarezziamo); funzione prensile (quando il

movimento è principalmente distale e si realizza nella sequenza di raggiungimento, prensione e manipolazione dell'oggetto con una o entrambe le mani; Tubiana, 1981).

Quest'ultima funzione è particolarmente studiata in ambito neuroscientifico: l'osservazione, la registrazione e lo studio del movimento di raggiungimento e prensione (*reach-to-grasp*), che consiste appunto nel direzionare l'articolazione verso un oggetto per poi afferrarlo, si sono sviluppati nel corso degli ultimi decenni attraverso ricerche sempre più sofisticate che hanno notevolmente ampliato la comprensione e la spiegazione del comportamento umano e animale.

Le tecniche maggiormente utilizzate a questo scopo sono le tecniche di registrazione cinematografica: per mezzo di questa metodologia, infatti, si può ricavare una precisa analisi della geometria del movimento di qualsiasi soggetto e dello spazio vettoriale quadrimensionale, ottenendo una descrizione quantitativa della posizione e della velocità, momento dopo momento, del corpo in movimento (Castiello, 1995).

La tecnica cinematografica più impiegata per lo studio del movimento di raggiungimento e prensione consiste nell'optoelettronica. Questi sistemi permettono di studiare le traiettorie spaziali ad intervalli di tempo costante grazie all'ausilio di specifiche apparecchiature (Castiello, 1995) che catturano i segnali ottici provenienti da marcatori (*marker*) posizionati sui segmenti anatomici di interesse e letti da telecamere a infrarossi connesse ad un *computer* che li trasforma uno ad uno in coordinate spaziali. I dati così raccolti si riferiscono ad un sistema spaziale di riferimento assoluto; i *marker*, inoltre, possono essere collocati in qualsiasi punto del corpo del soggetto consentendogli piena libertà e non influenzandone i movimenti: si tratta pertanto di un'analisi oggettiva utile alla rilevazione di variazioni motorie sia in termini di intrasoggettività che di intersoggettività (Castiello, 1995).

Ancora più in dettaglio, ciò che nel movimento di raggiungimento e prensione viene analizzato grazie a tali tecniche sono le due componenti di cui esso è costituito: la componente prossimale o fase di trasporto (*reaching*) e la componente distale o fase di manipolazione (*grasping*). In particolare, nella prima fase, la mano viene direzionata verso l'oggetto *target*, e, attraverso analisi cinematografica, viene registrata la velocità dei movimenti prossimali dell'arto per mezzo della collocazione di un *marker* a livello del polso; essa varierà in base al tipo e alla posizione dell'oggetto da afferrare: ad esempio, è stato osservato che la durata della fase di decelerazione (fase che va dal punto di massima velocità del movimento alla sua conclusione) aumenta quanto più piccole sono le dimensioni del *target*, in modo da permettere un adeguato posizionamento delle dita al fine di poterlo afferrare correttamente (Castiello, 1995). Nella

seconda fase, invece, la posizione della mano, anticipando l'afferramento del *target*, viene modificata (ad esempio preparando le dita alla chiusura e alla stretta dell'oggetto): in questa fase i parametri di analisi cinematica misurano la massima apertura della mano, ovvero la distanza tra i *marker* posizionati sulla punta delle dita indice e pollice e le relative modificazioni nel tempo; essa varierà in proporzione alle proprietà intrinseche dell'oggetto, come dimensione, forma, materiale e peso, e alle sue proprietà estrinseche, come la distanza, la posizione e l'orientamento spaziale (Jeannerod, 1981; 1984). Per quanto riguarda la dimensione, ad esempio, la prensione degli oggetti piccoli (diametro 1.5 cm) richiede un movimento preciso e accurato (*precision grip*, PG), che si ottiene principalmente dall'opposizione indice/pollice (Napier, 1956; Bennett e Lemon, 1994); la prensione degli oggetti più grandi (diametro 6 cm), invece, prevede una presa che coinvolge l'intera mano (*whole hand prehension*, WHP) e che si ottiene dall'opposizione pollice/tutte le altre dita (Napier, 1956; Porter e Lemon, 1993; Bennett e Lemon, 1994).

Sulla relazione tra la componente prossimale e la componente distale sono stati condotti numerosi studi: Jeannerod (1981, 1984), ad esempio, ha proposto che esse afferiscano a due diversi canali visuomotori, i quali, sebbene indipendenti a livello di programmazione, si organizzano in modo da stabilire correlazioni temporali al fine di portare a termine l'azione di raggiungimento e prensione. Tale relazione è evidente tra il momento di massima apertura della mano (componente distale) e quello di massima decelerazione del polso (componente prossimale; Jeannerod, 1981; 1984), ed è stata confermata anche da successivi studi (Castiello e Jeannerod, 1991; Paulignan et al., 1991; Castiello et al. 1993; Haggard, 1994).

La ricerca su questo tipo di movimento non si ferma all'essere umano: esiste infatti una ricca letteratura scientifica sui primati non umani, in particolare sui macachi (per una rassegna: Castiello e Dadda, 2019). Esaminando in questi animali i movimenti di raggiungimento e prensione di oggetti di diversa forma e dimensione e posti a diversa distanza in contesti naturalistici, seminaturalistici e controllati, e confrontando i risultati ottenuti con ciò che accade nell'essere umano, è emerso che nei contesti naturalistici e in quelli controllati entrambe le specie sembrano modulare la cinematica del movimento in relazione alle variabili "dimensione" e "distanza", riflettendo una simile percentuale del tempo di movimento. Tuttavia, la distribuzione temporale delle diverse variabili cinematiche analizzate mostra alcune differenze sostanziali: ad esempio, per quanto riguarda la variabile "dimensione", nei macachi il tempo di massima apertura relativo alla componente distale e il tempo nel corso del quale il picco di velocità viene raggiunto nella componente prossimale sono risultati non uniformi rispetto ai diversi contesti, scostandosi dai risultati ottenuti dagli esseri umani. Complessivamente, quindi,

sembra che i parametri cinematici relativi alle caratteristiche intrinseche ed estrinseche degli oggetti seguano “leggi” diverse nei macachi e negli esseri umani, e questo aspetto è degno di nota in quanto suggerisce l’esistenza di modalità diverse di programmazione dell’azione nelle varie specie e nei diversi contesti. Inoltre, il fatto che gli esseri umani e i macachi attivino strutture neurali simili nel movimento di raggiungimento e prensione non significa che essi interpretino allo stesso modo, a livello motorio, le proprie percezioni: il tipo di presa che viene scelto ed effettuato, infatti, non dipende soltanto dalle caratteristiche visive del *target*, ma anche dall’ambiente in cui l’azione viene eseguita, dal significato attribuito all’oggetto e da cosa il soggetto agente intende farne (Castiello e Dadda, 2019).

A questo proposito, studiare il movimento di raggiungimento e prensione indagandone l’intenzionalità, intesa come la serie di decisioni volontarie riguardanti quale azione compiere, se farlo e in quale momento (Haggard, 2008) si rivela utile non solo quando ci si occupa dei comportamenti individuali, ma soprattutto quando si vogliono indagare i comportamenti sociali che emergono nell’interazione tra due o più individui. È proprio grazie alle tecniche di analisi cinematica sopra presentate che, oltre alla descrizione dettagliata del movimento e delle sue componenti, è possibile anche determinarne l’intenzionalità sottostante: vedremo come lo studio della dimensione sociale del comportamento attraverso il movimento di raggiungimento e prensione sia un mezzo prezioso per una più approfondita comprensione della cognizione sociale. Verranno di seguito discussi gli aspetti essenziali relativi alla cooperazione, alla competizione e alla comunicazione in relazione a questo ambito di ricerca.

3.2 Cooperazione e competizione

Nel precedente capitolo la cooperazione è stata definita come un’azione, un comportamento o una serie di comportamenti messi in atto nei confronti di un individuo o di un gruppo di altri individui, finalizzati a facilitare o a rendere possibile il raggiungimento di scopi e obiettivi condivisi dalle parti (West et al., 2007). All’opposto, la competizione implica comportamenti volti a primeggiare rispetto a un avversario nella conquista di una risorsa o nel raggiungimento di un obiettivo. Analizzando dettagliatamente queste affermazioni, a ragione ci si potrebbe chiedere come si possa di fatto conoscere quali scopi e quali obiettivi siano alla base delle azioni e dei comportamenti degli altri: una delle risposte deriva dalle informazioni trasmesse dal movimento del corpo. Esso, infatti, negli esseri umani così come negli animali sociali, permette di interpretare e predire le azioni e le intenzioni degli altri (Manera et al., 2011) e questo è essenziale per la buona riuscita delle interazioni sociali (Frith e Frith, 2006). I

movimenti del corpo possono veicolare numerosi tipi di informazione: ad esempio, se osservassimo una persona nell'atto di prendere la mira per lanciare una freccia verso il bersaglio, potremmo predire la posizione in cui la freccia si fermerà (Knoblich e Flach, 2001); analogamente, osservando il movimento di un attore nell'atto di sollevare una scatola, si potrebbe intuire se egli ci sta ingannando circa il reale peso della scatola (Runeson e Frykholm, 1983; Grèzes et al., 2004). Questi esempi mostrano che, in alcune circostanze, il movimento del corpo o di una sua parte è sufficiente per permetterci di formulare giudizi riguardo ai *pattern* di movimento e all'intenzionalità motoria dell'altro (Manera et al., 2011), e questo avviene anche quando è il movimento di raggiungimento e prensione ad essere osservato. Infatti, come accennato, il modo in cui ci avviciniamo ad un oggetto e lo afferriamo cambia in base a come vogliamo utilizzarlo (Ansuini et al., 2006; Becchio et al., 2008a): immaginiamo di avere dinanzi a noi una palla, che prontamente raggiungiamo e prendiamo; possiamo mettere in atto un'azione individuale (Georgiou et al., 2007) come lanciarla, farla rimbalzare, spostarla in un altro luogo; ma l'azione che metteremo in campo con questo oggetto può venire influenzata anche dalla nostra intenzione sul piano sociale: ad esempio, possiamo cooperare con un nostro compagno di squadra o competere contro un avversario (Georgiou et al., 2007).

I comportamenti cooperativi e competitivi, conformandosi come specifiche modalità interattive sociali, per essere messi in atto coerentemente rispetto a quanto sta avvenendo nel contesto, necessitano di una preliminare lettura e previsione dell'azione degli altri (Becchio et al., 2010). A questo proposito, la letteratura scientifica disponibile riporta che l'incorporazione della pianificazione dell'azione dell'altro nella propria è vantaggiosa soltanto nei contesti cooperativi, i quali inducono gli individui coinvolti a correggere e adattare i tempi delle loro azioni in tempo reale al fine di raggiungere un risultato comune (Sebanz e Knoblich, 2009) e condiviso con il *partner*; nei contesti competitivi, invece, sembra essere maggiormente vantaggioso non mettere in atto questo processo, in quanto esso rallenterebbe le risposte dei contendenti e, di conseguenza, la qualità e l'efficienza della loro prestazione competitiva (De Brunijn et al., 2008).

L'influenza che il tipo di contesto (individuale/sociale, cooperativo/competitivo) esercita nella cinematica del movimento di raggiungimento e prensione è stato approfondito da una serie di esperimenti condotti da Georgiou e collaboratori (2007): nella prima condizione sperimentale, due soggetti dovevano compiere l'azione di afferrare un oggetto ciascuno e cooperare per congiungerli in una specifica configurazione al centro del piano di lavoro; nella seconda condizione sperimentale, i due partecipanti dovevano competere al fine di posizionare il proprio oggetto per primi al centro del piano di lavoro. La stessa azione presentava una

differenza nel *pattern* del movimento in base a se era compiuta individualmente o preparata per una successiva interazione sociale; inoltre, essa mostrava caratteristiche cinematiche differenti in base alle intenzioni sottostanti che la motivavano (Georgiou et al., 2007). Più in dettaglio, se l'intenzione era cooperativa si evidenziava un movimento in generale più lento rispetto al contesto competitivo, il quale non richiedeva particolare accuratezza e precisione. Pertanto, gli autori conclusero che la cinematica del movimento di raggiungimento e prensione rispecchia la natura cooperativa o competitiva del compito in esecuzione, suggerendo l'esistenza di specifici *pattern* motori che riflettono l'intenzione di agire in contesti sociali (Georgiou et al., 2007).

Un interessante lavoro condotto da Castiello e collaboratori (2010) ha dimostrato che l'intenzionalità motoria è visibile già nei feti: grazie a ricerche che si sono occupate dello studio del movimento nei feti gemelli, in particolare, è stato possibile indagare l'ipotesi del contatto e dell'interazione sociali nell'ottica di propensioni orientate all'altro già prima della nascita. In altre parole, ciò che gli autori intendevano verificare era se tali scambi fossero il risultato di una embrionale pianificazione motoria, escludendo così il fatto che essi fossero semplicemente una conseguenza inevitabile scaturita dalla prossimità spaziale dei feti *in utero* (Castiello et al., 2010). Aspettandosi *pattern* specifici legati all'intenzionalità sociale dell'azione messa in atto, gli autori analizzarono la cinematica del movimento di cinque coppie di feti gemelli (Castiello et al., 2010). L'ipotesi era che, qualora il loro contatto riflettesse una sottostante pianificazione dell'azione, le differenze nella cinematica si sarebbero dovute riscontrare tra i movimenti indirizzati al feto gemello e quelli diretti al sé (verso la bocca e la regione oculare) o alla parete dell'utero (Castiello et al., 2010). Utilizzando specifiche strumentazioni e metodologie già impiegate in precedenti studi di analisi del movimento (Kurjak et al., 2003), venne rilevato che tali contatti precoci non avvenivano accidentalmente o per semplice prossimità spaziale, ma come conseguenza di una pianificazione motoria: in particolare, la durata del movimento e il tempo di decelerazione erano più lunghi nei movimenti orientati al feto gemello rispetto a quelli diretti al sé o alla parete dell'utero, indipendentemente dal periodo di gestazione considerato (Castiello et al., 2010). Inoltre, il fatto che nel campione analizzato ogni feto trattasse il gemello come uno speciale tipo di *target* suggerisce che nelle gravidanze gemellari il controllo motorio si prolunga nel tempo al fine di incorporare l'informazione globale del contesto e delle stimolazioni che in esso hanno luogo (Castiello et al., 2010). Queste scoperte hanno provato che la pianificazione e il controllo dell'azione si modificano in relazione al contesto individuale (Zoja et al., 2007) o sociale, disconfermando l'idea tradizionale che descriveva il comportamento motorio del feto solo in termini di movimento riflesso e non di vera e propria azione (Hofsten, 2009).

Come si evince dalle ricerche presentate, il movimento è un elemento fondamentale per veicolare le informazioni sociali utili alla comprensione e alla previsione dell'intenzionalità sottostante l'azione degli individui. Non solo: che i profili cinematici nei feti gemelli rivelino un'intenzionalità e una pianificazione motorie sottostanti nonostante un sistema nervoso non ancora completamente sviluppato sono elementi che aprono le porte alla curiosa possibilità che anche altri organismi non dotati di sistema nervoso e di strutture superiori atte all'esecuzione di movimenti possano mostrare intenzionalità motoria in base al contesto e alle stimolazioni ambientali.

3.3 Il movimento nelle piante

Attraverso un'analisi della letteratura scientifica disponibile, nel primo capitolo è stato dimostrato che le piante possono essere considerate a tutti gli effetti agenti cognitivi capaci di ricavare informazioni dall'ambiente circostante, elaborarle ed utilizzarle per difendersi, comunicare, cooperare, competere, etc. Nel secondo capitolo si è visto come il movimento, in particolare quello di raggiungimento e prensione, sia un indicatore prezioso per la misurazione e la comprensione delle abilità cognitive sia individuali che sociali. Pertanto, lo studio e l'analisi del movimento delle piante in contesti individuali e sociali si rivelano utili per l'approfondimento di questo aspetto.

Le piante, essendo ancorate al suolo, possono sembrare all'apparenza immobili e passive: in realtà, esse sono capaci di mettere in atto una grande varietà di movimenti. Le prime osservazioni a tale riguardo provengono dai Darwin (1880), i quali individuarono due principali categorie di movimento comuni a tutti gli organismi vegetali: i *movimenti tropici* (orientati in direzione dello stimolo ambientale esterno) e i *movimenti nastici* (la cui direzione è indipendente dallo stimolo ambientale esterno; Darwin e Darwin, 1880). Un esempio di movimento tropico è fornito dal *fototropismo*: come sopra accennato, esso è una risposta alla luce blu, la quale influisce sensibilmente sulla morfogenesi delle piante, condizionandone la fioritura e alterandone la crescita e lo sviluppo (Pedmale et al., 2010). Un processo simile è l'*eliotropismo*, movimento che avviene in risposta alla luce del sole, la quale stimola la rotazione della pianta o di alcune sue parti nell'arco della giornata: contrariamente a quanto si possa pensare, nella pianta di girasole (*Helianthus annuus* L.) non è il fiore a seguire il sole, ma le sue foglie, le quali si orientano perpendicolarmente ai raggi durante il giorno al fine di aumentare l'irradiazione delle foglie stesse massimizzando la fotosintesi (Lang e Begg, 1979);

diversamente, nel ranuncolo (*Ranunculus adoneus* L.) sono i fiori a seguire effettivamente il sole: essi ne ricevono il calore, che viene trasmesso agli insetti impollinatori permettendo loro di rendere più efficace il loro volo nell'aria fredda e di raggiungere altre piante per l'impollinazione (Stanton e Galen, 1989). Un altro esempio di movimento tropico è il *gravitropismo*: la pianta, orientando la propria crescita secondo la direzione della gravità, è in grado di far crescere le proprie radici verso il basso (*gravitropismo positivo*), acquisendo così l'acqua e i minerali presenti nel suolo e necessari alla sua sopravvivenza; inoltre, essa cresce verso l'alto (*gravitropismo negativo*) estendendo il proprio stelo al fine di fotosintetizzare (Sack, 1991).

I movimenti nastici, al contrario di quelli tropici, sono movimenti il cui orientamento è determinato solamente dalla struttura dell'organo vegetale coinvolto (Crombie, 1962) e non dalla fonte della stimolazione. Un esempio di questo tipo di movimento è la *termonastia*: le foglie o i fiori, essendo sensibili alle variazioni anche minime di temperatura (1-2° C), si adattano ad esse sviluppandosi anche quando ciò non sarebbe "previsto", curvando i petali verso l'esterno in caso di aumento di temperatura e verso l'interno in caso di diminuzione di temperatura (Crombie, 1962). Un altro esempio di movimento nastico è la *fotonastia*, provocata dalle variazioni di illuminazione che si alternano ritmicamente durante il giorno. Tali movimenti riguardano sia organi in fase di crescita che organi già adulti, e possono essere collegati alla termonastia (Tanaka et al., 1989): in base al momento della giornata, infatti, possono essere osservati movimenti differenti nell'apertura e nella chiusura dei fiori, nell'innalzamento o nell'abbassamento delle foglie, nell'incurvamento dei petali, etc. Infine, i movimenti provocati da uno stimolo meccanico (come un evento traumatico o un urto) prendono il nome di *movimenti seismonastici*: uno dei più conosciuti, come già discusso, è quello della chiusura delle foglie nella pianta di sensitiva (*Mimosa pudica* L.) non appena essa viene toccata. Il meccanismo alla base di questo movimento, che varia in relazione all'intensità dello stimolo, è attivato dal segnale elettrico prodotto dallo stimolo meccanico stesso; questo segnale, se in un primo momento interessa la sola foglia toccata, si propaga con rapidità da cellula a cellula, portando alla chiusura di tutte le foglie della pianta.

Accanto a questi movimenti, i quali variano in base alle caratteristiche della specie e dell'ambiente, vi è un movimento universale, riguardante cioè tutte le piante, chiamato *circumnutazione* (Darwin e Darwin, 1880), che consiste nel movimento oscillatorio e circolare attraverso il quale il fusto e gli altri organi, durante la crescita, ruotano intorno ad un asse centrale delineando un'ellisse più o meno regolare (Stolarz, 2009). Questo tipo di movimento è ben visibile nelle piante rampicanti (Darwin e Darwin, 1880; Brown, 1993; Larson, 2000),

che, a causa della loro struttura morfologica sottile, necessitano di un supporto esterno al quale aggrapparsi al fine di potersi sviluppare in verticale e accedere così alla luce indispensabile per la loro sopravvivenza (Hutchings e De Kroon, 1994; Gianoli e Carrasco-Urra, 2014): infatti, gli individui che riescono a trovare un adeguato supporto ottengono maggiori vantaggi in termini di *fitness* rispetto agli individui che rimangono prostrati (Gianoli, 2015) o ad una minore altezza.

Le piante rampicanti utilizzano delle strutture modificate della parte terminale di rami e foglie, di forma allungata e sottile (chiamati *cirri* o *viticci*), che consentono loro di potersi aggrappare ad esso. Queste strutture, come già osservato dai Darwin (1880), tendono ad assumere la forma di qualunque superficie con cui entrano in contatto: questa capacità di percepire progressivamente le caratteristiche del supporto, adattandosi ad esse, implica una appropriata programmazione del movimento (Darwin e Darwin, 1880; Trewavas, 2017; Wang et al., 2021). In altre parole, la selezione, la pianificazione e l'esecuzione iniziale del movimento, così come accade per gli animali, sembrano essere mediate anche nelle piante da una forma di intenzionalità che anticipa la risposta motoria e che in essa, successivamente, si manifesta (Ansuini et al., 2014).

3.3.1 Il movimento di afferramento nelle piante rampicanti

Queste caratteristiche relative al movimento, come discusso nel precedente capitolo, sono state specificatamente studiate grazie a tecniche di analisi cinematica nel movimento di raggiungimento e prensione umano e animale, il quale, per certi versi, può essere considerato analogo al movimento di raggiungimento e afferramento tipico delle piante rampicanti qui descritto (Simonetti et al., 2021). Infatti, partendo dal presupposto che esso implica una sottostante pianificazione dell'azione e che questa è regolata dagli stessi meccanismi di base, gli autori si sono chiesti se anche per le piante tale movimento possa variare in base alle proprietà intrinseche dell'oggetto da afferrare (Simonetti et al., 2021). Attraverso l'utilizzo di tecniche cinematiche e di filmati in *time-lapse* è stato quindi monitorato il comportamento di piante di pisello (*Pisum sativum* L.) cresciute in prossimità di un supporto (nella fattispecie, un palo di legno), rilevando come esse fossero in grado non solo di percepire la sua presenza nell'ambiente, ma anche di modulare la cinematica del movimento dei cirri in relazione alle caratteristiche del supporto stesso (Simonetti et al., 2021). In particolare, nella fase di avvicinamento (analogo alla fase di raggiungimento dell'oggetto nell'essere umano e nei primati non umani), il movimento dei cirri variava in relazione allo spessore dello stimolo (Guerra et al., 2019), mostrando una velocità media e massima significativamente maggiori

verso gli stimoli più sottili; inoltre, il tempo impiegato per raggiungere la velocità massima è minore quando il movimento è diretto verso gli stimoli più spessi; infine, il tempo necessario per raggiungere la massima apertura dei cirri diminuiva all'aumentare dello spessore del supporto (Simonetti et al., 2021). Questi risultati evidenziano che il comportamento motorio delle piante, così come quello degli esseri umani e degli animali, è adattivo, flessibile, anticipatorio e orientato all'obiettivo (Simonetti et al., 2021). Tale evidenza suggerisce inoltre che alla base dei comportamenti motori delle piante è presente una forma di percezione funzionale al processamento delle informazioni disponibili nell'ambiente. Questa capacità è stata dimostrata anche da uno studio in cui ad un gruppo di piante di pisello (*Pisum sativum* L.) sono stati presentati sia uno stimolo tridimensionale (un palo di legno) che uno stimolo bidimensionale (la riproduzione in immagine dello stesso palo di legno, attaccata alla parete della camera di crescita). I risultati mostrarono che nel primo caso i cirri modulavano la propria cinematica, modificando la loro apertura in relazione allo spessore dello stimolo; nel secondo caso, invece, non essendo possibile arrampicarsi allo stimolo, non sussisteva alcuna modulazione del movimento: infatti, la cinematica registrata era simile a quella osservata nelle condizioni in cui non era stato presentato alcuno stimolo (Guerra et al., 2019). Questi dati dimostrarono che le piante sono in grado di discriminare tra stimoli afferrabili e stimoli non afferrabili (Castiello e Guerra, 2021).

Se da un lato questi risultati sono paragonabili in termini di meccanismi di base a quelli osservabili negli esseri umani e nei primati non umani, a livello cinematico essi presentano sensibili differenze. Infatti, è stato ampiamente dimostrato che per gli animali gli stimoli di minori dimensioni richiedono una maggior accuratezza nella presa rispetto agli oggetti più grandi, e questo si traduce in una diminuzione della velocità nella fase di raggiungimento al fine di poterli afferrare adeguatamente e con maggior precisione (Napier, 1956; Bennett e Lemon, 1994; Castiello e Dadda, 2019). Il fatto che le piante osservate mostrino un *pattern* opposto di movimento può essere spiegato dalla maggior quantità di energia necessaria all'afferramento di stimoli più grandi: infatti, al fine di potersi aggrappare altrettanto efficacemente a questi, esse devono inevitabilmente aumentare la lunghezza dei cirri (Rowe et al., 2006) e potenziare le forze tensive per resistere alla gravità (Gianoli, 2015). Questi meccanismi confermano le scoperte di precedenti studi, i quali avevano dimostrato che le piante modificano strategicamente i punti di contatto quando si attorcigliano al supporto (Putz e Holbrook, 1991): infatti, una più ampia finestra temporale entro la quale poter raggiungere un supporto di maggiori dimensioni permette loro di correggere le traiettorie dei cirri e di

selezionare accuratamente i punti di contatto in modo da potersi aggrappare più saldamente ad esso (Simonetti et al., 2021) e non perdere la presa.

Un recente studio condotto da Ceccarini e collaboratori (2020) ha inoltre indagato, attraverso l'analisi cinematica, se nelle piante rampicanti fosse presente la tendenza "decisionale" di variare la velocità di movimento in relazione al grado di accuratezza richiesto dall'obiettivo (*speed-accuracy trade-off*, SAT; Woodworth, 1899; Fitts, 1954; Beamish et al., 2006). In altre parole, ciò che si voleva verificare era se esse ridimensionassero la velocità del proprio movimento in funzione alla maggiore o minore difficoltà nell'azione di afferramento dello stimolo *target* (Ceccarini et al., 2020). Monitorando il comportamento motorio di dieci piante di pisello (*Pisum sativum* var. *saccharatum* cv Carouby de Maussane), assegnate casualmente a condizioni sperimentali che differivano nella variabile "dimensione dell'oggetto *target*", gli autori rilevarono che la velocità media e massima nella circumnutazione dei cirri era maggiore quando le piante dovevano raggiungere e afferrare uno stimolo di minor diametro. L'analisi del tempo relativo al movimento, inoltre, mostrò che la sua diminuzione era direttamente proporzionale allo spessore dello stimolo: infatti, il tempo necessario all'afferramento diminuiva al diminuire del diametro dello stimolo ed aumentava all'aumentare del diametro dello stimolo (Ceccarini et al., 2020). Questi risultati documentano una maggior difficoltà per le piante nel raggiungere gli stimoli più spessi e attorcigliarsi ad essi: in base alle caratteristiche del compito e al fine di raggiungere uno specifico obiettivo, dunque, esse si rivelano capaci di modulare strategicamente la velocità ed il tempo del proprio movimento. Tale comportamento motorio è simile a quello osservato nell'essere umano (Beggs e Howarth, 1972; Drury, 1975) e in altre specie animali (Franks et al., 2003; Chittka et al., 2009; Heitz e Schall, 2012). Inoltre, analizzando la curvatura dei cirri nella fase di attorcigliamento, è stato dimostrato che l'angolo tra l'estremità del cirro e la tangente del supporto (angolo di contatto) rasenta lo zero quando lo stimolo è più sottile; per gli stimoli di diametro maggiore, invece, l'angolo di contatto tende ad aumentare, in quanto i cirri devono cercare di mantenere salda ed efficiente la propria presa (Goriely e Neukirch, 2006). Se questo non accade o se lo stimolo è troppo spesso, i cirri perdono la presa, indietreggiando ed arricciandosi su se stessi (Ceccarini et al., 2020): questo fenomeno spiega il motivo per cui nelle foreste pluviali la presenza di piante rampicanti tende a diminuire nelle regioni in cui prevalgono supporti di maggior diametro (Carrasco-Urra e Gianoli, 2009). Un'ultima considerazione riguardo questo studio è che nelle piante osservate appare evidente una preferenza, mantenutasi stabilmente nel corso dell'evoluzione, nell'aggrapparsi a supporti di minor diametro (Darwin, 1875; Putz e Holbrook, 1992; Ceccarini et al., 2020).

La preferenza delle piante verso determinate tipologie di stimolo era già stata osservata da Darwin (1875), il quale dimostrò come esse fossero in grado di discriminare tra stimoli adatti o meno allo scopo: nel primo caso si trattava di stimoli di diametro e dimensione minori, mentre nel secondo caso si trattava di stimoli troppo spessi o troppo lisci (Darwin, 1875; Gianoli, 2015) per poter essere afferrati efficacemente. Uno studio condotto su piante di bignonia capreolata (*Bignonia capreolata* L.) ha rilevato come esse mostrassero inizialmente il tipico movimento oscillatorio verso lo stimolo presentato; quando però percepivano che esso non era adatto allo scopo (si trattava infatti di un bastone di vetro, perciò liscio) mettevano in atto un movimento irregolare, come per cercare nell'ambiente circostante un supporto più adeguato (Darwin, 1875). In un esperimento successivo, in presenza di una lastra di zinco annerito con funzione di supporto, fu osservato che i cirri inizialmente si incurvavano verso l'estremità della lastra, ma in breve tempo modificavano visibilmente il loro movimento, "indietreggiando" e raddrizzandosi come per correggere la decisione errata precedentemente presa (Darwin, 1875). Inoltre, in una serie di esperimenti con piante di morella rampicante (*Solanum dulcamara* L.) fu osservato che esse si attorcigliavano attorno a supporti di 3 mm di diametro, ma non attorno a supporti di 5 o 6 mm di diametro (Darwin, 1875).

Le scoperte di Darwin furono confermate anche in altre piante da numerosi studi successivi: ad esempio, i cirri della pianta di passiflora (*Passiflora* L.) mostrano circumnutazioni molto flessibili quando sono nell'atto di ricercare un supporto nell'ambiente circostante (Baillaud, 1962). Al fine di osservare questo specifico movimento, in un esperimento condotto da Baillaud (1962), quando i cirri si avvicinavano al supporto presente, questo veniva spostato da una posizione all'altra, ottenendo come diretta conseguenza il fatto che i cirri, parallelamente, modificavano il loro movimento di circumnutazione in modo da poter "seguire" il supporto (Baillaud, 1962). In un altro esperimento, Runyon e colleghi (2006) osservarono che le piante di cuscuto (*Cuscuta pentagona* Engelm.) mostrano la capacità di individuare, attraverso il riconoscimento di sostanze chimiche volatili, la presenza di piante ospiti, e dirigono il proprio movimento verso queste ultime; inoltre, esse sono in grado di distinguere le diverse specie di piante ospiti, come il pomodoro (*Lycopersicon esculentum* Mill.) e la canna di vetro (*Impatiens walleriana* Hook.f.), scegliendo tra esse quale, in quel momento, è più appropriata allo scopo di garantire la propria sopravvivenza (Runyon et al., 2006).

3.3.2 L'intenzionalità motoria nelle piante

Nonostante queste evidenze, sembra non essere ancora possibile spiegare come i fenomeni di individuazione, riconoscimento e scelta del supporto abbiano luogo nelle piante, influenzandone il movimento. Sebbene, dunque, non sia ancora possibile fornire un'esatta spiegazione del funzionamento dei meccanismi che permettono alle piante rampicanti di percepire le differenze tra le caratteristiche intrinseche degli stimoli, come appunto la loro dimensione e il loro spessore, ciò che risulta evidente da questi studi è che il movimento delle piante non è conseguenza di un rapporto causa-effetto, né un semplice comportamento riflesso: esso è frutto di un'abilità di pianificazione e di esecuzione flessibile e anticipatoria (Calvo e Friston, 2017; Ceccarini et al., 2020). Infatti, come abbiamo visto, le piante sembrano mostrare la complessa capacità di ricavare e valutare le informazioni disponibili nell'ambiente circostante e mettere di conseguenza in atto una risposta comportamentale finalizzata (Castiello e Guerra, 2021). In altre parole, anche il comportamento motorio delle piante, così come quello umano e animale, sembra produrre risposte differenti in base all'intenzionalità sottostante volta al raggiungimento dell'obiettivo (Wang et al., 2021).

Questo presupposto è un importante punto di partenza per sempre più approfondite ricerche scientifiche nell'ambito della cognizione vegetale, le cui evidenze confermano che le piante riescono a processare le informazioni relative al supporto al quale si aggrapperanno, e che esse sono capaci di correggere strategicamente il proprio movimento in modo flessibile, attuando *pattern* motori più cauti nel caso di compiti di precisione, esattamente come accade per gli esseri umani (Ceccarini et al., 2021). In quest'ottica, le piante possono essere considerate organismi intelligenti in grado di modificare intenzionalmente il proprio comportamento al fine di aumentare le possibilità in termini di sopravvivenza (Trewavas, 2017; Castiello, 2021). Infatti, in generale un atto si può dire intenzionale quando si verifica a livello endogeno (perciò non come diretta risposta ad uno stimolo esterno), quando non vi è la presenza di costrizioni esterne che controllano direttamente l'esecuzione dell'azione messa in atto da un soggetto, e quando l'azione è iniziata, portata avanti e conclusa per propria libera iniziativa e decisione (Libet, 1985). Gli studi presentati circa il movimento intenzionale di afferramento nelle piante rampicanti soddisfa tutti questi criteri, rivelandosi in linea con la definizione di Libet (1985): infatti, le piante rampicanti si orientano verso un supporto e scelgono di attorcigliarsi ad esso sulla base di "spinte" endogene al fine di potersi sviluppare in verticale e raggiungere la luce di cui hanno bisogno; se lo stimolo, per le sue caratteristiche, non soddisfa tale necessità, esse sono in grado di cambiare morfologia e direzione. Le piante rampicanti, inoltre, modulano spontaneamente e per natura il loro movimento di circumnutazione, e interagiscono con

l'ambiente e con le altre piante vicine senza essere obbligate da costrizioni esterne. Infine, il loro comportamento motorio è libero: infatti, esse sono capaci di interrompere il processo di raggiungimento e afferramento del supporto quando quest'ultimo non si rivela adatto allo scopo, ricercando nell'ambiente circostante uno stimolo più adeguato (Wang et al., 2021).

Queste scoperte, dunque, contribuiscono alla costruzione di una solida teoria della cognizione vegetale (Calvo Garzón, 2007; Segundo-Ortin e Calvo, 2019; Parise et al., 2020): le piante, infatti, per molto tempo sono state escluse da tale campo di ricerca in quanto non erano considerate veri e propri agenti cognitivi. Questa visione poggiava sul fatto che esse mancano di sistema nervoso centrale (SNC) e dell'organizzazione sensomotora, caratteristiche esclusive del mondo animale (Garzón e Keijzer, 2009). Gli studi presentati, tuttavia, dimostrano che esse sono a tutti gli effetti capaci di interagire con l'ambiente circostante, integrare segnali interni ed esterni, manifestare comportamenti finalizzati complessi e raggiungere obiettivi volti alla salvaguardia della loro sopravvivenza. Pertanto, sebbene le piante siano ancorate al suolo e non dispongano di quei requisiti che, secondo la prospettiva tradizionale (Adams, 2018), erano considerati necessari per agire con cognizione, i loro comportamenti motori intenzionali e mirati presentano caratteristiche simili a quelli messi in atto dagli animali (Guerra et al., 2019). Complessivamente, quindi, i dati rilevati dalle ricerche e dagli studi presentati supportano l'ipotesi che piante e animali abbiano evoluto e mantenuto, nel corso della loro storia, meccanismi basati su strumenti comuni provenienti dai nostri antenati unicellulari (Simonetti et al., 2021), sebbene la loro modalità di adattamento sulla Terra sia dipesa da un *set* di cellule, organi e tessuti molto diverso tra i due regni.

A fronte di quanto affrontato in questi capitoli, dunque, l'ipotesi che le piante siano veri e propri agenti cognitivi al pari di esseri umani e primati non umani è stata ampiamente esplorata e confermata empiricamente sotto più punti di vista: è stato infatti dimostrato che, a livello individuale, esse sono in grado di percepire gli stimoli sensoriali provenienti dall'ambiente, elaborarli, ricordarli, trarre le informazioni utili da utilizzare e prendere decisioni. Inoltre, esse dispongono di sottili abilità sociali, come la capacità di comunicare, cooperare e competere. Ancora, esse sono capaci non solo di produrre diversi tipi di movimento, ma anche di anticipare e programmare l'azione con un certo grado di flessibilità, rallentandola o velocizzandola in base alle diverse variabili in gioco (come dimensione, spessore e materiale dello stimolo) e interrompendola qualora essa non risultasse funzionale al proprio scopo. Questa capacità denota, come emerso dai numerosi studi presentati, un'intenzionalità motoria sottostante che fino a qualche decennio fa era attribuita soltanto agli organismi dotati di SNC.

Se l'intenzionalità motoria è stata finora discussa in relazione al comportamento individuale delle piante, nel prossimo capitolo presenterò, attraverso la mia ricerca e l'analisi cinematica del movimento di raggiungimento e afferramento, le risposte motorie in contesti individuali (costituiti cioè da una sola pianta che si orienta verso lo stimolo per aggrapparsi) e in contesti sociali (situazioni in cui, dato un unico stimolo, coppie di piante da esso equidistanti si muovono al fine di raggiungerlo e aggrapparsi ad esso). Verranno analizzati i dati ricavati dalle registrazioni cinematiche utilizzando l'approccio bayesiano e, nell'ultima sezione, saranno discussi i risultati ottenuti.

CAPITOLO 4

LA MIA RICERCA

LE INTENZIONI MOTORIE NELLE PIANTE: UNO STUDIO CINEMATICO

4.1 Ipotesi sperimentali

La letteratura scientifica attualmente disponibile, come abbiamo visto, porta numerose evidenze empiriche circa le capacità cognitive delle piante. Attraverso una prima panoramica sul movimento di raggiungimento e prensione negli esseri umani e nei primati non umani, il mio lavoro si è successivamente focalizzato sullo studio dell'analogo movimento di afferramento prodotto dalle piante rampicanti, scoprendo come, nonostante l'assenza di sistema nervoso, alla sua base sembra esservi intenzionalità. Essa implica la programmazione e la pianificazione di un'azione orientata ad uno specifico obiettivo e si manifesta nella messa in campo di risposte motorie differenti a seconda delle diverse variabili presenti nell'ambiente.

Lo scopo della presente ricerca, pertanto, è quello di approfondire l'aspetto dell'intenzionalità motoria vegetale prendendo in esame specifici contesti: l'intento è quello di indagare se la cinematica del movimento di raggiungimento e afferramento, i cui parametri saranno meglio specificati di seguito, presenta differenze tra una condizione individuale (in cui ad orientarsi verso il supporto è una sola pianta) e una condizione sociale (in cui ad orientarsi verso il supporto sono due piante). Inoltre, all'interno della condizione sociale, si andrà ad analizzare l'attesa differenza nella cinematica del movimento delle due piante agenti.

L'ipotesi sottostante è che, data la necessità per le piante rampicanti di aggrapparsi ad un supporto al fine di potersi sviluppare in verticale e sopravvivere, esse mettano in atto risposte motorie sensibilmente diverse qualora si trovino ad agire "indisturbate" (condizione "Individuale") o a "contendersi" con un altro individuo il supporto presente (condizione "Sociale").

Ciò che ci si attende è che, conservando le medesime caratteristiche del supporto nelle due condizioni e variando soltanto il contesto (individuale e sociale), otterremo delle variazioni nella cinematica che dimostreranno come, anche negli organismi vegetali, mantenendo inalterate le caratteristiche dello stimolo, si ottengano risposte differenti, e quindi *pattern* motori differenti, sulla base dell'intenzionalità sottostante all'azione: quella di agire in un contesto individuale o in un contesto sociale.

Inoltre, per quanto riguarda le differenze nella cinematica del movimento della coppia di piante coinvolta nella condizione "Sociale", l'ipotesi è che si registrino due *pattern* motori

opposti che caratterizzano il comportamento delle due piante. In particolare, ci si aspetta che la pianta che raggiungerà per prima il supporto aggrappandosi ad esso (pianta “winner”, vincente) sarà più reattiva e veloce, e il suo movimento sarà diretto al supporto; diversamente, la pianta che non riuscirà ad afferrare il supporto (pianta “loser”, perdente) mostrerà un comportamento più passivo, movimenti più lenti e una distanza maggiore dal supporto stesso.

4.2 Soggetti

Per lo studio sono state scelte 24 piante di pisello (*Pisum sativum var. saccharatum* cv Carouby de Maussane), come presentato in Tabella 1. I semi sono stati selezionati, invasati e mantenuti nelle condizioni illustrate di seguito. Le piante sono state assegnate casualmente alle condizioni sperimentali.

Tabella 1 – descrizione del campione

	Condizioni sperimentali	
	Sociale	Individuale
N°	16	8
Periodo di germinazione	6	6

Nota. Il periodo di germinazione è espresso in giorni.

4.3 Metodi e strumenti

Stimoli

Lo stimolo, ovvero il supporto inserito nell’ambiente al quale le piante si sarebbero potute aggrappare, è un palo di legno alto 60 cm e di diametro 1.2 cm (Figura 1). La parte interrata è di 7 cm, mentre la parte sopra il livello del suolo è di 53 cm. Esso è posizionato frontalmente a 12 cm dal primo palco di foglie della pianta.

Condizioni sperimentali

Sono state considerate due condizioni sperimentali (Figura 1): (i) condizione “Individuale”, nella quale la pianta è cresciuta da sola dentro il vaso; (ii) condizione “Sociale”, nella quale due piante sono cresciute insieme nello stesso vaso. I trattamenti sono stati replicati otto volte, assegnandoli casualmente alle otto camere di crescita.

Condizioni di germinazione e crescita

I semi sono stati fatti germogliare in carta assorbente per sei giorni; successivamente, le piante di uguali dimensioni sono state trapiantate. A seconda della condizione sperimentale, sono stati usati due tipi di vasi cilindrici: per la condizione “Individuale” un vaso di 20 cm di diametro e 20 cm di altezza; per la condizione “Sociale” un vaso di 30 cm di diametro e 14 cm di altezza. I vasi sono stati riempiti di sabbia silicea (tipo 16SS, dimensione 0.8/1.2 mm, peso 1.4).

All’inizio di ogni trattamento, la terra nei vasi per la condizione “Individuale” è stata annaffiata e fertilizzata usando una soluzione nutritiva (Murashige and Skoog Basal Salt Micronutrient Solution; 10x, liquido, plant cell culture tested: SIGMA Life Science); nella condizione “Sociale”, sia la quantità di terra che la soluzione nutritiva sono state raddoppiate in modo da mantenere le stesse condizioni di fertilizzazione per le due piante.

Le piante sono state annaffiate tre volte a settimana. Ogni vaso è stato inserito in una camera di crescita (Cultibox SG combi 80x80x160 cm) in modo che le piante potessero crescere in ambiente controllato. La temperatura dell’aria nelle camere è stata impostata a 26° C; la cappa aspirante è stata dotata di un termoregolatore (TT125; diametro 125 mm; ventilazione max 280 MC/H) ed è stato predisposto un ventilatore per l’entrata dell’aria (Blauberg Tubo 100 – 102m³/h).

La combinazione delle due ventole ha permesso una costante aerazione delle camere di crescita, con un tempo di permanenza medio dell’aria di 60 secondi. La ventola è stata posizionata in modo che il movimento dell’aria non influenzasse il movimento delle piante.

Le piante sono cresciute con un fotoperiodo di 11.25 ore (dalle 5.45 alle 17) sotto una lampada a led bianco freddo (V-TAC innovative LED lighting, VT-911-100W, Des Moines, IA, USA o 100W Samsung UFO 145lm/W – LIFUD), che è stata posizionata a 50 cm sopra ogni vaso. La densità della luce a 50 cm sotto la lampada in corrispondenza della pianta era di 350 $\mu\text{mol}_{\text{ph}}\text{m}^2\text{s}$ (quantum sensor LI-190R, Lincoln, Nebraska USA). Il rivestimento riflettente

Reflective Mylar® delle pareti della camera ha permesso una miglior uniformità nella distribuzione della luce (Figura 1).

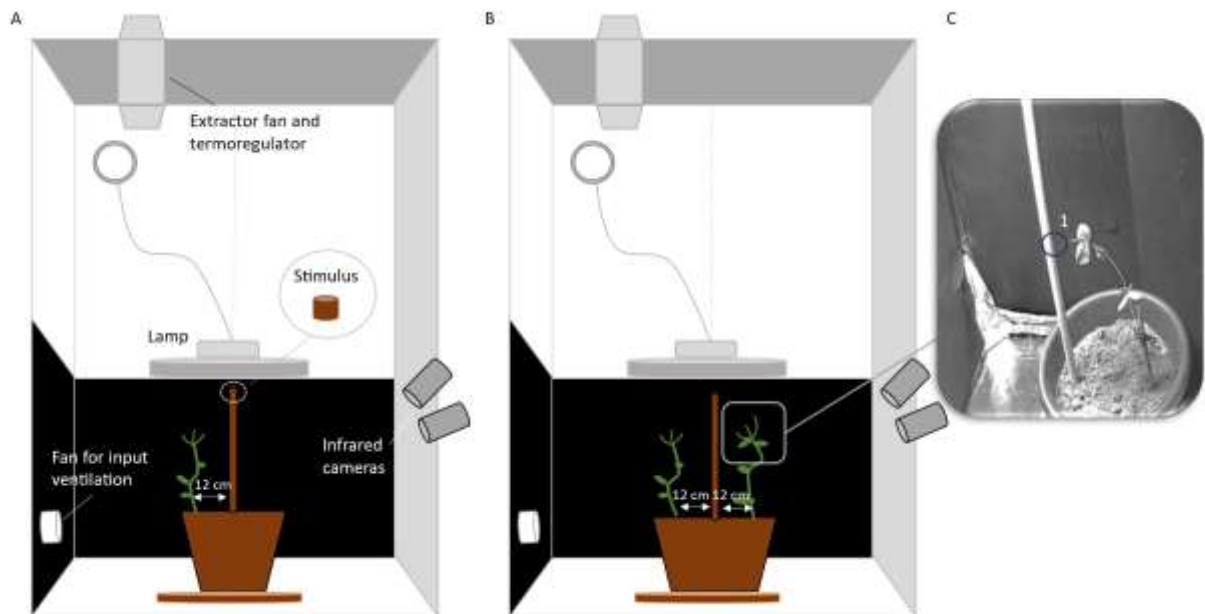


Figura 1. Rappresentazione grafica del set sperimentale per la condizione individuale (A) e per la condizione sociale (B). Il *call-out* rappresenta il riferimento anatomico (il circo) che sarà considerato per l'analisi cinematica (C).

4.4 Acquisizione ed elaborazione dei dati

Registrazione dei video e analisi dei dati

Per ogni camera di crescita, due videocamere RGB a infrarossi (IP 2.1 Mpx outdoor varifocal IR 1080P) sono state posizionate a 110 cm sopra il livello del suolo, a 45 cm di distanza, in modo da registrare immagini della pianta. Le videocamere sono state collegate via cavo Ethernet a un *router* a 10 porte (D-link Dsr-250n), connesso in *Wi-Fi* ad un PC; l'acquisizione dei *frame* e il processo di salvataggio sono stati controllati dal *software* CamRecorder (Ab.Acus s.r.l., Milan, Italy).

Per massimizzare il contrasto tra i riferimenti anatomici delle piante di pisello (ad esempio, i cirri) e lo sfondo, sono stati fissati pannelli in feltro e velluto neri in alcune aree delle pareti delle camere, e lo stimolo di legno è stato reso più scuro con del carbone.

I parametri intrinseci, estrinseci e la distorsione delle lenti di ogni videocamera sono stati valutati utilizzando l'*app* Matlab Camera Calibrator. L'estrazione dei dati dalle singole immagini è stata eseguita scattando 20 fotografie di una griglia a scacchiera (dimensione dei

quadrati: 18 mm; 10 colonne, 7 righe) da diversi angoli e distanze in condizioni naturali di luce non diretta.

Per la calibrazione delle immagini stereo, la stessa griglia a scacchiera usata per la calibrazione di ogni videocamera è stata posizionata al centro della camera di crescita. Le fotografie sono state scattate dalle due videocamere per estrarre i parametri della calibrazione stereo.

In linea con il protocollo sperimentale, un *frame* veniva acquisito sincronicamente dalle due videocamere ogni 3 minuti (frequenza 0.0056 Hz). Un *software ad hoc* (Ab.Acus s.r.l., Milan, Italy), sviluppato in Matlab, è stato usato per posizionare i *marker*, tracciare la loro posizione *frame* dopo *frame* nelle immagini acquisite dalle due videocamere, e ricostruire infine la loro traiettoria in 3D.

È stato studiato lo sviluppo dei cirri dal palco di foglie considerato. Nei casi in cui la pianta è riuscita ad aggrapparsi (*grasping*) allo stimolo, la foglia aggrappata è stata analizzata. Quando invece non si è verificato il movimento di *grasping*, è stato esaminato l'ultimo palco di foglie a partire dal basso.

È stato definito che il *frame* iniziale era quello nel quale i cirri della foglia considerata erano visibili dall'apice; il *frame* nel quale i cirri hanno iniziato ad attorcigliarsi attorno allo stimolo, o il *frame* nel quale la pianta cadeva, era il *frame* in cui il movimento della pianta era considerato terminato.

I *marker* nei riferimenti anatomici di interesse, vale a dire le estremità dei cirri, sono stati inseriti *post-hoc* (Figura 1B). Essi sono stati posizionati anche nello stimolo (sia nel suo punto più basso che nel suo punto più alto), nell'origine (alla base della pianta), nella seconda foglia e nell'internodo.

Le procedure di *tracking* sono state inizialmente eseguite automaticamente usando l'algoritmo Kanade-Lucas-Tomasi (KLT) per i *frame* acquisiti da ogni videocamera, dopo aver rimosso le eventuali distorsioni. La digitalizzazione è stata verificata manualmente dagli sperimentatori, che hanno controllato la posizione dei *marker frame by frame*. La traiettoria 3D di ogni *marker* tracciato è stata calcolata triangolando le traiettorie 2D ottenute dalle due videocamere.

Variabili dipendenti

Le variabili dipendenti, specificatamente adottate per testare le nostre ipotesi sperimentali sulla base di precedenti studi di cinematica sul movimento di raggiungimento e prensione nelle piante di pisello (Simonetti et al., 2021) e sull'intenzionalità motoria negli esseri umani (Georgiu, 2007, Becchio, 2008) sono: 1. le traiettorie spaziali dei riferimenti considerati; 2. la durata del movimento; 3. la velocità massima dei cirri; 4. la percentuale di tempo nel quale la velocità massima dei cirri è stata raggiunta durante la circumnutazione; 5. la durata media delle circumnutazioni; 6. la distanza del centro della circumnutazione dallo stimolo.

4.5 Analisi statistiche

Le analisi statistiche sono state eseguite utilizzando l'approccio bayesiano. Lo scopo di questa valutazione è quello di assegnare credibilità a una distribuzione di possibili valori dei parametri (distribuzione a posteriori), compatibili con i dati osservati, generando un ampio numero di campioni usando il metodo "Catena di Markov Monte Carlo" (MCMC). Successivamente, il 95% degli intervalli di alta densità (95% HDI) vengono calcolati per definire quali punti nella distribuzione sono più credibili, e quali coprono la maggior parte della distribuzione (per una rassegna: Kruschke, 2013).

Nel presente studio sono stati eseguiti T-test bayesiani riguardo alle diverse variabili per confrontare le medie della condizione "Sociale" (μ_{social}) e della condizione "Individuale" ($\mu_{\text{individual}}$). Inoltre, all'interno della condizione "Sociale", sono state comparate le medie dei gruppi "Winner" (μ_{winner}) e "Loser" (μ_{loser}). A questo scopo, utilizzando il modello BEST (Bayesian ESTimation in sostituzione al T-test), implementato da Kruschke (2013), è stata calcolata la differenza (β) tra la media delle condizioni "Sociale" e "Individuale", ed è stata comparata la credibilità di $\beta > 0$ con $\beta < 0$. Tutte le analisi statistiche sono state eseguite utilizzando il programma di elaborazione "R" (R Core Team, 2014) e le impostazioni predefinite dei pacchetti BEST (Meredith e Kruschke, 2021), specificando le *priors* fornendo una lista sulla base dei precedenti studi (Meredith e Kruschke, 2021).

4.6 Risultati

4.6.1 Risultati qualitativi

Per tutte le piante, il cirro ha mostrato un *pattern* di crescita caratterizzato da circumnutazione (Figura 2A-C). Considerando la condizione “Sociale”, le piante “perdenti”, ovvero quelle che non riescono ad aggrapparsi al supporto, hanno mostrato un *pattern* di circumnutazione lungo l’asse verticale, senza manifestare alcun orientamento verso lo stimolo (Figura 2).

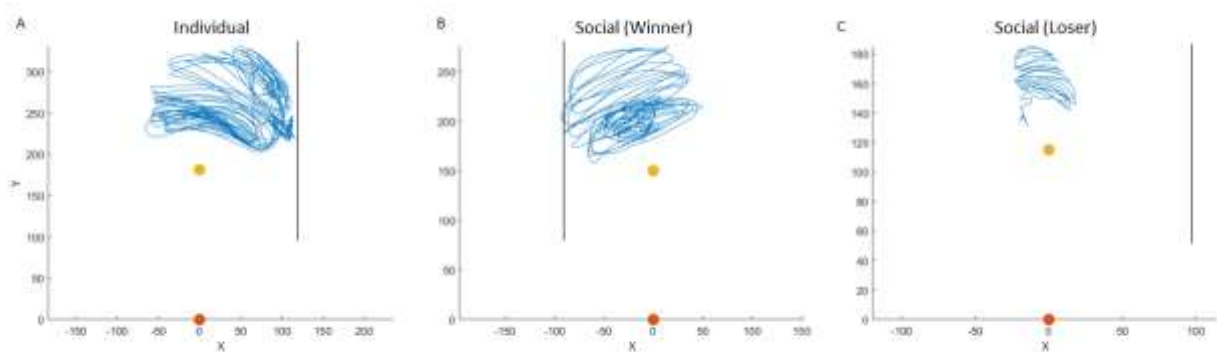


Figura 2. Traiettorie spaziali. La traiettoria spaziale del cirro (in blu) per la condizione “Individuale” (A), per la pianta “winner” all’interno della condizione “Sociale” (B) e per la pianta “loser” all’interno della condizione “Sociale” (C). La linea nera verticale rappresenta lo stimolo, e i punti arancio e giallo rappresentano, rispettivamente, l’origine e l’ultimo internodo della pianta, in modo da avere un riferimento del gambo dal quale i cirri dipartono.

4.6.2 Risultati cinematici

4.6.2.1 Condizione “Individuale” vs condizione “Sociale”

Tempo di movimento

Riguardo al tempo di movimento, la differenza della media tra la condizione “Individuale” ($\mu_{\text{individual}} = 2106 \text{ min} \pm 390$) e la condizione “Sociale” ($\mu_{\text{social}} = 2402 \text{ min} \pm 305$, pianta “winner”) è $\beta = 296 \text{ mm/min}$, con una incertezza del 95% negli intervalli di confidenza da -6710 a 1270 min. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che il tempo di movimento sia minore nella condizione “Sociale” che nella condizione “Individuale”) è del 27.1%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che il tempo di movimento sia minore per la condizione “Individuale”) è del 72.9%.

Ampiezza della velocità massima di circumnutazione

Riguardo all'ampiezza della velocità massima raggiunta dai cirri durante la circumnutazione, la differenza della media tra la condizione "Individuale" ($\mu_{\text{individual}} = 4,974 \text{ mm/min} \pm 0,82$) e la condizione "Sociale" ($\mu_{\text{social}} = 4,265 \text{ mm/min} \pm 0,71$) è $\beta = -0,707 \text{ mm/min}$, con una incertezza del 95% negli intervalli di confidenza da -2,830 a 1,510 mm/min. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la velocità massima dei cirri sia maggiore nella condizione "Individuale" rispetto alla condizione "Sociale") è del 75.9%, mentre la probabilità che $\beta > 0$ (la probabilità che la velocità massima dei cirri sia minore nella condizione "Individuale") è del 24.1%.

Percentuale del tempo di movimento nel quale il picco di velocità massima si verifica

Riguardo alla percentuale del tempo di movimento nel quale il picco di velocità massima è stato raggiunto dai cirri durante la circumnutazione, la differenza della media tra la condizione "Individuale" ($\mu_{\text{individual}} = 63.77\% \pm 8,950$) e la condizione "Sociale" ($\mu_{\text{social}} = 66.04\% \pm 9,320$) è $\beta = 2,21\%$, con una incertezza del 95% nell'intervallo di confidenza da -23.30 a 28.00%. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la percentuale di tempo per la velocità massima raggiunta dai cirri sia antecedente nella condizione "Sociale" rispetto alla condizione "Individuale") è del 42.2%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che la percentuale di tempo per la velocità massima raggiunta dai cirri sia successiva nella condizione "Sociale") è del 57.8%.

Durata media delle circumnutazioni

La differenza della durata media della circumnutazione tra la condizione "Individuale" ($\mu_{\text{individual}} = 72,36 \text{ min} \pm 3,04$) e la condizione "Sociale" ($\mu_{\text{social}} = 88,10 \text{ min} \pm 6,10$) è $\beta = 15,7 \text{ min}$, con una incertezza del 95% nell'intervallo di confidenza da -2,52 a 29,0 min. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la durata media della circumnutazione sia maggiore nella condizione "Individuale" che nella condizione "Sociale") è dell'1.3%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che la durata media della circumnutazione sia maggiore nella condizione "Sociale") è del 98.7%.

Centro della circumnutazione e sua distanza dallo stimolo

Riguardo al centro della circumnutazione e alla sua distanza dallo stimolo, la differenza della media tra la condizione “Individuale” ($\mu_{\text{individual}} = 93,64 \text{ mm} \pm 10,81$) e la condizione “Sociale” ($\mu_{\text{social}} = 87,04 \text{ mm} \pm 5,65$) è $\beta = -6,61 \text{ mm}$, con una incertezza del 95% nell’intervallo di confidenza da -30,9 a 17,3 mm. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che il centro della circumnutazione sia più lontano dallo stimolo nella condizione “Individuale” che nella condizione “Sociale”) è del 72.1%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che il centro della circumnutazione sia più lontano dallo stimolo nella condizione “Sociale”) è del 27.9%.

4.6.2.2 Condizione “Sociale”: “Winner” vs “Loser”

Per lo studio della condizione “Winner” e della condizione “Loser”, una coppia di piante non è stata inserita nell’analisi in quanto la pianta “loser” è caduta prima che la pianta “winner” si aggrappasse allo stimolo.

Ampiezza della velocità massima di circumnutazione

Riguardo all’ampiezza della velocità massima raggiunta dai cirri durante la circumnutazione, la differenza della media tra la condizione “Winner” ($\mu_{\text{winner}} = 4,431 \text{ mm/min} \pm 0,83$) e la condizione “Loser” ($\mu_{\text{loser}} = 2,918 \text{ mm/min} \pm 0,95$) è $\beta = 1,52 \text{ mm/min}$, con una incertezza del 95% nell’intervallo di confidenza da -0,908 a 4,09 mm/min. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la velocità massima dei cirri sia maggiore nella condizione “Loser” rispetto alla condizione “Winner”) è del 9.9%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che la velocità massima dei cirri fosse maggiore nella condizione “Winner”) è del 90.1%.

Percentuale del tempo di movimento nel quale il picco di velocità massima si verifica

Riguardo alla percentuale del tempo di movimento nel quale il picco di velocità massima è stato raggiunto dai cirri durante la circumnutazione, la differenza della media tra la condizione “Winner” ($\mu_{\text{winner}} = 71.37\% \pm 7,133$) e la condizione “Loser” ($\mu_{\text{loser}} = 57.41\% \pm 11,158$) è $\beta = 13,9 \%$, con una incertezza del 95% nell’intervallo di confidenza da -12.2 a 39.9%. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la velocità massima raggiunta dai cirri sia antecedente

nella condizione “*Winner*” rispetto alla condizione “*Loser*”) è del 12.5%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che la velocità massima raggiunta dai cirri sia successiva nella condizione “*Winner*”) è dell’87.5%.

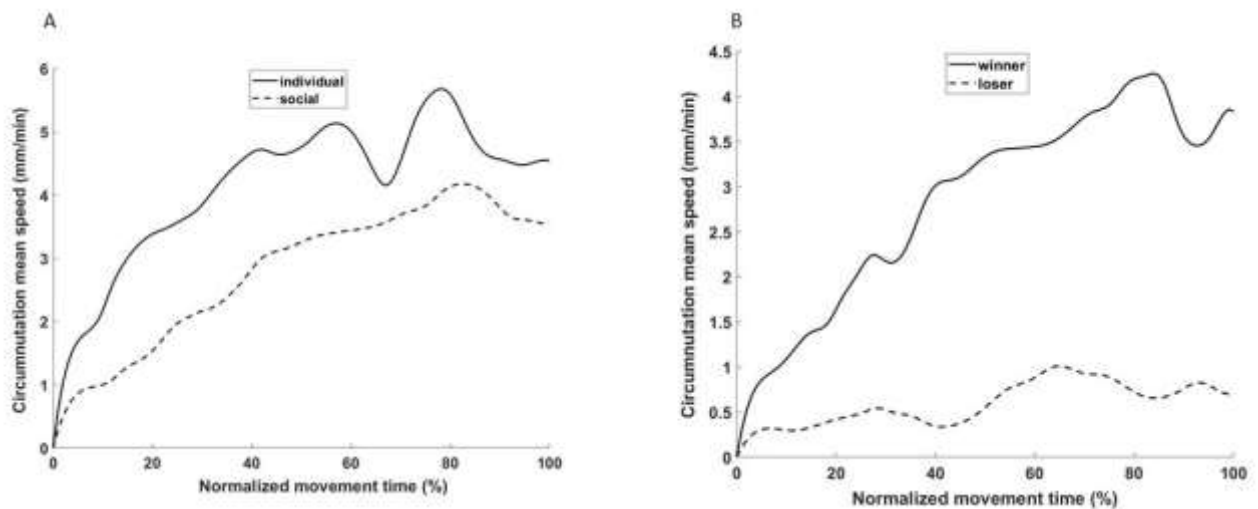


Figura 3. La velocità dei cirri varia in base al contesto. L’ampiezza e il tempo nel quale il picco di velocità massima si verifica per la condizione “Individuale” e la condizione “Sociale” (A) e per la pianta “*winner*” e la pianta “*loser*” all’interno della condizione “Sociale” (B). Le linee indicano il tempo del picco di velocità massima in termini di percentuale di durata del movimento. Da notare che l’ampiezza del picco di velocità durante la circumnutazione è maggiore e si verifica prima nella condizione “Individuale” rispetto alla condizione “Sociale”, e per la pianta “*loser*” rispetto alla pianta “*winner*” all’interno della condizione “Sociale”.

Durata media delle circumnutazioni

La differenza della durata media della circumnutazione tra la condizione “*Winner*” ($\mu_{winner} = 89,53 \text{ min} \pm 7,098$) e la condizione “*Loser*” ($\mu_{loser} = 99,78 \text{ min} \pm 11,778$) è $\beta = -10.3 \text{ min}$, con una incertezza del 95% nell’intervallo di confidenza da -37,5 a 17,5 min. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che la durata media della circumnutazione sia maggiore nella condizione “*Loser*” che nella condizione “*Winner*”) è del 79.4%, mentre la probabilità che $\beta > 0$ (la probabilità che la durata media della circumnutazione sia maggiore nella condizione “*Winner*”) è del 20.6%.

Centro della circumnutazione e sua distanza dallo stimolo

Riguardo al centro della circumnutazione e alla sua distanza dallo stimolo, la differenza della media tra la condizione “*Winner*” ($\mu_{winner} = 88,36 \text{ mm} \pm 6,82$) e la condizione “*Loser*”

($\mu_{loser} = 115,33 \text{ mm} \pm 8,33$) è $\beta = -27 \text{ mm}$, con una incertezza del 95% nell'intervallo di confidenza da -48,2 a -5,71 mm. La probabilità di $\beta < 0$ (la probabilità che il centro della circumnutazione sia più lontano dallo stimolo nella condizione “*Loser*” che nella condizione “*Winner*”) è del 99%, mentre la probabilità di $\beta > 0$ (la probabilità che il centro della circumnutazione sia più lontano dallo stimolo nella condizione “*Winner*”) è dell'1%.

4.7 Discussione

Grazie all'utilizzo di sofisticate tecniche di registrazione cinematografica, la presente ricerca ha indagato per la prima volta il comportamento motorio delle piante in relazione alle diverse intenzioni che guidano il movimento in contesti individuali e sociali, con l'obiettivo di mettere a confronto i *pattern* osservati. In linea con quanto ci si attendeva sulla base di precedenti studi su esseri umani e animali, la cinematica del movimento varia nei due contesti pur mantenendo inalterate le caratteristiche intrinseche ed estrinseche dello stimolo, suggerendo quindi che ad influenzare il movimento potrebbe essere un'intenzionalità sottostante che si traduce nella risposta motoria messa in campo. Per discutere questi risultati, sono stati considerati due livelli di analisi: la condizione “Individuale” vs “Sociale” e, all'interno della condizione “Sociale”, la condizione “Winner” (ovvero la pianta che riesce a raggiungere e afferrare il supporto) e la condizione “Loser” (ovvero la pianta che fallisce nell'aggrappo).

4.7.1 Condizione “Individuale” vs condizione “Sociale”

Nella condizione “Individuale” (in cui la pianta cresceva indisturbata e in isolamento), i movimenti rilevati erano in generale più veloci, sia in termini di tempo utilizzato per arrivare ad afferrare il supporto, sia in termini di velocità massima. Diversamente, nella condizione “Sociale” (in cui erano presenti due piante equidistanti da un supporto che crescevano nello stesso vaso), i movimenti delle piante coinvolte si mostravano in generale più lenti: a differenza della singola pianta del contesto “Individuale”, infatti, esse raggiungevano velocità massime minori e mostravano tempi più lunghi per effettuare il movimento di circumnutazione. Tuttavia, la distanza media tra il centro della circumnutazione e il supporto era minore nella condizione “Sociale” rispetto alla condizione “Individuale”. Tale risultato si riferisce all'intera durata del movimento e, nonostante questa vicinanza, l'aggrappo si è verificato più tardi rispetto alla condizione “Individuale”. Questi risultati potrebbero suggerire l'attuazione di un comportamento motorio più cauto e preciso nelle situazioni che richiedono un'interazione

sociale, rappresentate dalla presenza di un altro individuo nell'ambiente "motivato" dallo stesso obiettivo. Essi sono in linea con i *pattern* cinematici che caratterizzano le situazioni sociali in esseri umani e animali (Becchio et al., 2008; Sartori et al., 2009). È importante sottolineare come queste differenze in termini cinematici si verificano nonostante le caratteristiche fisiche del supporto siano esattamente le stesse, così come la posizione del supporto e il movimento richiesto osservato. Questo suggerisce che a modificare i *pattern* motori nelle due condizioni siano le intenzioni sottostanti l'azione eseguita.

I risultati ottenuti contribuiscono a nutrire le già esistenti evidenze emerse in studi precedenti (Calvo e Friston, 2017; Guerra et al., 2019; Ceccarini et al., 2020; Ceccarini et al., 2021; Wang et al., 2021) circa l'intenzionalità motoria nelle piante, la quale, fino a qualche decennio fa, era considerata in modo assoluto esclusiva degli organismi dotati di un sistema neurale. Se da un lato le ricerche empiriche hanno dimostrato che sottili capacità cognitive possono essere presenti anche in organismi aneurali come le piante, resta da comprendere in che modo in questi esseri viventi le rappresentazioni relative all'ambiente circostante, che permettono di pianificare e orientare l'azione, abbiano luogo. A questo proposito, la teoria della cognizione incarnata (*embodied cognition*; Wilson, 2002; Clark, 2008) propone che per agire con cognizione l'ambiente non debba necessariamente essere rappresentato: le attività cognitive, infatti, potrebbero dipendere dal concetto di *affordance* (Gibson, 1979), ovvero da cosa l'individuo può effettivamente fare con l'oggetto che l'ambiente offre (Gibson, 2014) e che intrinsecamente richiede ed implica che vi siano delle abilità di base, come l'intenzionalità, al fine di poter interagire con esso. Un'altra teoria che supporta l'idea che le capacità cognitive possano sussistere anche in assenza di SNC è l'enattivismo (*enactivism*; Varela et al., 2017), inteso come la capacità dell'organismo di interagire con il proprio ambiente in modo adattivo, flessibile e sofisticato (Di Paolo et al., 2017; Hutto e Myin, 2017): secondo questa teoria, l'interazione dinamica tra organismo e ambiente è essa stessa una capacità cognitiva orientata all'azione (Maturana e Varela, 2012; Varela et al., 2017), radicata nei processi di base che permettono agli organismi di sopravvivere in un ambiente dinamico (Carvalho e Rolla, 2020) e sempre mutevole.

Dunque, una volta messo da parte l'approccio "rappresentazionale" della cognizione, possiamo considerare le piante come organismi capaci di una forma di intenzionalità che si riflette nel movimento e che deriva dall'interazione con l'ambiente. L'ambiente e lo stimolo da afferrare rappresentano insieme alla pianta una singola unità cognitiva in grado di influenzare il movimento sulla base dei contesti che si presentano.

4.7.2 “Winner” vs “Loser”

Già dagli albori del pensiero scientifico, la competizione era considerata uno dei fattori più importanti che dettano il destino e la distribuzione delle specie. Aristotele (Kassel, 1965) fu il primo a descrivere la territorialità e il dominio negli animali, e Teofrasto, il suo successore, studiò per primo le interazioni ambientali delle piante su territori diversi (Hort, 1916).

Quello che ad oggi sappiamo sulle piante è che, essendo organismi sessili ancorati al suolo, non hanno possibilità di scegliere i propri vicini. Tuttavia, ciò di cui sono capaci è mettere in atto una serie di comportamenti competitivi al fine di incrementare le loro possibilità di sopravvivenza nei più diversi ambienti (Novoplansky, 2009).

Nel presente studio abbiamo ricreato un *setting* competitivo in modo da poter indagare i diversi *pattern* motori messi in atto dalle piante coinvolte, per confrontarli con i risultati che già abbiamo per risposte competitive su esseri umani e animali. Tale forma di intenzionalità motoria data da un contesto sociale competitivo risulta ancora più evidente quando ad essere confrontati sono i *pattern* di movimento delle due piante agenti all'interno della condizione, appunto, “Sociale”. La pianta che riesce a raggiungere e afferrare il supporto, qui definita “*winner*”, mostra infatti una maggiore velocità nel movimento di circumnutazione e una minor distanza dallo stimolo rispetto alla pianta che non riesce a raggiungere e aggrapparsi al supporto, qui definita “*loser*”. In altre parole, ciò che si osserva sono *pattern* motori opposti nelle due piante coinvolte nel medesimo contesto. Questo può essere spiegato dal fatto che, in una situazione di tipo competitivo, la strategia di un agente si basa sul comportamento manifestato dall'avversario (Teoria dei Giochi; Neumann, 1928): ad esempio, se la pianta “*loser*” non riuscisse ad arrivare al supporto a causa delle condizioni ambientali e delle variabili in gioco che la costringono a conservare le energie piuttosto che investirle in quel momento nel movimento di afferramento, la pianta “*winner*” sarebbe facilitata nel mettere in campo un comportamento motorio opposto utile al raggiungimento dell'obiettivo. Questo dimostra come, anche per le piante, adattarsi al comportamento dell'altro è utile in termini di tempo e risparmio energetico. In questo modo, infatti, la pianta “*loser*”, rimanendo lontana dallo stimolo, può orientarsi verso nuovi spazi per trovare supporti alternativi.

CAPITOLO 5

CONCLUSIONI

Con questo lavoro, per la prima volta, non solo si è aggiunto un nuovo tassello nella comprensione dei meccanismi sottostanti l'azione, ma è stato considerato un mondo diverso rispetto a quello animale: il regno vegetale.

Le peculiarità del regno vegetale rendono l'ipotesi di un'intenzionalità che guida il movimento ancora più intrigante, essendo le piante sprovviste di un sistema nervoso. Infatti, la mia ricerca dimostra come anche organismi aneurali come le piante presentino intenzionalità sottostanti la pianificazione e l'esecuzione di un'azione orientata al raggiungimento di un obiettivo. Un contesto sociale o individuale, con le relative differenti intenzioni di interazione che comporta, si riflette in *pattern* motori cinematici diversi. Questi risultati confermano che anche le piante, analogamente a quanto avviene per gli esseri umani e gli animali, presentano intenzioni differenti a seconda dei contesti in cui vengono a trovarsi, e tali intenzioni si riflettono nel movimento messo in atto al fine di compiere una determinata azione. Possiamo quindi affermare che non solo le piante presentano intenzionalità nell'esecuzione dei movimenti, ma sono anche in grado di percepire le intenzioni delle altre piante adattando il proprio comportamento in maniera ottimale in termini di risparmio energetico e temporale. Questo apre la strada a nuove linee di ricerca e a domande che fino a qualche anno fa si ritenevano impensabili.

Una frontiera ricca di nuove scoperte attende il mondo della psicologia e delle scienze cognitive, pronte a decodificare l'enigma dell'intenzionalità nei vari regni. Senza dubbio, in questo campo di ricerca, il ruolo della psicologia in qualità di disciplina scientifica si rivela fondamentale in quanto agevola la comprensione dei processi cognitivi, contribuendo alla spiegazione scientifica dei fenomeni che si verificano durante il loro studio indipendentemente dal regno di appartenenza.

RIFERIMENTI BIBLIOGRAFICI

- Achatz, B., von Rüden, S., Andrade, D., Neumann, E., Pons-Kühnemann, J., Kogel, K. H., ... & Waller, F. (2010). Root colonization by Piriformospora indica enhances grain yield in barley under diverse nutrient regimes by accelerating plant development. *Plant and soil*, 333(1), 59-70. <https://doi.org/10.1007/s11104-010-0319-0>
- Adams, F. (2018). Cognition wars. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, 68, 20-30.
- Adolphs, R. (2001). The neurobiology of social cognition. *Current opinion in neurobiology*, 11(2), 231-239.
- Ansuini, C., Cavallo, A., Bertone, C., & Becchio, C. (2014). The visible face of intention: why kinematics matters. *Frontiers in psychology*, 5, 815. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2014.00815>
- 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>
- Aphalo, P. J., & Ballare, C. L. (1995). On the importance of information-acquiring systems in plant-plant interactions. *Functional Ecology*, 9(1), 5-14. <https://doi.org/10.2307/2390084>
- Appel, H.M. e Cocroft, R.B. (2014). *Plants respond to leaf vibrations caused by insect herbivore chewing*. *Oecologia*, 175(4), 1257–1266. <https://doi.org/10.1007/s00442-014-2995-6>
- Arbib, M. A. (1981). Perceptual structures and distributed motor control. In V.B. Brooks (Ed.), *Handbook of Physiology-The Nervous system, H. Motor Control*, American Physiology Society, Bethesda, hiD, pp. 1449-1480. <https://doi.org/10.1002/cphy.cp010233>
- Axelrod, R. (1984). The evolution of cooperation.
- Axelrod, R., & Hamilton, W. D. (1981). The evolution of cooperation. *science*, 211(4489), 1390-1396. <https://doi.org/10.1126/science.7466396>
- Baillaud, L. (1962). Mouvements autonomes des tiges, vrilles et autres organes à l'exception des organes volubiles et des feuilles. In *Physiology of Movements/Physiologie der Bewegungen* (pp. 562-634). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94852-7_17
- Baldwin, I. T., & Schultz, J. C. (1983). Rapid changes in tree leaf chemistry induced by damage: evidence for communication between plants. *Science*, 221(4607), 277-279. <https://doi.org/10.1126/science.221.4607.277>
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2009). Plant neurobiology: from sensory biology, via plant communication, to social plant behavior. *Cognitive processing*, 10(1), 3-7. <https://doi.org/10.4161/psb.2.4.4550>
- Baluška, F., & Mancuso, S. (2016). Vision in plants via plant-specific ocelli?. *Trends in plant science*, 21(9), 727-730. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2016.07.008>
- Bara, B. G. (2010). *Cognitive pragmatics: The mental processes of communication*. MIT press.

- Barnard, C. J. (2004). *Animal behaviour: mechanism, development, function and evolution*. Pearson Education.
- Beamish, D., Bhatti, S. A., MacKenzie, I. S., & Wu, J. (2006). Fifty years later: a neurodynamic explanation of Fitts' law. *Journal of The Royal Society Interface*, 3(10), 649-654. <https://doi.org/10.1098/rsif.2006.0123>
- Becchio, C., Sartori, L., Bulgheroni, M., & Castiello, U. (2008a). The case of Dr. Jekyll and Mr. Hyde: a kinematic study on social intention. *Consciousness and cognition*, 17(3), 557-564. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2007.03.003>
- Becchio, C., Sartori, L., & Castiello, U. (2010). Toward you: The social side of actions. *Current Directions in Psychological Science*, 19(3), 183-188. <https://doi.org/10.1177/0963721410370131>
- Beggs, W. D. A., & Howarth, C. I. (1972). The movement of the hand towards a target. *Quarterly Journal of Experimental Psychology*, 24(4), 448-453. <https://doi.org/10.1080/14640747208400304>
- Bennett, K. M., & Castiello, U. (1994). Reach to grasp: changes with age. *Journal of gerontology*, 49(1), P1-P7. <https://doi.org/10.1093/geronj/49.1.P1>
- Bennett, K. M., & Lemon, R. N. (1994). The influence of single monkey cortico-motoneuronal cells at different levels of activity in target muscles. *The Journal of Physiology*, 477(2), 291-307. <https://doi.org/10.1113/jphysiol.1994.sp020191>
- Biedrzycki, M. L., & Bais, H. P. (2010). Kin recognition in plants: a mysterious behaviour unsolved. *Journal of experimental botany*, 61(15), 4123-4128. <https://doi.org/10.1093/jxb/erq250>
- Bochu, W., Jiping, S., Biao, L., Jie, L., & Chuanren, D. (2004). Soundwave stimulation triggers the content change of the endogenous hormone of the Chrysanthemum mature callus. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*, 37(3-4), 107-112. <https://doi.org/10.1016/j.colsurfb.2004.03.004>
- 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. <https://doi.org/10.1080/19420889.2021.1956719>
- Bose, J. C. (1906). *Plant response as a means of physiological investigation*. Longmans, Green and Company.
- Boyer, N. (1967). Modifications de la croissance de la tige de Bryone (*Bryonia dioica*) à la suite d'irritations tactiles. *COMPTES RENDUS HEBDOMADAIRES DES SEANCES DE L'ACADEMIE DES SCIENCES SERIE D*, 264(17), 2114.
- Branch, G. M. (1975). Intraspecific competition in *Petella cochlear* Born. *The Journal of Animal Ecology*, 263-281. <https://doi.org/10.2307/3862>
- Brisson, J. (2001). Neighborhood competition and crown asymmetry in *Acer saccharum*. *Canadian Journal of Forest Research*, 31(12), 2151-2159. <https://doi.org/10.1139/x01-161>
- Brown, A. H. (1993). Circumnutations: from Darwin to space flights. *Plant Physiology*, 101(2), 345. <https://doi.org/10.1104/pp.101.2.345>

- Burgie, E. S., Bussell, A. N., Walker, J. M., Dubiel, K., & Vierstra, R. D. (2014). Crystal structure of the photosensing module from a red/far-red light-absorbing plant phytochrome. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, *111*(28), 10179-10184. <https://doi.org/10.1073/pnas.1403096111>
- Calvo Garzón, F. (2007). The quest for cognition in plant neurobiology. *Plant signaling & behavior*, *2*(4), 208-211. <https://doi.org/10.4161/psb.2.4.4470>
- Calvo, P., & Friston, K. (2017). Predicting green: really radical (plant) predictive processing. *Journal of the Royal Society Interface*, *14*(131). <https://doi.org/10.1098/rsif.2017.0096>
- Campbell, A. (1999). Staying alive: Evolution, culture, and women's intrasexual aggression. *Behavioral and brain sciences*, *22*(2), 203-214. <https://doi.org/10.1017/S0140525X99001818>
- Carrasco-Urra, F., & Gianoli, E. (2009). Abundance of climbing plants in a southern temperate rain forest: host tree characteristics or light availability?. *Journal of Vegetation Science*, *20*(6), 1155-1162. <https://doi.org/10.1111/j.1654-1103.2009.01115.x>
- Carvalho, E. M. D., & Rolla, G. (2020). An enactive-ecological approach to information and uncertainty. *Frontiers in Psychology*, *11*, 588. <https://doi.org/10.3389/fpsyg.2020.00588>
- Castiello, U. (1995). *Tecniche sperimentali di ricerca in psicologia*. Piccin-Nuova Libreria.
- Castiello, U. (2020). *La mente delle piante: introduzione alla psicologia vegetale*. Il Mulino.
- Castiello, U. (2021). (Re) claiming plants in comparative psychology. *Journal of Comparative Psychology*, *135*(1), 127. <https://doi.org/10.1037/com0000239>
- Castiello, U., Becchio, C., Zoia, S., Nelini, C., Sartori, L., Blason, L., ... & Gallese, V. (2010). Wired to be social: the ontogeny of human interaction. *PloS one*, *5*(10), e13199. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0013199>
- Castiello, U., Bennett, K. M. B., & Mucignat, C. (1993). The reach to grasp movement of blind subjects. *Experimental Brain Research*, *96*(1), 152-162. <https://doi.org/10.1007/BF00230448>
- Castiello, U., Bennett, K. M. B., & Stelmach, G. E. (1993). Reach to grasp: the natural response to perturbation of object size. *Experimental brain research*, *94*(1), 163-178. <https://doi.org/10.1007/BF00230479>
- 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. <https://doi.org/10.1152/jn.00598.2018>
- Castiello, U., & Guerra, S. (2020). La psicologia vegetale: alle radici della cognizione. *Giornale italiano di psicologia*, *2020*(3-4), 683-708. <https://doi.org/10.1421/100053>
- Castiello, U., & Jeannerod, M. (1991). Measuring time to awareness. *Neuroreport: An International Journal for the Rapid Communication of Research in Neuroscience*, *2* (12), 797-800.
- Cavanna, D., & Salvini, A. (2010). Per una psicologia dell'agire umano.

- 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. <https://doi.org/10.3758/s13423-020-01753-4>
- Ceccarini, F., Guerra, S., Peressotti, A., Peressotti, F., Bulgheroni, M., Baccinelli, W., ... & Castiello, U. (2021). On-line control of movement in plants. *Biochemical and Biophysical Research Communications*, 564, 86-91. <https://doi.org/10.1016/j.bbrc.2020.06.160>
- Cellini, L. (2010). Le strategie evolutive dei più piccoli: il modello dei batteri. *Darwin tra scienza, storia e società: 150o anniversario della pubblicazione di Origine delle specie*, 81.
- Chamovitz, D. (2012). *What a plant knows: a field guide to the senses*. New York, Scientific American/Farrar, Straus and Giroux; trad. it. *Quel che una pianta sa: guida ai sensi del mondo vegetale*. Milano, Cortina, 2013.
- 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>
- Christiansen, M. H., & Kirby, S. E. (2003). *Language evolution*. Oxford University Press. <https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780199244843.001.0001>
- Clark, A. (2008). *Supersizing the mind: Embodiment, action, and cognitive extension*. OUP USA.
- Clutton-Brock, T. H., & Harvey, P. H. (1977). Primate ecology and social organization. *Journal of zoology*, 183(1), 1-39. <https://doi.org/10.1111/j.1469-7998.1977.tb04171.x>
- Creath, K., & Schwartz, G. E. (2004). Measuring effects of music, noise, and healing energy using a seed germination bioassay. *The Journal of Alternative & Complementary Medicine*, 10(1), 113-122. <https://doi.org/10.1089/107555304322849039>
- Crepy, M. A., & Casal, J. J. (2015). Photoreceptor-mediated kin recognition in plants. *New Phytologist*, 205(1), 329-338. <https://doi.org/10.1111/nph.13040>
- Crombie, W. M. L. (1962). Thermonasty. In *Physiology of Movements/Physiologie der Bewegungen* (pp. 15-28). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-642-94852-7_2
- Darwin, C. (1967). L'origine della specie (1859). *Torino, Bollati Boringhieri*.
- Darwin, C. (1875). *The movements and habits of climbing plants*. John Murray.
- Darwin, C., & Darwin, F. E. (1880). *The Power of Movement in Plants*. John Murray.
- De Bruijn, E. R., Miedl, S. F., & Bekkering, H. (2008). Fast responders have blinders on: ERP correlates of response inhibition in competition. *Cortex*, 44(5), 580-586. <https://doi.org/10.1016/j.cortex.2007.09.003>
- Debout, G., Schatz, B., Elias, M., & Mckey, D. (2007). Polydomy in ants: what we know, what we think we know, and what remains to be done. *Biological Journal of the Linnean Society*, 90(2), 319-348. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8312.2007.00728.x>

- Denny, F. E. (1924). Effect of ethylene upon respiration of lemons. *Botanical Gazette*, 77(3), 322-329. <https://doi.org/10.1086/333319>
- Deshmukh, S., Hückelhoven, R., Schäfer, P., Imani, J., Sharma, M., Weiss, M., ... & Kogel, K. H. (2006). The root endophytic fungus *Piriformospora indica* requires host cell death for proliferation during mutualistic symbiosis with barley. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 103(49), 18450-18457. <https://doi.org/10.1073/pnas.0605697103>
- Di Paolo, E., Buhrmann, T., & Barandiaran, X. (2017). *Sensorimotor life: An enactive proposal*. Oxford University Press.
<https://doi.org/10.1093/acprof:oso/9780198786849.001.0001>
- Drury, C. G. (1975). Application of Fitts' law to foot-pedal design. *Human factors*, 17(4), 368-373. <https://doi.org/10.1177/001872087501700408>
- Dudley, S. A. (2015). Plant cooperation. *AoB Plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv113>
- Dunn, P. O., Whittingham, L. A., & Pitcher, T. E. (2001). Mating systems, sperm competition, and the evolution of sexual dimorphism in birds. *Evolution*, 55(1), 161-175. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2001.tb01281.x>
- 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>
- Farmer, E. E., & Ryan, C. A. (1990). Interplant communication: airborne methyl jasmonate induces synthesis of proteinase inhibitors in plant leaves. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 87(19), 7713-7716. <https://doi.org/10.1073/pnas.87.19.7713>
- 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.
<https://doi.org/10.1037/h0055392>
- Flores, A. (2010). Geraniums and begonias new research on old garden favorites. *Agricultural Research*, 58(3), 18-20.
- Franks, N. R., Dornhaus, A., Fitzsimmons, J. P., & Stevens, M. (2003). Speed versus accuracy in collective decision making. *Proceedings of the Royal Society of London. Series B: Biological Sciences*, 270(1532), 2457-2463.
<https://doi.org/10.1098/rspb.2003.2527>
- Frith, C. D., & Frith, U. (2007). Social cognition in humans. *Current biology*, 17(16), R724-R732. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.05.068>
- Frisch, K. V. (1967). Dance language and orientation of bees.
- Gaertner, S. L., Dovidio, J. F., Rust, M. C., Nier, J. A., Banker, B. S., Ward, C. M., ... & Houlette, M. (1999). Reducing intergroup bias: elements of intergroup cooperation. *Journal of personality and social psychology*, 76(3), 388.
<https://doi.org/10.1037/0022-3514.76.3.388>

- Gagliano, M. (2015). In a green frame of mind: perspectives on the behavioural ecology and cognitive nature of plants. *AoB Plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plu075>
- Gagliano, M., & Grimonprez, M. (2015). Breaking the silence—language and the making of meaning in plants. *Ecopsychology*, 7(3), 145-152. <https://doi.org/10.1089/eco.2015.0023>
- Gagliano, M., Grimonprez, M., Depczynski, M., & Renton, M. (2017). Tuned in: plant roots use sound to locate water. *Oecologia*, 184(1), 151-160. <https://doi.org/10.1007/s00442-017-3862-z>
- Gagliano, M., & Renton, M. (2013). Love thy neighbour: facilitation through an alternative signalling modality in plants. *BMC ecology*, 13(1), 1-6. <https://doi.org/10.1186/1472-6785-13-19>
- 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>
- Galimberti, U. (2004). *Enciclopedia di psicologia*. Garzanti.
- Garau, A. M., Lemcoff, J. H., Ghera, C. M., & Beadle, C. L. (2008). Water stress tolerance in *Eucalyptus globulus* Labill. subsp. *maidenii* (F. Muell.) saplings induced by water restrictions imposed by weeds. *Forest ecology and management*, 255(7), 2811-2819. <https://doi.org/10.1016/j.foreco.2008.01.054>
- Garzón, P. C., & Keijzer, F. (2009). Cognition in plants. In *Plant-environment interactions* (pp. 247-266). Springer, Berlin, Heidelberg. https://doi.org/10.1007/978-3-540-89230-4_13
- Gavelis, G. S., Hayakawa, S., White III, R. A., Gojobori, T., Suttle, C. A., Keeling, P. J., & Leander, B. S. (2015). Eye-like ocelloids are built from different endosymbiotically acquired components. *Nature*, 523(7559), 204-207. <https://doi.org/10.1038/nature14593>
- Georgiev, A. V., Klimczuk, A. C., Traficante, D. M., & Maestripieri, D. (2013). When violence pays: a cost-benefit analysis of aggressive behavior in animals and humans. *Evolutionary psychology*, 11(3). <https://doi.org/10.1177/147470491301100313>
- Georgiou, I., Becchio, C., Glover, S., & Castiello, U. (2007). Different action patterns for cooperative and competitive behaviour. *Cognition*, 102(3), 415-433. <https://doi.org/10.1016/j.cognition.2006.01.008>
- Gersani, M., Brown, J. S., O'Brien, E. E., Maina, G. M., & Abramsky, Z. (2001). Tragedy of the commons as a result of root competition. *Journal of Ecology*, 89(4), 660-669. <https://doi.org/10.1046/j.0022-0477.2001.00609.x>
- Gianoli, E. (2015). The behavioural ecology of climbing plants. *AoB plants*, 7. <https://doi.org/10.1093/aobpla/plv013>
- Gianoli, E., & Carrasco-Urra, F. (2014). Leaf Mimicry in a Climbing Plant Protects against Herbivory. *Current Biology*, 24(9), 984–987. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2014.03.010>
- Gibson, J. J. (2014). *The ecological approach to visual perception: classic edition*. Psychology Press.
- Gibson, J. J. (2014). *The ecological approach to visual perception: classic edition*. Psychology Press. <https://doi.org/10.4324/9781315740218>

- Goriely, A., & Neukirch, S. (2006). Mechanics of climbing and attachment in twining plants. *Physical review letters*, 97(18). <https://doi.org/10.1103/PhysRevLett.97.184302>
- Grèzes, J., Frith, C., & Passingham, R. E. (2004). Brain mechanisms for inferring deceit in the actions of others. *Journal of Neuroscience*, 24(24), 5500-5505. <https://doi.org/10.1523/JNEUROSCI.0219-04.2004>
- Grice, P. (1989). *Studies in the Way of Words*. Harvard University Press.
- Gross, M. (2016). Could plants have cognitive abilities? *Current Biology*, 26(5), 181-184. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2016.02.044>
- Gruntman, M., Groß, D., Májeková, M., & Tielbörger, K. (2017). Decision-making in plants under competition. *Nature communications*, 8(1), 1-8. <https://doi.org/10.1038/s41467-017-02147-2>
- 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. <https://doi.org/10.1038/s41598-019-53118-0>
- Haggard, P. (1994). Perturbation studies of coordinated prehension. In *Advances in psychology* (Vol. 105, pp. 151-170). North-Holland. [https://doi.org/10.1016/S0166-4115\(08\)61277-7](https://doi.org/10.1016/S0166-4115(08)61277-7)
- Haggard, P. (2008). Human volition: towards a neuroscience of will. *Nature Reviews Neuroscience*, 9(12), 934-946. <https://doi.org/10.1038/nrn2497>
- Hamilton, W. D. (1964). The genetical evolution of social behaviour. II. *Journal of theoretical biology*, 7(1), 17-52. [https://doi.org/10.1016/0022-5193\(64\)90039-6](https://doi.org/10.1016/0022-5193(64)90039-6)
- Harley, C. D. G., & Bertness, M. D. (1996). Structural interdependence: an ecological consequence of morphological responses to crowding in marsh plants. *Functional Ecology*, 654-661. <https://doi.org/10.2307/2390176>
- Heil, M., & Bueno, J. C. S. (2007). Within-plant signaling by volatiles leads to induction and priming of an indirect plant defense in nature. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 104(13), 5467-5472. <https://doi.org/10.1073/pnas.0610266104>
- Heitz, R. P., & Schall, J. D. (2012). Neural mechanisms of speed-accuracy tradeoff. *Neuron*, 76(3), 616-628. <https://doi.org/10.1016/j.neuron.2012.08.030>
- Henry, H. A., & Aarssen, L. W. (1997). On the relationship between shade tolerance and shade avoidance strategies in woodland plants. *Oikos*, 575-582. <https://doi.org/10.2307/3546632>
- Hofsten, C. V. (2009). Action, the foundation for cognitive development. *Scandinavian Journal of Psychology*, 50(6), 617-623. <https://doi.org/10.1111/j.1467-9450.2009.00780.x>
- Holly Jr, D. H. (2005). The Place of "Others" in Hunter-Gatherer Intensification. *American Anthropologist*, 107(2), 207-220. <https://doi.org/10.1525/aa.2005.107.2.207>
- Holmes, E., & Gruenberg, G. (1965). *Learning in plants*. Worm Runner's Dig, 7, pp. 9-12.
- Hort, A. F. (1916). Theophrastus: Enquiry into Plants, Volume I: Books 1–5. *Cambridge, MA*.

- Hutchings, M. J., & De Kroon, H. (1994). Foraging in Plants : the Role of Morphological Plasticity in Resource Acquisition. *Advances in Ecological Research*, 159–238. [https://doi.org/10.1016/S0065-2504\(08\)60215-9](https://doi.org/10.1016/S0065-2504(08)60215-9)
- Hutto, D. D., & Myin, E. (2017). *Evolving enactivism: Basic minds meet content*. MIT press. <https://doi.org/10.7551/mitpress/9780262036115.001.0001>
- Jeannerod, M. (1981). Intersegmental coordination during reaching at natural objects. In: Long, J., & Baddeley, A. D., (eds) *Attention and performance*, vol IX. Erlbaum, Hillsdale, 153-169.
- Jeannerod, M. (1984). The timing of natural prehension movements. *Journal of Motor Behavior*, 16, 235-254. <https://doi.org/10.1080/00222895.1984.10735319>
- Jeannerod, M. (2003). The mechanism of self-recognition in humans. *Behavioural brain research*, 142(1-2), 1-15. [https://doi.org/10.1016/S0166-4328\(02\)00384-4](https://doi.org/10.1016/S0166-4328(02)00384-4)
- 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. <https://doi.org/10.1073/pnas.93.22.12059>
- Karban, R. (2015). Plant sensing and communication. In *Plant Sensing and Communication*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226264844>
- Karban, R., & Baldwin, I. T. (2007). Induced responses to herbivory. In *Induced responses to herbivory*. University of Chicago Press. <https://doi.org/10.7208/9780226424972>
- 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>
- 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 Sciences*, 280(1756), 20123062. <https://doi.org/10.1098/rspb.2012.3062>
- Kassel, R. (Ed.). (1965). *Aristotelis de arte poetica liber*. Clarendon Press.
- Keddy, P. A. (2001). *Competition* (Vol. 26). Springer Science & Business Media.
- Kegge, W., & Pierik, R. (2010). Biogenic volatile organic compounds and plant competition. *Trends in plant science*, 15(3), 126-132. <https://doi.org/10.1016/j.tplants.2009.11.007>
- Kimura, M., & Kagawa, T. (2006). Phototropin and light-signaling in phototropism. *Current opinion in plant biology*, 9(5), 503-508. <https://doi.org/10.1016/j.pbi.2006.07.003>
- Knoblich, G., & Flach, R. (2001). Predicting the effects of actions: Interactions of perception and action. *Psychological science*, 12(6), 467-472. <https://doi.org/10.1111/1467-9280.00387>
- Kruschke, J. K. (2013). Bayesian estimation supersedes the t test. *Journal of Experimental Psychology: General*, 142(2), 573. <https://doi.org/10.1037/a0029146>
- Kurjak, A., Azumendi, G., Veček, N., Kupešić, S., Solak, M., Varga, D., & Chervenak, F. (2003). Fetal hand movements and facial expression in normal pregnancy studied by four-dimensional sonography. <https://doi.org/10.1515/JPM.2003.076>

- Kutschera, U., & Briggs, W. R. (2013). Seedling development in buckwheat and the discovery of the photomorphogenic shade-avoidance response. *Plant Biology*, 15(6), 931-940. <https://doi.org/10.1111/plb.12077>
- Lang, A. R. G., & Begg, J. E. (1979). Movements of *Helianthus annuus* leaves and heads. *Journal of Applied Ecology*, 299-305. <https://doi.org/10.2307/2402749>
- Larson, K. C. (2000). Circumnutation behavior of an exotic honeysuckle vine and its native congener: influence on clonal mobility. *American Journal of Botany*, 87(4), 533-538. <https://doi.org/10.2307/2656597>
- Liancourt, P., Callaway, R. M., & Michalet, R. (2005). Stress tolerance and competitive-response ability determine the outcome of biotic interactions. *Ecology*, 86(6), 1611-1618. <https://doi.org/10.1890/04-1398>
- Libet, B. (1985). Unconscious cerebral initiative and the role of conscious will in voluntary action. *Behavioral and brain sciences*, 8(4), 529-539. <https://doi.org/10.1017/S0140525X00044903>
- Lin, C. (2000). Plant blue-light receptors. *Trends in plant science*, 5(8), 337-342. [https://doi.org/10.1016/S1360-1385\(00\)01687-3](https://doi.org/10.1016/S1360-1385(00)01687-3)
- Mancuso, S. (2017). Plant revolution. *Giunti, Firenze*.
- Mancuso, S., & Viola, A. (2013). *Verde Brillante: Sensibilità e intelligenza del mondo vegetale*. Firenze, Giunti Editore.
- Manera, V., Becchio, C., Cavallo, A., Sartori, L., & Castiello, U. (2011). Cooperation or competition? Discriminating between social intentions by observing prehensile movements. *Experimental brain research*, 211(3), 547-556. <https://doi.org/10.1007/s00221-011-2649-4>
- Maestripietri, D. (2007). *Macchiavellian intelligence: How rhesus macaques and humans have conquered the world*. Chicago: University of Chicago Press.
- Maestripietri, D., & Carroll, K. A. (1999). Costs and benefits of female aggressiveness in humans and other mammals. *Behavioral and Brain Sciences*, 22(2), 231-232. <https://doi.org/10.1017/S014052X99421818>
- Martens, M. J., & Michelsen, A. (1981). Absorption of acoustic energy by plant leaves. *The Journal of the Acoustical Society of America*, 69(1), 303-306. <https://doi.org/10.1121/1.385313>
- Maturana, H. R., & Varela, F. J. (2012). *Autopoiesis and cognition: The realization of the living* (Vol. 42). Springer Science & Business Media.
- McIntire, E. J., & Fajardo, A. (2011). Facilitation within species: a possible origin of group-selected superorganisms. *The American Naturalist*, 178(1), 88-97. <https://doi.org/10.1086/660286>
- Meredith, M., & Kruschke, J. (2021). Bayesian Estimation Supersedes the t-test.
- Metz, M. C., Vucetich, J. A., Smith, D. W., Stahler, D. R., & Peterson, R. O. (2011). Effect of sociality and season on gray wolf (*Canis lupus*) foraging behavior: implications for estimating summer kill rate. *PloS one*, 6(3). <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0017332>

- Meyer, S. E., Merrill, K. T., Allen, P. S., Beckstead, J., & Norte, A. S. (2014). Indirect effects of an invasive annual grass on seed fates of two native perennial grass species. *Oecologia*, *174*(4), 1401-1413. <https://doi.org/10.1007/s00442-013-2868-4>
- Mitchell, C. A. (1996). Recent advances in plant response to mechanical stress: theory and application. *HortScience*, *31*(1), 31-35.
- Napier, J. R. (1956). The prehensile movements of the human hand. *The Journal of bone and joint surgery. British volume*, *38*(4), 902-913. <https://doi.org/10.1302/0301-620X.38B4.902>
- Nasrallah, J. B. (2002). Recognition and rejection of self in plant reproduction. *Science*, *296*(5566), 305-308. <https://doi.org/10.1126/science.1092180>
- Neumann, J. V. (1928). Zur theorie der gesellschaftsspiele. *Mathematische annalen*, *100*(1), 295-320.
- Nishio, J. N. (2000). Why are higher plants green? Evolution of the higher plant photosynthetic pigment complement. *Plant, Cell & Environment*, *23*(6), 539-548. <https://doi.org/10.1046/j.1365-3040.2000.00563.x>
- Novak, K. E., Miller, L. E., & Houk, J. C. (2002). The use of overlapping submovements in the control of rapid hand movements. *Experimental brain research*, *144*(3), 351-364. <https://doi.org/10.1007/s00221-002-1060-6>
- Novoplansky, A. (2009). Picking battles wisely: plant behaviour under competition. *Plant, cell & environment*, *32*(6), 726-741. <https://doi.org/10.1111/j.1365-3040.2009.01979.x>
- Parise, A. G., Gagliano, M., & Souza, G. M. (2020). Extended cognition in plants: is it possible?. *Plant signaling & behavior*, *15*(2). <https://doi.org/10.1080/15592324.2019.1710661>
- Paulignan, Y., MacKenzie, C., Marteniuk, R., & Jeannerod, M. (1991). Selective perturbation of visual input during prehension movements. *Experimental brain research*, *83*(3), 502-512. <https://doi.org/10.1007/BF00229827>
- Pedmale, U. V., Celaya, R. B., & Liscum, E. (2010). Phototropism: mechanism and outcomes. *The Arabidopsis Book/American Society of Plant Biologists*, *8*. <https://doi.org/10.1199/tab.0125>
- Pérez-Barbería, F. J., Gordon, I. J., & Pagel, M. (2002). The origins of sexual dimorphism in body size in ungulates. *Evolution*, *56*(6), 1276-1285. <https://doi.org/10.1111/j.0014-3820.2002.tb01438.x>
- Piccari, P. (2015). Il mondo della conoscenza ordinaria. *Il mondo della conoscenza ordinaria*, 29-41.
- Pitcher, T. (1992). Who dares, wins: the function and evolution of predator inspection behaviour in shoaling fish. *Netherlands Journal of Zoology*, *42*(2-3), 371-391. <https://doi.org/10.1163/156854291X00397>
- Pitcher, T. J., Green, D. A., & Magurran, A. E. (1986). Dicing with death: predator inspection behaviour in minnow shoals. *Journal of Fish Biology*, *28*(4), 439-448. <https://doi.org/10.1111/j.1095-8649.1986.tb05181.x>
- Pfeffer, W. (1873). *Physiologische Untersuchungen*. W. Engelmann.

- Plavcan, J. M. (2004). 13• sexual selection, measures of sexual selection, and sexual dimorphism in primates. In *Sexual selection in primates: New and comparative perspectives* (pp. 230-252). Cambridge University Press.
- Porter, R., & Lemon, R. (1993). *Corticospinal function and voluntary movement* (No. 45). Oxford University Press, USA.
- Putz, F. E., & Holbrook, N. M. (1991). Biomechanical studies of vines. *The biology of vines*, 73-97.
- Rapoport, A., Seale, D. A., & Colman, A. M. (2015). Is tit-for-tat the answer? On the conclusions drawn from Axelrod's tournaments. *PloS one*, *10*(7), e0134128. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0134128>
- Redman, R. S., Kim, Y. O., Woodward, C. J., Greer, C., Espino, L., Doty, S. L., & Rodriguez, R. J. (2011). Increased fitness of rice plants to abiotic stress via habitat adapted symbiosis: a strategy for mitigating impacts of climate change. *PLOS one*, *6*(7), e14823. <https://doi.org/10.1371/journal.pone.0014823>
- Robinson, E. J., & Barker, J. L. (2017). Inter-group cooperation in humans and other animals. *Biology letters*, *13*(3). <https://doi.org/10.1098/rsbl.2016.0793>
- Rodriguez, R. J., Henson, J., Van Volkenburgh, E., Hoy, M., Wright, L., Beckwith, F., ... & Redman, R. S. (2008). Stress tolerance in plants via habitat-adapted symbiosis. *The ISME journal*, *2*(4), 404-416. <https://doi.org/10.1038/ismej.2007.106>
- Rowe, N. P., Isnard, S., Gallenmüller, F., & Speck, T. (2006). 2 Diversity of Mechanical Architectures in Climbing Plants: An Ecological Perspective. *Ecology and Biomechanics: A Mechanical Approach to the Ecology of Animals and Plants*, 35.
- Runeson, S., & Frykholm, G. (1983). Kinematic specification of dynamics as an informational basis for person-and-action perception: expectation, gender recognition, and deceptive intention. *Journal of experimental psychology: general*, *112*(4), 585.
- Runyon, J. B., Mescher, M. C., & De Moraes, C. M. (2006). Volatile chemical cues guide host location and host selection by parasitic plants. *Science*, *313*(5795), 1964-1967. <https://doi.org/10.1126/science.1131371>
- Ryan, C. A. (2000). The system in signaling pathway: differential activation of plant defensive genes. *Biochimica et Biophysica Acta (BBA)-Protein Structure and Molecular Enzymology*, *1477*(1-2), 112-121. [https://doi.org/10.1016/S0167-4838\(99\)00269-1](https://doi.org/10.1016/S0167-4838(99)00269-1)
- Saari, S., & Faeth, S. H. (2012). Hybridization of Neotyphodium endophytes enhances competitive ability of the host grass. *New Phytologist*, *195*(1), 231-236. <https://doi.org/10.1111/j.1469-8137.2012.04140.x>
- Sachs, J. (1864). Wirkungen farbigen lichts auf pflanzen. *Botanische Zeitung*, *47*, 353-358.
- Sachs, T. (2005). Auxin's role as an example of the mechanisms of shoot/root relations. *Plant and Soil*, *268*(1), 13-19. <https://doi.org/10.1007/s11104-004-0173-z>
- Sack, F. D. (1991). Plant gravity sensing. *International review of cytology*, *127*, 193-252. [https://doi.org/10.1016/S0074-7696\(08\)60695-6](https://doi.org/10.1016/S0074-7696(08)60695-6)
- Salisbury, F. B. (1963). The flowering process. New York, Pergamon Press.

- Salwiczek, L. H., & Wickler, W. (2004). Birdsong: An evolutionary parallel to human language. <https://doi.org/10.1515/semi.2004.066>
- 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. <https://doi.org/10.1016/j.concog.2009.06.004>
- Schauder, S., & Bassler, B. L. (2001). The languages of bacteria. *Genes & development*, *15*(12), 1468-1480. <https://doi.org/10.1101/gad.899601>
- Schöb, C., Armas, C., Guler, M., Prieto, I., & Pugnaire, F. I. (2013). Variability in functional traits mediates plant interactions along stress gradients. *Journal of Ecology*, *101*(3), 753-762. <https://doi.org/10.1111/1365-2745.12062>
- Sebanz, N., & Knoblich, G. (2009). Prediction in joint action: What, when, and where. *Topics in Cognitive Science*, *1*(2), 353-367. <https://doi.org/10.1111/j.1756-8765.2009.01024.x>
- Sebeok, T. A. (2005). Nonverbal communication. In *The Routledge Companion to Semiotics and Linguistics* (pp. 30-43). Routledge.
- Segundo-Ortin, M., & Calvo, P. (2019). Are plants cognitive? A reply to Adams. *Studies in History and Philosophy of Science Part A*, *73*, 64-71. <https://doi.org/10.1016/j.shpsa.2018.12.001>
- Seyfarth, R. M., & Cheney, D. L. (2003). Signalers and receivers in animal communication. *Annual review of psychology*, *54*(1), 145-173. <https://doi.org/10.1146/annurev.psych.54.101601.145121>
- Seyfarth, R. M., Cheney, D. L., & Marler, P. (1980). Vervet monkey alarm calls: semantic communication in a free-ranging primate. *Animal Behaviour*, *28*(4), 1070-1094. [https://doi.org/10.1016/S0003-3472\(80\)80097-2](https://doi.org/10.1016/S0003-3472(80)80097-2)
- Silvertown, J., & Gordon, D. M. (1989). A framework for plant behavior. *Annual Review of Ecology and Systematics*, *20*(1), 349-366. <https://doi.org/10.1146/annurev.es.20.110189.002025>
- 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. <https://doi.org/10.3390/ani11071854>
- Smith, J. M. (1965). The evolution of alarm calls. *The American Naturalist*, *99*(904), 59-63. <https://doi.org/10.1086/282349>
- Smith, J. E., Kolowski, J. M., Graham, K. E., Dawes, S. E., & Holekamp, K. E. (2008). Social and ecological determinants of fission–fusion dynamics in the spotted hyaena. *Animal Behaviour*, *76*(3), 619-636. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2008.05.001>
- Stanton, M. L., & Galen, C. (1989). Consequences of flower heliotropism for reproduction in an alpine buttercup (*Ranunculus adoneus*). *Oecologia*, *78*(4), 477-485. <https://doi.org/10.1007/BF00378737>
- 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. <https://doi.org/10.4161/psb.4.5.8293>

- Takahashi, H., Suge, H., & Kato, T. (1991). Growth promotion by vibration at 50 Hz in rice and cucumber seedlings. *Plant and cell physiology*, 32(5), 729-732. <https://doi.org/10.1093/oxfordjournals.pcp.a078137>
- Tanaka, O., Murakami, H., Wada, H., Tanaka, Y., & Naka, Y. (1989). Flower opening and closing of *Oxalis martiana*. *The botanical magazine= Shokubutsu-gaku-zasshi*, 102(2), 245-253. <https://doi.org/10.1007/BF02488567>
- Tassin, J. (2016). *À quoi pensent les plantes?* Paris, Odile Jacob.
- Topham, A. T., Taylor, R. E., Yan, D., Nambara, E., Johnston, I. G., & Bassel, G. W. (2017). Temperature variability is integrated by a spatially embedded decision-making center to break dormancy in *Arabidopsis* seeds. *Proceedings of the National Academy of Sciences*, 114(25), 6629-6634. <https://doi.org/10.1073/pnas.1704745114>
- Trewavas, A. (2017). The foundations of plant intelligence. *Interface focus*, 7(3). <https://doi.org/10.1098/rsfs.2016.0098>
- Trivers, R. L. (1971). The evolution of reciprocal altruism. *The Quarterly review of biology*, 46(1), 35-57. <https://doi.org/10.1086/406755>
- Tscharntke, T., Thiessen, S., Dolch, R., & Boland, W. (2001). Herbivory, induced resistance, and interplant signal transfer in *Alnus glutinosa*. *Biochemical Systematics and Ecology*, 29(10), 1025-1047. [https://doi.org/10.1016/S0305-1978\(01\)00048-5](https://doi.org/10.1016/S0305-1978(01)00048-5)
- Tubiana, R. (1981). Architecture and functions of the hand. *The Hand 1*, 19-93.
- Tucker, A. W. (1950). A two-person dilemma. *Prisoner's Dilemma*.
- Valladares, F., & Niinemets, Ü. (2008). Shade tolerance, a key plant feature of complex nature and consequences. *Annual Review of Ecology, Evolution, and Systematics*, 39, 237-257. <https://doi.org/10.1146/annurev.ecolsys.39.110707.173506>
- Valle, F. (2003). *Mapa de Series de Vegetacion de Andalucía*. Editorial Rueda S.I., Madrid, Spain.
- Van Aken, O., De Clercq, I., Ivanova, A., Law, S. R., Van Breusegem, F., Millar, A. H., & Whelan, J. (2016). Mitochondrial and chloroplast stress responses are modulated in distinct touch and chemical inhibition phases. *Plant physiology*, 171(3), 2150-2165. <https://doi.org/10.1104/pp.16.00273>
- Varela, F. J., Thompson, E., & Rosch, E. (2017). *The embodied mind, revised edition: Cognitive science and human experience*. MIT press.
- Wallace, S. A., Weeks, D. L., & Kelso, J. S. (1990). Temporal constraints in reaching and grasping behavior. *Human Movement Science*, 9(1), 69-93. [https://doi.org/10.1016/0167-9457\(90\)90036-D](https://doi.org/10.1016/0167-9457(90)90036-D)
- 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). <https://doi.org/10.1080/15592324.2021.1949818>
- Weiner, J., Stoll, P., Muller-Landau, H., & Jasentuliyana, A. (2001). The effects of density, spatial pattern, and competitive symmetry on size variation in simulated plant populations. *The American Naturalist*, 158(4), 438-450. <https://doi.org/10.1086/321988>

- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Evolutionary explanations for cooperation. *Current biology*, 17(16), R661-R672. <https://doi.org/10.1016/j.cub.2007.06.004>
- West, S. A., Griffin, A. S., & Gardner, A. (2007). Social semantics: altruism, cooperation, mutualism, strong reciprocity and group selection. *Journal of evolutionary biology*, 20(2), 415-432. <https://doi.org/10.1111/j.1420-9101.2006.01258.x>
- Willmer, P. G., Nuttman, C. V., Raine, N. E., Stone, G. N., Patrick, J. G., Henson, K., ... & Knudsen, J. T. (2009). Floral volatiles controlling ant behaviour. *Functional Ecology*, 23(5), 888-900. <https://doi.org/10.1111/j.1365-2435.2009.01632.x>
- Wilson, J. B. (1988). The effect of initial advantage on the course of plant competition. *Oikos*, 19-24. <https://doi.org/10.2307/3565802>
- Wilson, M. (2002). Six views of embodied cognition. *Psychonomic bulletin & review*, 9(4), 625-636. <https://doi.org/10.3758/BF03196322>
- Wittemyer, G., Douglas-Hamilton, I., & Getz, W. M. (2005). The socioecology of elephants: analysis of the processes creating multitiered social structures. *Animal behaviour*, 69(6), 1357-1371. <https://doi.org/10.1016/j.anbehav.2004.08.018>
- Woodworth, R. S. (1899). Accuracy of voluntary movement. *The Psychological Review: Monograph Supplements*, 3(3), i. <https://doi.org/10.1037/h0092992>
- Wrangham, R. W. (1999). Evolution of coalitionary killing. *American Journal of Physical Anthropology*, 110(S29), 1-30. [https://doi.org/10.1002/\(SICI\)1096-8644\(1999\)110:29+<1::AID-AJPA2>3.0.CO;2-E](https://doi.org/10.1002/(SICI)1096-8644(1999)110:29+<1::AID-AJPA2>3.0.CO;2-E)
- Wrangham, R. W., & Glowacki, L. (2012). Intergroup aggression in chimpanzees and war in nomadic hunter-gatherers. *Human Nature*, 23(1), 5-29. <https://doi.org/10.1007/s12110-012-9132-1>
- Yiyao, L., Wang, B., Xuefeng, L., Chuanren, D., & Sakanishi, A. (2002). Effects of sound field on the growth of *Chrysanthemum callus*. *Colloids and surfaces B: Biointerfaces*, 24(3-4), 321-326. [https://doi.org/10.1016/S0927-7765\(01\)00275-2](https://doi.org/10.1016/S0927-7765(01)00275-2)
- Yue, Q., Miller, C. J., White, J. F., & Richardson, M. D. (2000). Isolation and Characterization of Fungal Inhibitors from *Epichloë festucae*. *Journal of Agricultural and Food Chemistry*, 48(10), 4687-4692. <https://doi.org/10.1021/jf990685q>
- Zoia, S., Blason, L., D'Ottavio, G., Bulgheroni, M., Pezzetta, E., Scabar, A., & Castiello, U. (2007). Evidence of early development of action planning in the human foetus: a kinematic study. *Experimental Brain Research*, 176(2), 217-226. <https://doi.org/10.1007/s00221-006-0607-3>